

58311

А. Г. Охапкин, И. А. Микульчик,
Л. Г. Корнева, Н. М. Минеева

ФИТОПЛАНКТОН ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

ФИТОПЛАНКТОН ВОЛГИ

*Памяти учителей –
М. М. Камшилова и
Г. В. Кузьмина
посвящается*

РФФИ проекты:

93-04-20886

94-04-12997

95-04-11871a

Вып. 4

Russian Academy of Sciences
Institute of Ecology of the Volga River Basin
Institute of Inland Waters Biology
Nizhni Novgorod State University
Verkhny Volzhskiy regional department for
hydrometeorological and monitoring of the environment

A. G. Okhapkin, I. A. Mikulchik, L. G. Korneva, N. M. Mineeva

PHYTOPLANKTON FROM THE GORKY RESERVOIR

Edited by

V. N. Pautova, G. S. Rozenberg

Togliatti
1997

Российская Академия Наук
Институт экологии Волжского бассейна
Институт биологии внутренних вод
Нижегородский Ордена Трудового Красного знамени
государственный университет им. Н.И.Лобачевского
Верхневолжское территориальное управление по
гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды

Под редакцией

В. Н. Паутовой, Г. С. Розенберга

Тольятти
1997

579.583(285.2)1581

УДК 581.526.325 (282.247.41)

Охалкин А.Г., Микulich И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М.
Фитопланктон Горьковского водохранилища. - Тольятти, 1997.
- 224 с.

В книге по результатам многолетних наблюдений рассмотрены особенности развития фитопланктона Горьковского водохранилища. Показана динамика видового состава и структуры планктонных альгоценозов в ходе аллогенной сукцессии при зарегулировании стока реки. Дан анализ альгофлоры, продуктивности, сезонной сукцессии и межгодовых изменений структурных показателей фитопланктона в связи с динамикой экологических условий в водохранилище. Выполнена оценка трофического статуса водоема. Приведен полный список водорослей.

Для гидробиологов, экологов, лимнологов, специалистов в области водного хозяйства и охраны природы.

Библиогр. - 210 назв. Ил. - 43. Табл. - 36.

Рецензенты: О.М. КОЖОВА, И.С. ТРИФОНОВА

UDK 581.526.325 (282.247.41)

Okhapkin A.G., Mikulich I.A., Korneva L.G., Mineeva N.M.
Phytoplankton from the Gorky reservoir. - Togliatti, 1997.
- 224 p.

The book deals with the results of long-term observations on peculiar features in the development of phytoplankton from the Gorky reservoir. Dynamics of the species composition and structure of plankton algocoenoses is shown with regard to allogenic succession resulting from the regulation of the river's discharge. The analysis of algoflora, phytoplankton production, seasonal succession and between-year variations are discussed in connection with varying ecological conditions in the reservoir. The trophic status of the reservoir is assessed. A complete list of algae is also given.

The book is addressed to hydrobiologists, ecologists, limnologists and to all involved in aquatic economy management and nature protection.

Утверждено к печати
Институтом экологии Волжского бассейна РАН

445003 Самарская обл., г. Тольятти, ул. Комзина, 10, тел.: 48-93-98

АН СССР

© ИЗВБ РАН, 1997

58311

Горьковское водохранилище образовано зарегулированием стока р. Волги у г. Городца осенью 1956 г., до нормального подпорного уровня (НПУ) водоем был заполнен летом 1957 г. Таким образом, возраст водохранилища составляет 40 лет. Фитопланктон р. Волги в районе заполнения нового водоема изучался с двадцатых годов. Значительный вклад в эти исследования внесли сотрудники Института биологии внутренних вод РАН, ГосНИОРХа, Нижегородского госуниверситета, Верхневолжского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Здесь работали такие известные альгологи, как Р.М. Павлинова, В.И. Есырева, А.Д. Приймаченко, И.М. Лаврентьева, Г.В. Кузьмин и др. В результате проведения оценки состояния фитопланктона, его состава, распределения обилия водорослей по акватории водоема в отдельные периоды наблюдений, продукционных возможностей альгоценозов.

Результаты исследования растительных планктонных сообществ в водохранилище по данным наблюдений до середины 70-х годов достаточно полно представлены в научной литературе, а последующих 20-ти значительно скромнее. В связи с этим целью данной работы явилось обобщение накопленного литературного материала и результатов собственных исследований динамики структурно-функциональных характеристик фитопланктона, выявление основных закономерностей организации видовой структуры альгоценозов водохранилища на стадии медленного евтрофирования, уточнение трофического статуса и этапов эволюции экосистемы водоема.

Работа выполнена коллективом авторов Нижегородского университета, ИБВВ РАН, ВВУГМС при поддержке РФФИ. Авторы благодарны директору ИЭВБ РАН Г.С. Розенбергу за поддержку и активное содействие в проведении работ по характеристике фитопланктона волжских водохранилищ, а также сотрудникам ИЭВБ РАН В.Н. Паутовой за конструктивное обсуждение материалов, приведенных в монографии, и В.И. Номоконовой за подготовку рукописи к печати. Авторы признательны О.М. Кожовой и И.С. Трифионовой за ценные советы, высказанные при рецензировании монографии.

ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩА¹

Горьковское водохранилище является четвертой ступенью в Волжско-Камском каскаде и занимает участок р. Волги между городами Рыбинск и Городец (рис. 1). В современный период его эксплуатации основными видами хозяйственного использования являются энергетика, судоходство, водоснабжение, рыбное хозяйство, рекреация. Попуски воды поддерживают судоходные глубины в верховьях расположенного ниже Чебоксарского водохранилища (Авакян, 1992; Авакян и др., 1987).

Заполнение водоема было начато в 1955 г. перекрытием р. Волги плотиной Горьковской ГЭС у г. Городца и продолжалось в течение двух лет. С октября по декабрь 1955 г. уровень воды у г. Чкаловска был поднят на 6.5 м и на данной отметке продержался до марта 1956 г. Дальнейшее наполнение было осуществлено в период весеннего половодья 1956 г. В течение лета уровень колебался незначительно и в целом за 1956 г. подъем воды составил 6.1 м (Чкаловский водомерный пост). К середине июля 1957 г. наполнение водохранилища было закончено и уровень практически достиг НПУ. Относительно межени 1955 г. в 1957 г. осуществлен подъем воды на 15 м (Буторин, 1969).

Согласно М.А. Фортунатову (Волга и ее жизнь, 1978), водохранилище входит в систему водоемов Средней Волги, расположено в лесной зоне подзоны южной тайги, имеет протяженность 430 км. Основные его морфометрические характеристики приведены в табл. 1.

Рельеф водосбора Горьковского водохранилища, сформированный в основном в доледниковый период, впоследствии был значительно переработан в результате эрозионных и склоновых процессов. Для него характерны плоская заболоченная поверхность и слабое эрозионное расчленение. Понижения рельефа заняты отдельными озерами

¹Глава написана А.С. Литвиновым в соавторстве с А.Г. Охупкиным.

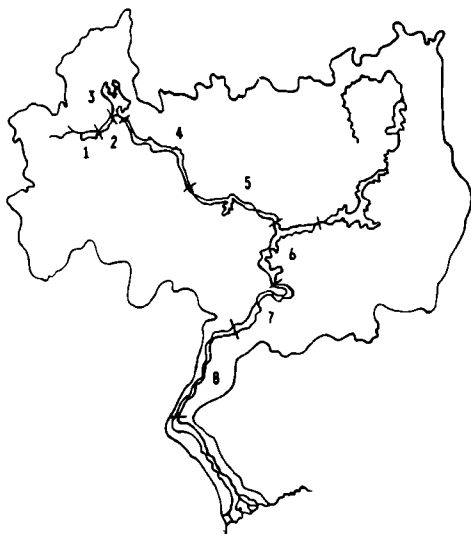


Рис. 1. Схема бассейна Волги и водохранилищ Волжского каскада.
1 - Ивановское; 2 - Угличское; 3 - Рыбинское; 4 - Горьковское;
5 - Чебоксарское; 6 - Куйбышевское; 7 - Саратовское; 8 - Волгоградское.

Т а б л и ц а 1

Основные морфометрические характеристики водохранилища

Объем, км ³		Площадь, км ²		Длина, км	Ширина, км	Глубина, м		Расстояние от устья Волги
полный	полезный	зеркала	мелководья (2 м)			средняя	наибольшая	
8,7	3,9	1591	368	430	15	5,5	21,0	2275

или их группами, расположенными среди болотных массивов (Буторин, 1969). Бассейн водохранилища расположен в зоне избыточного увлажнения. Это определяет преобладание на водосборе дерново-подзолистых, заболоченных дерново-подзолисто-глеевых и болотных почв.

Северная часть бассейна р. Волги характеризуется умеренно холодной, многоснежной зимой и сравнительно теплым летом. Средне-

месячные температуры воздуха с ноября по март обычно имеют отрицательные значения, а с апреля по октябрь - положительные (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Средняя месячная и средняя годовая (1957-1972 гг.) температура ($^{\circ}\text{C}$) воздуха (по: Гидрометеорологический режим..., 1975)

I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
г. Кострома												
-12,2	-10,5	-5,7	3,6	11,3	15,4	17,8	16,2	10,0	3,7	-3,3	-8,4	3,2
г. Юрьевец												
-12,4	-10,4	-5,5	3,7	11,7	15,8	18,4	16,8	10,7	3,8	-3,1	-8,6	3,4
г. Городец												
-13,4	-11,9	-7,0	2,8	10,3	14,4	17,2	15,1	9,9	3,3	-3,6	-9,3	2,8

Водоем имеет хорошо развитую речную сеть, особенно в левобережной части. Наиболее крупными притоками водохранилища являются реки Которосль (правый берег), Кострома, Унжа и Немда (левый берег) (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Некоторые морфометрические характеристики основных притоков водохранилища (по: Буторин, 1969)

Река	Длина, км	Площадь бассейна, км ²	Среднегодовой расход, м ³ /с
Унжа	468	27360	158,0
Кострома	358	17100	69,7
Нея	242	6060	45,4
Которосль	110	6012	39,3
Немда	159	4860	29,6

Долина р. Волги в пределах водохранилища асимметрична. Высота правого берега достигает 20-40 м. Наиболее высокие берега в районе г. Плес (до 70 м), где р. Волга пересекает южные отроги Га-

лично-Чухломской возвышенности. Правый берег реки сложен толщей пермских пестроцветных отложений, переслаивающихся плотных глин, песчаников, мергелей и уплотненных песков. Эти породы прикрыты флювиогляциальными песками и суглинками с включением крупноблочного материала кристаллических пород. В районе г. Юрьевца правый берег высотой 35-40 м образован флювиогляциальными песками, покрытыми сверху толщей моренных суглинков мощностью 4-10 м.

Левый берег, за исключением участка ниже рабочего поселка Сокольское, сложен аллювиальными отложениями. Это первая и вторая надпойменные террасы р. Волги и ее притоков. Они возвышаются над НПУ на 10-15 м, и только на небольших по протяженности участках их высота достигает 20-30 м. Террасы образованы песками, супесями и суглинками и подвержены интенсивным процессам переработки (Ярославцев, 1975).

По морфометрическим показателям водохранилище относится к долинному типу. Водоем относительно мелководный, средняя глубина составляет 5,5 м. В верховьях водохранилища, где сохранились крупные формы рельефа, глубины возрастают от 3-6 м у г. Рыбинска до 12-17 м ниже г. Кинешмы. От г. Юрьевца глубина водоема еще более увеличивается, максимальна она в русловой части у плотины. В районе затопленной поймы левобережья глубина водохранилища колеблется от 3-5 до 6-8 м. Подпор от Горьковской плотины достигает Рыбинского гидроузла. Среднемесячный водный баланс в 1957-1980 гг. приводится в табл. 4, а характеристики водного баланса в 1980-1990 гг. - в табл. 5.

Основную роль в приходной части водного баланса Горьковского водохранилища играет поверхностный приток, дающий 97,8% суммы приходных составляющих. Из них около 61% приходится на сброс воды из Рыбинского водохранилища (около 30 км³). Ввиду зарегулированности стока р. Волги вышележащими водохранилищами, амплитуда колебаний месячных объемов воды, поступающих в водоем, сравнительно невелика (табл. 4). Это же обстоятельство приводит к тому, что основное наполнение водоема происходит за счет вод половодья боковых притоков. В апреле объем вод, поступающих из боковых притоков, составляет до 80%, а в мае - до 67%. В остальные месяцы в объеме поступающих вод преобладают воды из Рыбинского водохранилища (72-93%). В экстремальные по водности годы объем притока изменяется от 71,3 (в многоводном 1966 г.) до 25,8 км³ (в маловодном 1973 г.).

Период с 1980 по 1990 г. характеризовался повышенной водно-

Т а б л и ц а 4

Средний многолетний водный баланс водохранилища (км³) в 1957-1980 гг. (по: Государственный водный кадастр, 1986)

Состав- ляющие баланса	Месяц												Год
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
Приход:													
Приток ¹	3,42	2,78	2,86	7,33	6,96	3,49	3,59	3,27	3,15	3,31	3,25	3,22	46,6
Осадки	0,080	0,060	0,044	0,050	0,087	0,098	0,130	0,096	0,092	0,092	0,083	0,094	1,01
Итого	3,50	2,84	2,90	7,38	7,05	3,59	3,72	3,37	3,24	3,40	3,33	3,31	47,61
Расход:													
Сток ²	3,82	3,84	3,54	5,28	5,80	3,44	3,50	3,16	3,11	3,27	3,20	3,46	45,1
Испарение	0	0	0	0,028	0,079	0,154	0,198	0,105	0,150	0,096	0,031	0,109	0,95
Водозабор ³	0,004	0,004	0,004	0,004	0,006	0,006	0,006	0,006	0,005	0,005	0,005	0,005	0,06
Итого	3,824	3,485	3,550	5,310	5,880	3,600	3,700	3,370	3,270	3,370	3,240	3,470	4,61
Изменения													
объема	-0,427	-0,779	-0,763	1,560	0,816	-0,078	-0,013	0,015	0,004	0,012	0,057	-0,266	0,14
Невязка													
баланса ⁴	0,107	0,139	0,113	0,510	0,354	0,068	0,033	-0,015	-0,034	0,018	0,033	0,106	1,36
(%)	2,7	3,8	3,1	6,9	5,0	1,8	0,9	0,4	1,0	0,5	1,0	3,0	2,9

П р и м е ч а н и я. 1 - поверхностный приток; 2 - сток через Горьковский гидроузел;
3 - суммарный водозабор; 4 - по объему.

Т а б л и ц а 5

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

Составляющие баланса	Год										Сред- нее
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Приход:											
поверхностный приток	49,14	57,15	52,19	53,45	49,68	57,26	62,9	59,0	51,57	48,36	68,4
осадки	1,16	0,85	1,01	1,05	0,92	1,14	1,09	0,80	0,83	0,94	0,99
Итого	50,3	58,0	53,2	54,5	50,6	58,4	64,0	59,8	52,4	49,3	69,4
Расход:											
сток через Горьков- ский гидроузел	47,5	55,2	50,5	52,0	47,7	53,9	60,2	57,2	49,7	47,6	67,9
испарение	0,76	0,97	0,80	0,86	0,85	0,74	0,93	0,77	0,99	1,03	0,87
суммарный водозабор	0,12	0,12	0,10	0,10	0,11	0,10	0,11	0,10	0,10	0,11	0,12
Итого	48,4	56,3	51,4	53,0	48,7	54,7	61,2	58,1	50,8	48,7	68,9
Изменения объема Невязка баланса	0,60	-0,32	0,11	-0,05	-0,37	0,74	-0,34	-0,26	0,17	0,13	0,63
по объему	1,32	2,02	1,7	1,54	2,26	3,0	3,13	1,96	1,42	0,48	-0,13
в процентах	2,6	3,4	3,2	2,8	4,4	5,1	4,9	3,3	2,7	1,0	0,2
											3,0

стью. Среднегодовое поступление воды превышало среднее за 1957-1980 гг. (рис. 2). При этом самыми многоводными годами были 1981, 1985, 1986, 1987 и 1990 (табл. 5). В остальные годы суммарный приток изменялся от 49,3 (1989 г.) до 54,5 км³ (1983 г.).

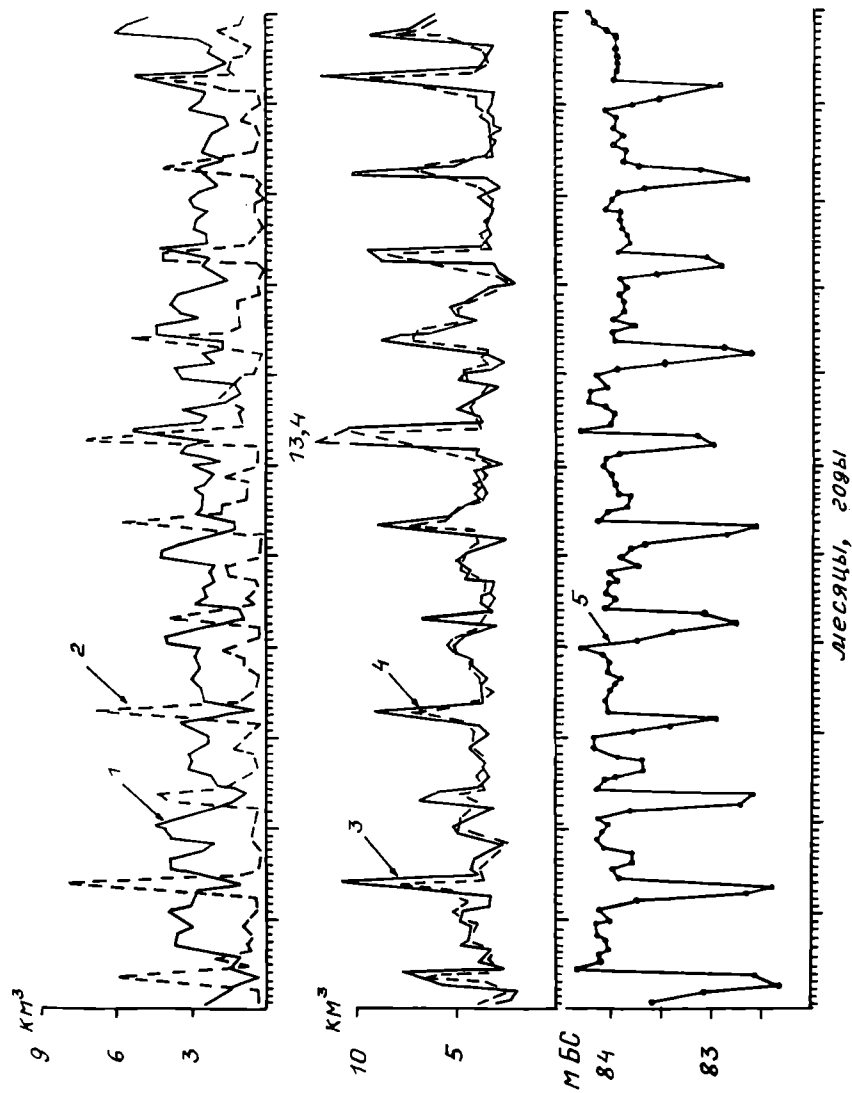
Режим уровней в водохранилище характеризуется относительным постоянством в период открытой воды и небольшой сработкой (до 2 м) зимой. Наполнение водоема начинается в первой декаде апреля и продолжается около месяца. Наиболее интенсивное повышение уровня в приплотинной части наблюдается в третьей декаде апреля. С середины мая по декабрь в озерной части водоема уровни колеблются около НПУ, зимняя сработка начинается во второй половине декабря и продолжается до начала весеннего наполнения (Буторин, 1969).

Изменения уровня воды в верховьях речного района, обусловленные попусками из Рыбинского водохранилища, заметно отличаются от динамики этого показателя на всей остальной акватории водоема (рис. 3). Амплитуда суточных изменений уровня у г. Рыбинска превышает 1,5 м, вниз по течению она снижается, но эти колебания отчетливо прослеживаются вплоть до г. Костромы. В связи с повышенной водностью уровень воды в водохранилище в 80-е годы был выше средних величин, особенно в 1983, 1986 и 1990 гг., в остальные годы этот показатель незначительно отличался от среднего, чаще всего отклоняясь в сторону превышения (рис. 4). За период с 1980 по 1990 г. наибольшая сработка уровня водоема зимой наблюдалась в 1980, 1981 и 1985 гг., наименьшая - в 1983 и 1986 гг., когда минимальный среднемесячный уровень находился около отметки 83,0 м БС (рис. 2).

Средний многолетний коэффициент водообмена Горьковского водохранилища равен 6,0, т.е. смена объема его водной массы (период водообмена) происходит один раз в два месяца. Месячные коэффициенты водообмена изменяются от 0,39 в сентябре до 0,96 в апреле. Таким образом, как у всех водохранилищ сезонного регулирования стока, наиболее интенсивный обмен наблюдается в период половодья, а наименее - в период летней межени. В среднем многолетнем аспек-

Рис. 2. Изменения показателей гидрологического режима водохранилища в 1980-1990 гг.

1, 2, 3 - соответственно приход воды с Волгой, с боковыми притоками и общий приход воды; 4 - общий расход воды; 5 - уровень воды. По оси абсцисс: годы - с 1980 по 1990, месяцы - с января по декабрь.



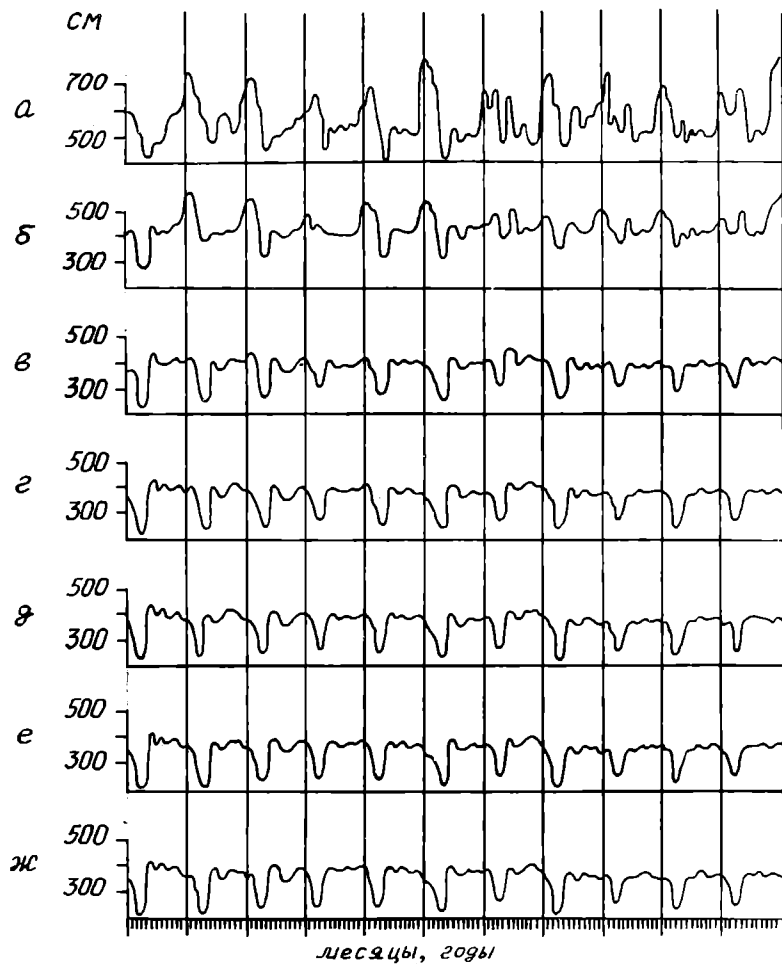


Рис. 3. Изменения среднего за месяц уровня воды на разных участках водохранилища в 1980-1990 гг.

Пункты наблюдений: а - г. Рыбинск, б - г. Ярославль, в - г. Кострома, г - г. Кинешма, д - г. Юрьевец, е - г. Пучеж, ж - г. Чкаловск. По оси абсцисс то же, что и на рис. 2.

те (1957-1990 гг.) период водообмена весной составляет около одного месяца, а в период летней межени увеличивается до 75-78 суток.

Водообмен водохранилища резко изменяется в экстремальные по водности годы: возрастает в многоводные и уменьшается в маловодные (табл. 6). В 1980-1990 гг. этот показатель в большинстве случаев превышал среднюю многолетнюю величину (табл. 7).

Т а б л и ц а 6

Средний, максимальный и минимальный водообмен водохранилища в 1957-1990 гг.

Водообмен	Коэффициент	Период водообмена,
	обмена	месяцы
Средний	6,0	2,0
Максимальный (1966 г., многоводный)	8,7	1,4
Минимальный (1973 г., маловодный)	3,3	3,6

Т а б л и ц а 7

Водообмен водохранилища в 1980-1990 гг.

Показатель	Год										
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
Коэффициент водообмена	5,9	7,1	6,4	6,3	5,9	6,9	7,4	7,3	6,3	6,1	8,4
Период водообмена, месяцы	2,03	1,69	1,87	1,90	2,03	1,74	1,62	1,64	1,90	1,97	1,43

Режим течений в русловой и озеровидной частях Горьковского водохранилища существенно различается. В русловой части преобладают стокowe течения, в озеровидной активное развитие получают и течения ветрового происхождения. В нижнем бьефе Рыбинской ГЭС, на участке от г. Рыбинска до г. Костромы, скорости течения определяются расходами воды через Рыбинскую ГЭС и уровнем наполнения

Горьковского водохранилища. В связи с неустановившимся режимом движения на этом участке резко выражены и суточные колебания скорости течения. В течение суток они, в основном, согласуются с изменением уровня. Максимум скорости практически совпадает с максимумом уровня и у г. Ярославля наблюдается на 3 часа позднее, чем у г. Рыбинска. При расходе воды через Рыбинскую ГЭС от 300 до 1700 м³/с в районе г. Рыбинска скорости течения составляют 0,25–0,55 м/с. С увеличением расхода воды через ГЭС до 3300 м³/с они нарастают до 0,85–1,1 м/с. В районе г. Ярославля при тех же расходах скорости течения изменяются от 0,20 до 0,65 м/с.

На участке между г. Костромой и озеровидным расширением (г. Юрьевец) режим течений зависит от работы Рыбинского и Горьковского гидроузлов, причем вниз по течению влияние первого ослабевает, а второго – усиливается. У г. Кинешмы средние по сечению скорости течения при расходах от 750 до 3800 м³/с изменяются от 0,06 до 0,45 м/с, а максимальные могут достигать 0,60–0,70 м/с. В летне-осенний и зимний периоды скорости течения примерно в 2 раза меньше, чем в половодье (Гидрометеорологический режим..., 1975).

В зимний период в озеровидной части водохранилища преобладают стоковые течения, скорость которых зависит от величины расходов воды через Горьковскую ГЭС и изменяется в затопленном русле р. Волги у г. Юрьевца от 0,10 (при среднесуточном расходе 1600 м³/с) до 0,40 м/с (при расходе около 4000 м³/с).

В летне-осенний период при среднесуточных расходах через Горьковскую ГЭС 800–1400 м³/с скорости течения снижаются до 0,10–0,20 м/с и активное развитие получают ветровые течения. При преобладающих ветрах ЮЗ направления скоростью около 10 м/с в пределах затопленной поймы могут возникать локальные циркуляционные зоны (рис. 5). Средние по акватории скорости суммарного течения на отдельных горизонтах изменяются от 0,19 до 0,04 м/с (табл. 8).

Термический режим р. Волги после зарегулирования у г. Городца также существенно изменился. До образования водохранилища река очищалась ото льда 23–25 апреля. Температура воды после вскрытия сначала медленно, а затем быстро нарастала и через месяц достигала 15–16°C. Максимальный прогрев был характерен для июля и достигал 26–27°C. Затем отмечалось постепенное охлаждение водных масс, и к концу октября температура понижалась до 3–4°C.

Вскрытие водохранилища весной в районе приплотинного участка происходит в среднем на 3–5 суток позднее, чем в реке. Весенний прогрев водоема идет неравномерно. В этот период наблюдаются зна-

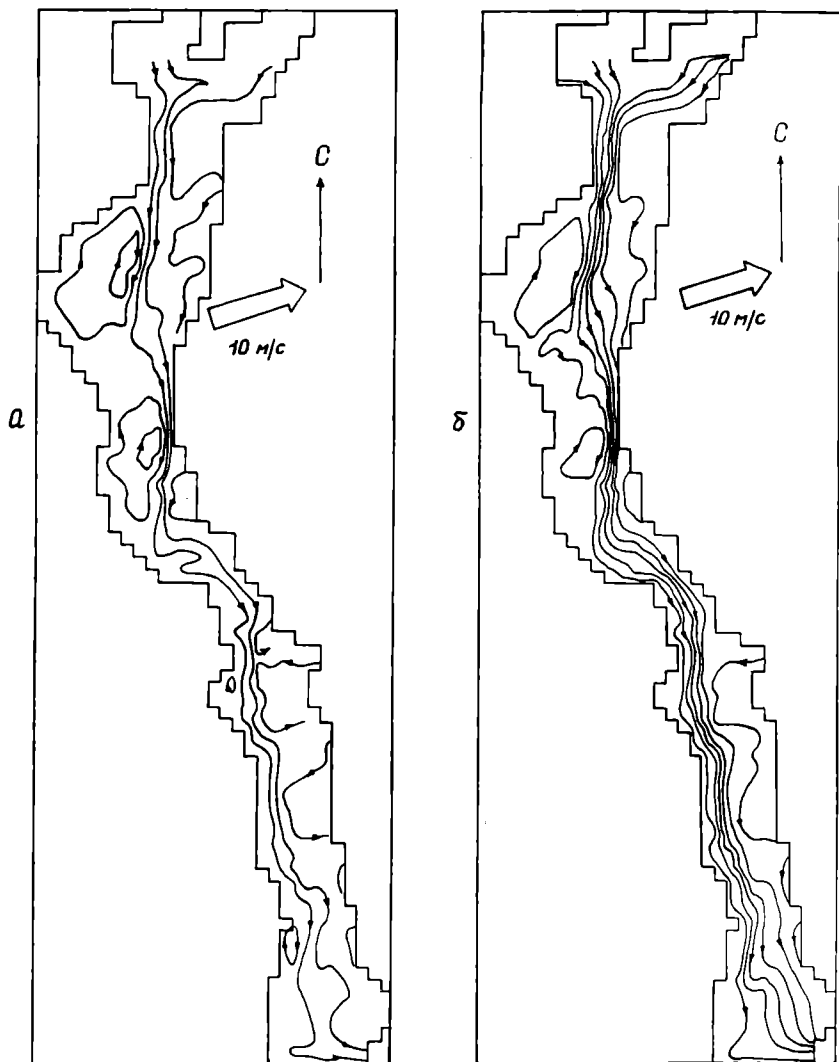


Рис. 5. Схема циркуляции вод (изолинии функции полных потоков φ) в озерной части водохранилища
а - при расходе через Горьковскую ГЭС - $1300 \text{ м}^3/\text{с}$, направлении ветра - 250° , скоростью - 10 м/с ; б - соответственно - $2800 \text{ м}^3/\text{с}$, 250° и 10 м/с .

Т а б л и ц а 8

Статистические характеристики скорости течения (м/с) в средней части водохранилища (при ветре 250° скоростью 10 м/с, расходе через ГЭС 1330 м³/с)

Горизонт, м	Число точек измерения	Средняя	минимальная	максимальная	Среднее квадратичное отклонение	Коэффициент вариации
0	613	0,19	0,004	0,46	132,8	11,5
1	583	0,09	0,002	0,26	18,8	4,3
2	552	0,07	0,004	0,21	12,7	3,5
3	515	0,06	0,006	0,18	8,5	2,9
4	408	0,06	0,002	0,16	7,6	2,8
5	330	0,05	0,004	0,15	7,3	2,7
6	249	0,05	0,003	0,13	7,3	2,7
7	185	0,05	0,003	0,13	8,3	2,9
8	135	0,06	0,004	0,12	7,5	2,7
9	111	0,06	0,003	0,11	4,2	2,1
10	106	0,06	0,007	0,10	2,4	1,6
12	75	0,05	0,004	0,08	2,5	1,6

ительные горизонтальные градиенты температуры воды в поверхностном слое. В верховьях водоема, куда попадают холодные воды Рыбинского водохранилища, вода может быть на 8-10°C холоднее, чем в озерном районе. Ниже устья р. Елнати уже в первые годы наполнения отмечалось температурное расслоение водной толщи как в прибрежной, так и в глубоководной его зоне, с разницей температуры поверхностного и придонного слоев от 0,6 до 4,0°C. К концу весны температура воды в верховьях водохранилища значительно возрастает и оказывается уже выше, чем в приплотинной его части, где вода прогревается лишь до глубины 4-5 м (слой температурного скачка). При этом разность температуры воды по вертикали может достигать 8°C.

В конце мая - начале июня температура воды по акватории водохранилища и по глубине становится более равномерной. Разница температур поверхностного и придонного слоев воды составляла 1-3°C без четко выраженного термоклина. Максимальные средние месячные температуры поверхностного слоя наблюдаются в июле-августе

и составляют 19,7 и 19,1°С соответственно (Литвинов, Рошупко, 1993).

С середины августа начинается выхолаживание водных масс, продолжающееся до ледостава. Наиболее интенсивно оно идет в сентябре-октябре, составляя 5,5 и 6,8°С за месяц. С образованием ледового покрова в глубоководной зоне водохранилища температура придонного слоя воды зимой достигает 1-2°С, у поверхности, подо льдом она близка к 0°С (Буторин, 1969).

Поскольку процессы вегетации фитопланктона прежде всего связаны с продолжительностью безледного периода, характером изменения температуры воды и приходящей солнечной радиации, то определяющую роль в их развитии играют климатические условия конкретного года. По данным Государственных водных кадастров (1982-1990, 1994) с 1980 по 1990 г. продолжительность безледного периода, в течение которого происходят продукционные процессы в водоеме, в среднем составляет 213 сут., с колебаниями по годам от 225 в 1989 г. до 194 в 1987 г. (табл. 9). Наиболее раннее очищение водоема ото льда наблюдалось в 1983 г. (29.III-11.IV) и в 1990 г. (15.III-18.IV), а наиболее позднее (25.IV-9.V) - в 1987 г. (табл. 10). Речной участок раньше освобождается от ледового покрова, и продолжительность безледного периода здесь в среднем на 11 суток больше.

Процессы весеннего прогрева водных масс в разные годы шли с разной интенсивностью. Как правило, переход температуры воды через 0,2°С весной и освобождение водоема ото льда раньше происходят в речном районе и наблюдаются в конце марта - начале апреля (табл. 11). В 1980, 1985 и 1987 гг. эти процессы запаздывали и проходили во второй-третьей декаде апреля. В озеровидном расширении переход температуры воды через 0,2°С наиболее ранним был в 1983, 1988 и 1990 гг. (первая декада апреля), самым поздним - в 1987 г. (третья декада апреля - первая декада мая). Неодинаково по годам шел и прогрев водных масс до 10°С - температуры, при которой обычно формируется весенний максимум фитопланктона. Большие межгодовые различия характерны и для процессов осеннего охлаждения водной толщи водохранилища, с которыми связаны продолжительность вегетационного периода и развитие продукционных процессов осенью.

За период с 1980 по 1990 г. температура воды в мае на участке от г. Ярославля до с. Столпино, по среднемесячным данным, была на 0,2-1,9°С выше, чем в зоне влияния более холодных вод, сбрасы-
20

Т а б л и ц а 9

Продолжительность (дни) безледного периода в 1980-1990 гг.

Станция	Год											Сред- нее
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	
г. Рыбинск	-	226	-	230	230	219	273	198	-	295	246	240
г. Тутаев	193	224	232	225	204	215	234	197	191	208	227	214
г. Ярославль	196	221	221	220	208	205	216	190	199	226	229	212
г. Кострома	196	215	229	221	211	209	220	204	207	234	228	216
г. Плѣс	-	219	-	222	205	203	214	194	210	230	224	213
г. Кинешма	199	211	215	223	207	201	206	191	203	216	226	209
г. Юрьеѡец	196	213	218	219	202	195	208	192	206	214	220	207
г. Пучеж	195	209	217	220	198	197	208	188	200	210	213	205
г. Чкаловск	196	207	218	218	196	196	207	184	197	209	209	203
Среднее	196	215	222	222	207	205	219	194	201	225	224	213

Примечание. Прочерк обозначает отсутствие наблюдений.

Т а б л и ц а 10

Даты очищения водоема ото льда в 1980-1990 гг.

Станция	Год										
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990
г. Рыбинск	20. IV	10. IV	8. IV	29. III	30. IV	9. IV	3. III	25. IV	9. III	29. I	15. III
г. Тутаев	29. IV	14. IV	14. IV	3. IV	25. IV	15. IV	1. IV	25. IV	24. IV	27. IV	1. IV
г. Ярославль	26. IV	18. IV	26. IV	7. IV	20. IV	24. IV	20. IV	2. V	17. IV	9. IV	30. III
г. Кострома	26. IV	27. IV	17. IV	7. IV	16. IV	21. IV	11. IV	19. IV	11. IV	2. IV	31. III
г. Плес	25. IV	23. IV	9. IV	6. IV	21. IV	27. IV	23. IV	1. V	9. IV	9. IV	5. IV
г. Кинешма	25. IV	1. V	1. V	6. IV	19. IV	29. IV	25. IV	2. V	20. IV	21. IV	4. IV
с. Столпино	26. IV	29. IV	17. IV	3. IV	20. IV	25. IV	24. IV	20. IV	21. IV	21. IV	11. IV
г. Юрьевец	27. IV	1. V	28. IV	9. IV	25. IV	28. IV	27. IV	1. V	18. IV	22. IV	7. IV
г. Пучеж	1. V	3. V	30. IV	9. IV	28. IV	3. IV	26. IV	5. V	22. IV	26. IV	14. IV
г. Чкаловск	1. V	5. V	29. IV	11. IV	1. V	5. V	30. IV	9. V	25. IV	27. IV	18. IV

Т а б л и ц а 11

Даты перехода температуры воды через 0,2°С и 10°С в 1980-1990 гг. на разных станциях

Год	Темпе- ратура, °С	Станция					
		г. Ры- бинск	г. Яро- славль	г. Кос- трома	г. Ки- нешма	г. Юрь- евец	г. Чка- ловск
1	2	3	4	5	6	7	8
Весна							
1980	0,2	21. IV	21. IV	25. IV	17. IV	22. IV	23. IV
	10	31. V	31. IV	29. V	30. V	30. V	31. V
1981	0,2	3. IV	14. IV	27. IV	13. IV	20. IV	29. IV
	10	23. V	24. V	22. V	20. V	23. V	23. V
1982	0,2	3. IV	12. IV	15. IV	4. IV	15. IV	23. IV
	10	27. V	26. V	23. V	12. V	25. V	25. V
1983	0,2	1. IV	1. IV	2. IV	29. III	3. IV	8. IV
	10	12. V	13. V	13. V	6. V	9. V	12. V
1984	0,2	5. IV	9. IV	16. IV	12. IV	25. IV	15. IV
	10	18. V	16. V	6. V	17. V	17. V	17. V
1985	0,2	27. IV	16. IV	21. IV	16. IV	23. IV	21. IV
	10	26. V	28. V	12. V	13. V	25. V	26. V
1986	0,2	19. III	30. III	19. IV	31. III	24. IV	25. IV
	10	22. V	23. V	22. V	22. V	23. V	22. V
1987	0,2	16. IV	27. IV	26. IV	8. IV	22. IV	3. V
	10	3. VI	3. VI	1. VI	3. VI	16. V	29. V
1988	0,2	3. IV	2. IV	12. IV	30. III	2. IV	6. IV
	10	22. V	24. V	20. IV	22. V	22. V	19. V
1989	0,2	21. III	6. IV	2. IV	6. IV	11. IV	12. IV
	10	11. V	14. V	10. V	14. V	11. V	10. V
1990	0,2	26. III	3. IV	24. III	23. III	8. IV	4. IV
	10	26. V	24. V	16. V	17. V	20. V	24. V
Осень							
1980	10	26. IX	27. IX	28. IX	30. IX	1. X	30. IX
	0,2	-	30. XI	9. XI	22. XI	13. XI	15. XI
1981	10	15. X	9. X	11. X	17. X	16. X	16. X
	0,2	18. XII	25. XI	27. XI	29. XI	26. XI	28. XI
1982	10	8. X	7. X	5. X	10. X	7. X	8. X

Т а б л и ц а 11 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
	0,2	3. XII	3. XII	3. XII	4. XII	3. XII	3. XII
1983	10	5. X	30. IX	30. IX	4. X	1. X	2. X
	0,2	14. XI	15. XI	-	18. XI	14. XI	18. XI
1984	10	29. IX	10. X	11. X	15. X	12. X	13. X
	0,2	16. XI	27. XI	13. XI	21. XI	17. XI	14. XI
1985	10	24. IX	8. X	28. IX	10. X	2. X	2. X
	0,2	11. XI	16. XI	16. XI	17. XI	17. XI	18. XI
1986	10	24. IX	20. IX	20. IX	26. IX	27. IX	26. IX
	0,2	30. XI	23. XI	21. XI	4. XII	21. XI	24. XI
1987	10	26. IX	30. IX	29. IX	2. X	5. X	29. IX
	0,2	19. XI	9. XI	8. XI	13. XI	11. XI	14. XI
1988	10	13. X	10. X	12. X	15. X	13. X	13. X
	0,2	10. XI	4. XI	3. XI	9. XI	10. XI	9. XI
1989	10	1. X	2. X	3. X	9. X	7. X	7. X
	0,2	26. XI	22. XI	19. XI	26. XI	23. XI	26. XI
1990	10	28. IX	24. IX	25. IX	29. IX	28. IX	29. IX
	0,2	20. XI	14. XI	13. XI	23. XI	16. XI	15. XI

ваемых из Рыбинского водохранилища, и в озеровидном расширении водоема. В июне эта разница менее заметна, в июле влияние Рыбинского водохранилища на температурный режим Горьковского прослеживалось в основном до г. Ярославля (табл. 12). В августе-октябре температура воды на участке от плотины Рыбинской ГЭС до г. Ярославля была в среднем на 0,8-1,0°C ниже, чем в остальной части водохранилища. Максимальный прогрев водных масс водоема отмечался чаще в июле, реже в августе; абсолютный максимум температуры не превышал 27,2°C (табл. 13). Судя по величинам абсолютных максимумов, а также по характеру отклонений среднемесячной и средней за май-октябрь температуры воды, годы 1981, 1983, 1984, 1988 и 1989 были теплее, 1980, 1982, 1986, 1987 и 1990 - холоднее (табл. 12 и 13, рис. 6).

Содержание основных биогенных элементов, во многом определяющее уровень биопродуктивности водоема, приведено в табл. 14 и 15. Количество общего азота и общего фосфора, по данным А.А. Былинкиной и Н.А. Трифионовой (Волга и ее жизнь, 1978), летом 1975

Т а б л и ц а 12

Среднемесячная температура воды (°С) у поверхности в различных участках водохранилища в 1980-1990 гг.

Месяц	Участок	Год										Среднее		
		1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1980-1990	1957-1970
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
V	1	7,4	8,2	9,7	11,4	11,2	9,9	7,9	8,2	8,4	11,4	9,0	9,3	-
	2	8,0	9,1	10,3	12,4	12,3	10,0	8,4	9,8	9,2	11,6	10,1	10,1	-
	3	7,8	8,0	9,0	12,2	11,0	8,2	8,9	8,4	9,4	10,8	9,5	9,4	9,5
VI	1	17,2	17,4	14,1	16,4	16,9	13,6	17,7	15,3	18,2	20,2	14,4	16,5	-
	2	17,6	18,7	14,5	17,2	17,9	14,9	18,0	16,6	19,0	20,1	15,2	17,2	-
	3	16,8	18,1	14,0	16,7	18,5	14,8	17,7	17,5	18,8	20,2	14,8	17,1	17,1
VII	1	18,8	22,4	19,5	20,2	20,2	18,3	18,0	17,6	22,3	21,6	19,3	19,8	-
	2	19,3	23,4	20,0	20,4	20,5	18,5	18,4	17,8	23,5	22,2	20,4	20,4	-
	3	19,0	23,2	20,0	20,5	20,6	18,7	18,5	19,0	24,0	22,3	20,5	20,6	20,6
VIII	1	17,5	20,0	18,3	18,8	18,4	20,5	18,3	16,7	19,1	19,0	18,4	18,6	-
	2	18,1	21,4	19,0	19,8	19,4	21,5	18,8	17,9	19,9	19,7	19,5	19,5	-
	3	17,2	21,6	19,0	19,5	19,1	21,0	18,7	18,0	20,4	19,8	19,6	19,4	19,6
IX	1	12,3	12,9	13,7	13,3	12,8	13,5	10,8	12,1	13,8	12,7	11,2	12,6	-
	2	12,9	14,1	14,3	14,0	13,5	14,5	11,7	12,6	14,0	13,8	12,2	13,4	-
	3	12,5	14,7	14,3	13,8	14,0	14,7	12,3	12,9	13,9	13,8	12,3	13,6	14,4

Т а б л и ц а 12 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
X	1	6,5	8,5	6,1	6,2	7,4	6,4	4,2	6,4	7,7	6,5	4,9	6,4	-
	2	6,7	9,5	6,8	6,9	8,3	7,3	6,4	6,2	8,0	7,4	5,6	7,2	-
	3	6,5	9,8	6,0	7,0	8,4	6,9	5,2	6,8	8,0	8,1	5,6	7,1	7,1
Среднее	1	13,3	14,9	13,6	14,4	14,5	13,7	12,8	12,7	14,9	15,2	12,9	13,9	-
за V-X	2	13,8	16,0	14,2	15,1	15,3	14,5	13,6	13,5	15,6	15,8	13,8	14,6	14,2
	3	13,3	15,9	13,7	15,0	15,3	14,1	13,6	13,8	15,8	15,8	13,7	14,5	14,7

П р и м е ч а н и е. Участки водохранилища: 1 - г. Рыбинск - г. Ярославль; 2 - г. Кострома - с. Столпино; 3 - г. Юрьевец - г. Чкаловск.

Т а б л и ц а 13

Максимальная из зарегистрированных температура воды (°C) у поверхности

Год	Станция							
	г. Рыбинск	г. Ярославль	г. Кострома	г. Кинешма	г. Юрьевец	г. Чкаловск		
1980	22,2	21,8	21,8	21,2	21,8	21,4		
	3.VIII	24.VI; 3.VIII	26.VI; 28.VI	28.VI	29.VII	4.VII		
1981	23,8	24,8	24,0	24,5	25,2	27,2		
	1.VII	30.VI	30.VII	28.VII	29.VII	1.VII		

1982	<u>22.3</u>	<u>23.0</u>	<u>22.3</u>	<u>22.3</u>	<u>23.6</u>	<u>22.4</u>
	19. VII	21. VII	12. VII	18. VII	12. VII	13. VII
1983	<u>21.8</u>	<u>22.6</u>	<u>22.3</u>	<u>22.6</u>	<u>23.0</u>	<u>24.0</u>
	16. VII	13. VIII	16. VII	15. VII	15; 16. VII	14. VII
1984	<u>21.8</u>	<u>23.2</u>	<u>23.5</u>	<u>22.9</u>	<u>23.4</u>	<u>24.6</u>
	14. VII	22. VII	18. VII	24; 28. VII	9. VIII	19. VII
1985	<u>21.2</u>	<u>25.4</u>	<u>24.2</u>	<u>22.8</u>	<u>23.0</u>	<u>23.6</u>
	10. VIII	11. VIII	11. VIII	15. VIII	23. VII	23; 24. VII
1986	<u>22.1</u>	<u>23.0</u>	<u>23.0</u>	<u>22.6</u>	<u>22.0</u>	<u>23.8</u>
	31. VII	11. VIII	10. VIII	10. VIII	6; 11. VIII	10. VIII
1987	<u>18.8</u>	<u>20.4</u>	<u>20.4</u>	<u>20.3</u>	<u>21.0</u>	<u>23.0</u>
	2. VII	26. VII; 2. VIII	3. VIII	6. VIII	24. VI	29; 30. VI
1988	<u>23.6</u>	<u>24.9</u>	<u>25.5</u>	<u>25.3</u>	<u>26.4</u>	<u>26.0</u>
	23. VII	21. VII	23. VII	23. VII	18; 19. VII	17; 21. VII
1989	<u>23.8</u>	<u>24.6</u>	<u>24.5</u>	<u>23.8</u>	<u>26.0</u>	<u>26.5</u>
	18; 28. VI	1. VII	1. VII	29. VI; 14. VII	29. VI	27. VI
1990	<u>20.4</u>	<u>21.1</u>	<u>23.4</u>	<u>22.6</u>	<u>22.2</u>	<u>25.0</u>
	13. VIII	9. VII	8. VII	11. VII	11. VII	8. VII

П р и м е ч а н и е. Числитель - температура воды, °С; знаменатель - дата регистрации.

г. В среднем составляло 1,25-1,32 мг N/л и 54-56 мкг P/л при отсутствии заметных различий по течению реки. В периоды стратификации установлено обеднение фосфором поверхностных слоев воды. Авторы отмечают, что при незначительной численности населения городов, сбрасывающих сточные воды в р. Волгу выше Горьковской плотины, прибавка биогенов в створе у г. Городца за счет антропогенного фактора минимальна. Отношение содержания общего азота к общему фосфору, по данным этих исследователей, составило 22-24, что значительно выше, чем в более интенсивно евтрофируемом Чебоксарском водохранилище (Охапкин, 1994). А.А. Былинкина и Н.А. Трифонова характеризуют состояние водоема в 70-е годы как мезотрофное.

Т а б л и ц а 14

Среднесезонное и среднегодовое содержание железа и кремния в водохранилище в 1957-1967 гг. (по: Гидрометеорологический режим., 1975)

Станция	Сезон				Среднее
	зима	весна	лето	осень	
Железо общее, мг Fe/л					
г. Ярославль	0,28	0,48	0,22	0,33	0,33
г. Кинешма	0,13	0,16	0,11	0,11	0,13
д. Урково	0,13	0,19	0,09	0,12	0,13
Кремний, мг Si/л					
г. Ярославль	1,2	3,1	1,4	1,2	1,7
г. Кинешма	1,5	2,2	1,4	1,6	1,7
д. Урково	3,0	3,0	1,7	1,9	2,4

П р и м е ч а н и е. Зима - с декабря по начало апреля; весна - апрель (после вскрытия) и май; лето - июнь, июль и август; осень - сентябрь, октябрь и ноябрь (до ледостава).

Межгодовые изменения средних концентраций азота и фосфора по наблюдениям Верхневолжского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу природной среды в 80-е годы были незначительны (Обзор состояния..., 1981; 1982а, б; 1983; Ежегодник качества..., 1984-1988; 1990; 1991). Несколько выше содержание минеральных форм азота было в 1982-1983 гг., а общего фосфора - в 28

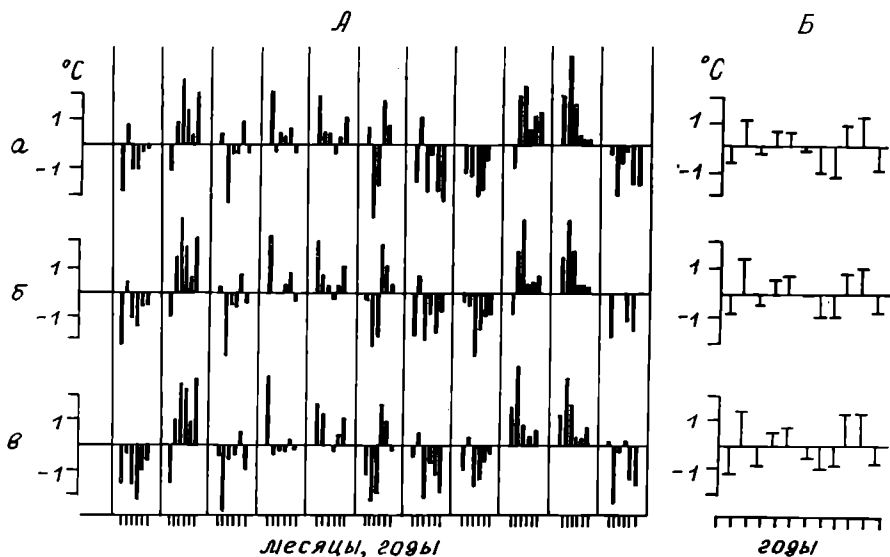


Рис. 6. Отклонения среднемесячной (А) и средней за май-октябрь (Б) температуры воды в 1980-1990 гг. от среднееголетних значений. а - г. Рыбинск - г. Ярославль; б - г. Кострома - г. Кинешма; в - г. Юрьевец - г. Чкаловск. По оси абсцисс то же, что и на рис. 4.

1984, 1985 и 1991 гг. В речном районе наблюдалось немногим больше биогенов, чем в озерном. По этим данным количество фосфора в водохранилище оказывается ниже, чем в евтрофном Чебоксарском, и немного выше, чем в мезотрофном Рыбинском. По среднегодовым концентрациям фосфора Горьковское водохранилище - евтрофный водоем.

Концентрация железа и кремния - необходимых компонентов жизнедеятельности диатомовых водорослей - в Горьковском водохранилище немного ниже, чем в верхневолжских (Гидрометеорологический режим., 1975). Содержание железа повышено весной, зимой и осенью оно заметно снижается, минимальные концентрации установлены летом. Количество кремния повышено в весенний сезон, затем его концентрация постепенно снижается к осени и вновь увеличивается зимой. По течению реки содержание железа к плотине уменьшалось, а кремния - заметно возрастало.

Различия в значениях гидрофизических и гидрохимических показателей по акватории водохранилища позволяют выделить в нем волж-

Т а б л и ц а 15

Среднегодовые концентрации минерального азота и общего фосфора за 1980-1991 гг.

Район	Год											Среднее	
	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990		1991
Азот минеральный, мг N/л													
г. Рыбинск-													
г. Ярославль	0,71	0,61	0,81	0,77	0,55	0,71	0,56	0,60	0,59	0,51	0,60	0,80	0,65
г. Кострома-													
г. Кинешма	0,67	0,60	0,86	0,68	0,63	0,68	0,61	0,72	0,56	0,71	0,71	0,45	0,66
г. Юрьевец-													
г. Чкаловск	0,66	0,53	0,67	0,73	0,59	0,67	0,43	0,56	0,53	0,45	0,47	0,38	0,56
Все водохра-													
нилище	0,68	0,58	0,78	0,73	0,59	0,69	0,54	0,64	0,57	0,57	0,59	0,55	0,63
Фосфор общий, мкг P/л													
г. Рыбинск-													
г. Ярославль	-	-	66	70	62	62	52	44	55	48	57	84	60
г. Кострома-													
г. Кинешма	-	-	57	61	77	78	76	63	73	73	62	62	68
г. Юрьевец-													
г. Чкаловск	-	-	52	49	55	53	61	57	43	37	34	43	48
Все водохра-													
нилище	-	-	61	61	66	65	62	53	60	56	58	70	61

скую водную массу, представляющую собой в основном воды Рыбинского водохранилища, водную массу рек Унжи и Немды и собственно Горьковского водохранилища (Эдельштейн, 1965; цит. по: Гидрометеорологический режим..., 1975). Особенно четко различия в характеристиках водных масс проявляются весной и осенью. В эти сезоны в общем объеме водных масс озеровидной части водоема возрастает роль вод рек Унжи и Немды. Летом за счет полной трансформации вод, поступающих в водохранилище в период весеннего половодья, гетерогенность водных масс в нем заметно снижается. Зимой, за исключением приустьевых участков крупных притоков, все водохранилище заполнено водной массой р. Волги. Это состояние поддерживается до весны. Схема сезонного распределения водных масс разного происхождения в озерной части водохранилища приводится К.К. Эдельштейном (Гидрометеорологический режим..., 1975).

Таким образом, абиотические условия формирования продукционных процессов и структуры планктонных растительных ценозов в Горьковском водохранилище, как и в других водоемах Волжского каскада, сильно изменчивы как во времени, так и в пространстве. Это позволяет проследить различные состояния сообществ фитопланктона в зависимости от конкретных гидрометеорологических условий года, уточнить трофический статус водохранилища в 80-х - начале 90-х годов и его динамику с момента зарегулирования стока р. Волги у г. Городца.

ОРГАНИЗАЦИЯ НАБЛЮДЕНИЙ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования волжского фитопланктона на участке затопления Горьковского водохранилища немногочисленны. Отрывочные сведения о составе и обилии планктонных водорослей в районе г. Городца приводит для 20-х годов Р.М. Павлинова (1930), подробнее состояние растительного планктона по данным маршрутных наблюдений в 30-х годах охарактеризовано В.И. Есыревой (1945) и в сентябре 1955 г., за месяц до начала заполнения водоема, А.Д. Приймаченко (1959).

Закономерности формирования видового состава растительных планктонных сообществ, сезонная и годовичная периодичность обилия водорослей в Горьковском водохранилище, оценка его сапробиологического состояния и выявление основных стадий сукцессии сообществ в разное время привлекали пристальное внимание таких альгологов, как В.И. Есырева, Г.В. Кузьмин, Г.М. Лаврентьева, Г.А. Юлова, А. Г. Охапкин, Л.Г. Корнева. Продуктивность фитопланктона на разных этапах его существования изучалась С.И. Кузнецовым, Ю.И. Сорокиным, В.И. Романенко, И.Л. Пыриной, Н.А. Минеевой, В.Н. Паутовой и В.И. Номоконовой.

Полученные на середину 70-х годов данные явились основой многих статей и частью обобщающей сводки о планктонных водорослях зарегулированной Волги, в которой показаны и особенности фитопланктона Горьковского водохранилища (Волга и ее жизнь, 1978; The River Volga., 1979).

В настоящей монографии приведен обзор результатов изучения фитопланктона до образования Горьковского водохранилища и в первые 10 лет его существования, более подробно рассмотрены данные наблюдений более поздних исследований, ранее практически не публиковавшиеся. Прежде всего это наблюдения Горьковского университета. При их организации, вслед за Н.В. Буториным (1969), мы выделяли речной район водохранилища (от плотины Рыбинской ГЭС до устья р. Елнать) и озерный (от устья р. Елнать до плотины Горько-

32

вской ГЭС) (рис. 7). Станции устанавливались чаще всего и по разрезам. На большинстве разрезов их было три: у правого берега, на середине сечения реки и у левого берега. При этом номера станций соответствовали номеру разреза: станция у правого берега ему отвечала полностью, на середине сечения имела литер "а", у левого - "б". Если пробы отбирались только в каком-либо одном биотопе, то станции тоже назывались по этому принципу.

В пределах речного района водохранилища были установлены следующие разрезы и станции:

- нижний бьеф Рыбинской ГЭС, 435 км от Южного порта г. Москвы - ст. 1а (глубина 5-8 м);
- ниже г. Тутаева, 480 км - ст. 2а (соответственно 5-10 м);
- ниже г. Ярославля, 530 км - ст. 3а (4-7 м);
- выше Костромского расширения, 579 км - ст. 4 (8-9м), 4а (9-10 м) и 4б (4-9 м);
- ниже Костромского расширения, 590 км - ст. 5 (4-6 м) и 5б (8-10 м);
- выше г. Костромы, 595 км - ст. 6 (7-11 м), 6а (9-10 м) и 6б (2-4 м);
- ниже г. Костромы, 606 км - ст. 7 (6-11 м), 7а (8-11 м) и 7б (5-8 м);
- 10 км ниже р. Кубань у с. Юрьева, 612 км - ст. 8 (8-9 м), 8а (9-11 м) и 8б (3-6 м);
- против с. Чернопенье, 619 км - ст. 9 (8-9 м), 9а (9-10 м) и 9б (6-7 м);
- против пос. Густомесово, 632 км - ст. 10 (10-11 м), 10а (9-10 м) и 10б (8-9 м);
- против пос. Красные Пожни, 639 км - ст. 11 (10-13 м), 11а (10-11 м) и 11б (2-4 м);
- против пос. Красное-на-Волге, 646 км - ст. 12 (8-9 м), 12а (9-10 м) и 12б (2-7 м);
- ниже г. Плеса, 659 км - ст. 13 (6-12 м), 13а (10-15 м) и 13б (3-10 м);
- выше г. Кинешмы, 710 км - ст. 14, 14а и 14б (глубинами всех станций 9-11 м);
- ниже г. Кинешмы, 720 км - ст. 15 (6-12 м), 15а (10-15 м), 15б (6-14 м).

На всем этом участке водохранилища сохраняются речные условия и заметные скорости течения, динамика которых связана с режимом работы Рыбинской и Горьковской ГЭС. В верховьях участка они

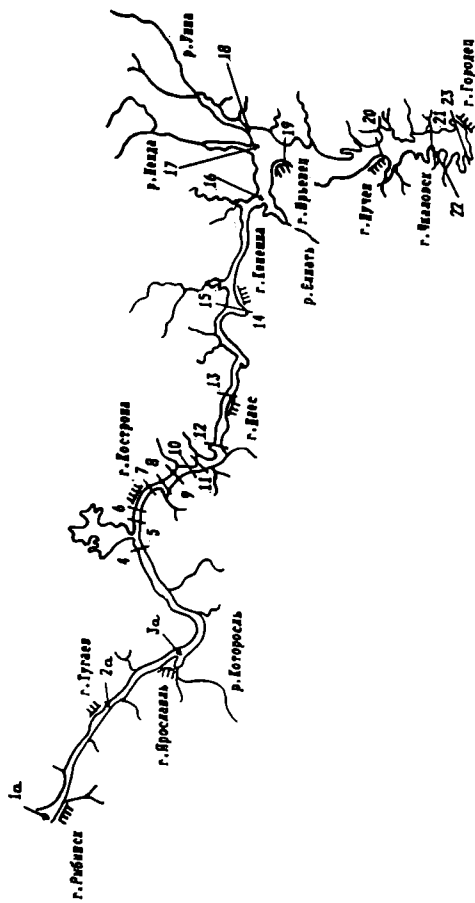


Рис. 7. Схема Горьковского водохранилища с расположением разрезов и станций. Обьяснение в тексте.

достигают 0,85-1,1 м/с, от г. Костромы до озеровидного расширения максимальные скорости течения снижаются до 0,6-0,7 м/с.

В пределах озерного района водохранилища установлены следующие разрезы и станции:

траверз р. Елпать, против с. Столпино, 770 км - ст. 16а (8-12 м);

против устья р. Немды, 782 км - ст. 176 (5-7 м);

против устья р. Унжи, 785 км - ст. 186 (5-9 м);

ниже г. Юрьевца 790 км - ст. 19 (7-14 м), 19а (6-10 м) и 19б (5-13 м);

ниже г. Пучежа, 815 км - ст. 20 (7-12 м), 20а (7-14 м) и 20б (6-8 м);

в районе г. Чкаловска, 840 км - ст. 21 (10-19), 21а (6-8 м) и 21б (5-9 м);

против устья р. Санахты, 842 км - ст. 22 (9-12 м);

приплотинный участок, 845 км - ст. 23а (15-18 м).

Озерный район характеризуется замедленным водообменом, и в период открытой воды скорости течения в поверхностных горизонтах водной толщи снижаются, в сравнении с речным районом, до 0,1-0,2 м и ниже.

С конца 70-х - начала 80-х годов мониторинговые наблюдения за составом, обилием и продуктивностью фитопланктона по акватории водохранилища с целью оценки качества его воды проводятся сотрудниками Верхневолжского территориального управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды под научным и методическим руководством Горьковского университета. В монографии рассмотрены данные наблюдений в 1980 г. (май, июль и октябрь), 1981 г. (май, июнь, июль, август и октябрь) и 1988-1992 гг., выполненные весной (конец мая либо конец мая - начало июня), летом (июль) и осенью (первая декада октября). В 1980-1981 гг. пробы отбирались на разрезах 16, 19-21 и 23; в 1988-1992 гг. - на разрезах 6, 7 и с 14 до 23, а в июне, августе и сентябре дополнительно на станциях 21, 21а, 21б, 22 и 23а.

В книге обсуждаются и наблюдения ИБВВ РАН в конце 80-х - начале 90-х годов, полученные в возобновленных после длительного перерыва (с 1975 г.) рейсах по всей р. Волге. В Горьковском водохранилище при этом отбор проб для изучения состава, обилия и продуктивности фитопланктона проводился в августе 1989 г., мае, августе и октябре 1990 г., июне и августе 1991 г. на русловых станциях разрезов 1, 2, 3, 5, 7, 15, 19, 20 и 23. Для оценки вли-

яния населенных пунктов на состав и продуктивность фитопланктона речного района водохранилища, а также в целях его районирования в мае и августе 1992 г. осуществлены специальные наблюдения на всех станциях 3-13-го разрезов (от г. Ярославля до г. Плеса - в мае и до г. Кинешмы - в августе), а в июле - на русловых станциях разрезов 4, 6-11 и 13. В 1992 и 1993 гг. для изучения влияния Рыбинского водохранилища была дополнительно установлена станция 1а* - ниже г. Рыбинска, 455 км. Кроме того, между станциями 1а и 1а*, удаленной от ст. 1а на 20 км, с интервалом 2-5 км проводился отбор проб с последующим определением содержания пигментов фитопланктона для изучения его мелкомасштабного распределения в верховьях речного района.

Методические подходы к оценке качественного и количественного состава фитопланктона освещены нами ранее (Корнева, 1993; Охалкин, 1994). Для характеристики структурных показателей сообществ планктонных водорослей изучена динамика таких формализованных показателей видовой структуры сообщества, как общее видовое богатство (общее число видов, разновидностей и форм, обнаруженных в том или ином районе водоема в разное время), относительное видовое богатство (доля определенной таксономической группы водорослей в общем видовом богатстве), видовое богатство по Маргалеву, видовое разнообразие по Шеннону-Уиверу. Для оценки степени доминирования видов в сообществах применены индексы Бергера-Паркера и Симпсона (Мэгарран, 1992). Кроме того, изучена динамика числа доминирующих видов сообщества (компоненты сообщества с численностью или биомассой большей или равной 10% от общей) и числа видов - доминантов и субдоминантов (видов с численностью или биомассой большей или равной 5% от общей). Размерно-весовую структуру фитопланктона характеризует доля мелкоклеточной фракции (размеры клеток, ценобиев или колоний равны 30 мкм или менее; Трифонова, 1990) в общей численности и биомассе фитопланктона и разнообразие объемно-весовых характеристик компонентов сообщества по индексу Шеннона-Уивера. Для оценки сапробиологического состояния водоема использован индекс сапробности по Пантле и Букку в модификации Сладечека (Sládeček, 1973).

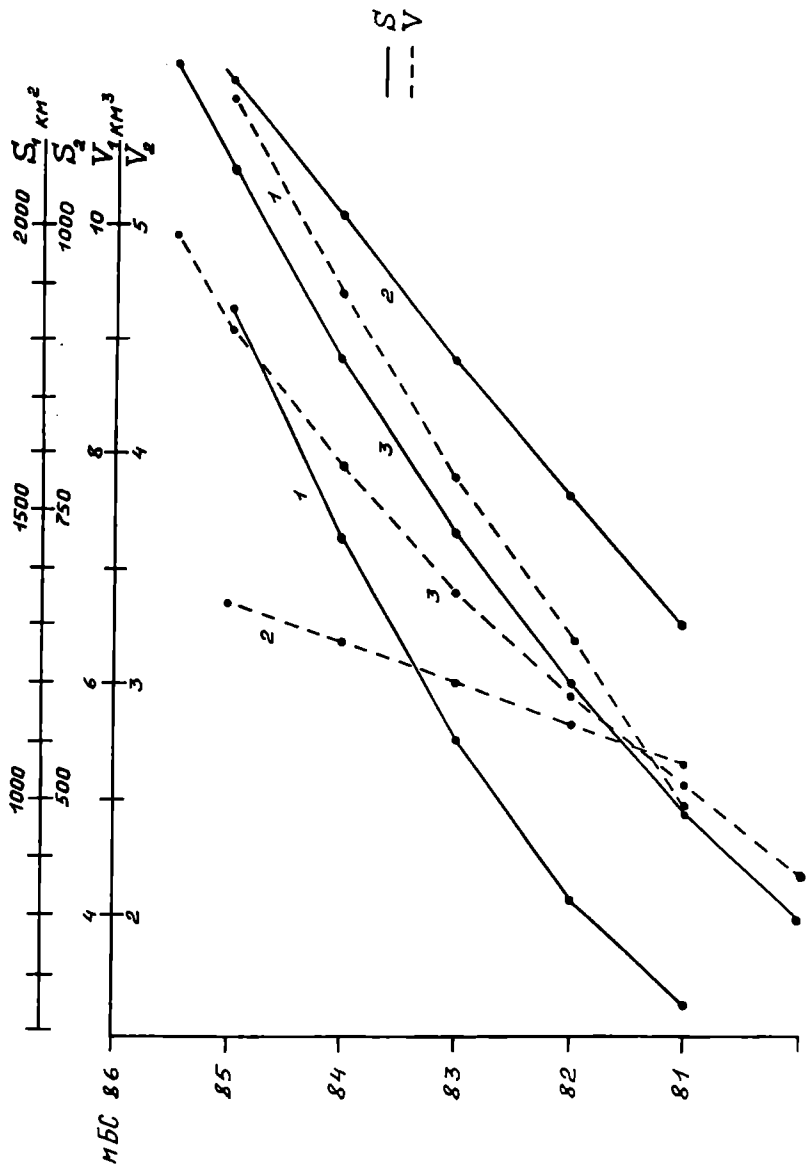
Определение фотосинтетических пигментов в 1989 г. было начато В.В. Соловьевой и в 1990-1991 г. продолжено Н.М. Минеевой. Пробы отбирали метровым пластмассовым батометром типа Эгломорка тотально из верхнего 2-метрового слоя (евфотная зона) и столба воды от поверхности до дна. Фитопланктон осаждали на мембранные фильтры N 6

Мытищинской фабрики ультрафильтров, на которые предварительно наносили слой мела и толченого стекла. Пигменты анализировали в 90% ацетоновом экстракте стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR - UNESCO, 1966), концентрации хлорофиллов, феопигментов и растительных каротиноидов рассчитывали по соответствующим формулам (Parsons, Strickland, 1963; Lorenzen, 1967; Jeffrey, Humphrey, 1975).

Исследования первичной продукции планктона проводились параллельно с изучением его состава и обилия в 1988-1992 гг. в рейсах Верхневолжского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, а также в маршрутных съемках Института биологии внутренних вод РАН в 1991 г. (на 7-8 русловых станциях по всей протяженности водоема) и в 1992 г. (на 11 створах речного участка от г. Ярославля до г. Кинешмы). Фотосинтез фитопланктона измеряли скляночным методом в кислородной модификации. Пробы отбирали totally из столба воды от поверхности до дна (сезонные наблюдения 1988-1992 гг.) или из евфотной 0-2-метровой зоны (маршрутные съемки 1991-1992 гг.) и экспонировали в течение суток в палубном инкубаторе с заборной водой на глубине 15-20 см. На основании того, что к этим глубинам приурочен максимум вертикального профиля фотосинтеза в водоемах умеренной зоны с аналогичными условиями формирования подводного светового режима (Пырина, 1995), полученную величину принимали за A_{max} . Одновременно с фотосинтезом измеряли скорость деструкции органического вещества - R_0 .

Интегральную первичную продукцию в столбе воды (S_A) на отдельных станциях рассчитывали перемножением величин A_{max} и прозрачности воды (Бульон, 1983). Для расчета суммарной деструкции (S_R) величину R_0 умножали на глубину станции, исходя из того, что содержание растворенного кислорода в водной толще от поверхности до дна оставалось неизменным (Litvinov, Mineeva, 1994).

Для оценки баланса органического вещества в водоеме S_A рассчитывали с учетом объема евфотной зоны (до глубины утроенной величины прозрачности воды по диску Секки), S_R - объема всей водной массы исследованного участка при среднемесечном уровне воды в период наблюдений, при этом использовался рис. 8. Для определения величин фотосинтеза на разных глубинах фотической зоны применялся подход В.И. Романенко (1973), в основу которого положено представление о постоянстве доли фотосинтеза на определенной глубине евфотной зоны от измеренного на контрольном горизонте (например, как в нашем случае, на глубине 15-20 см). Такие расчеты представ-



ляются оправданными для водоемов со сложной морфометрией и обширными мелководьями. Это получило подтверждение при оценке баланса органического вещества Рыбинского водохранилища (Минеева, 1993), когда при вычислении S_A и S_R методом простого осреднения данных наблюдений на отдельных станциях и методом учета соответствующих объемов воды были получены значительные расхождения в результатах.

При статистической оценке использованы методы регрессионного анализа с применением стандартных пакетов прикладных статистических программ для персонального компьютера.

Рис. 8. Зависимость площади (S) и объема (V) водохранилища от уровня воды (по: Гидрометеорологический режим..., 1975).

1, 2 - соответственно речной и озерный районы водохранилища (по шкале абсцисс S_2 и V_2); 3 - весь водоем (по шкале абсцисс S_1 и V_1).

ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА
ВОДОХРАНИЛИЩА

Сведения о видовом составе фитопланктона р. Волги в районе Горьковского водохранилища до и после его образования в 50-70-х годах содержатся в целом ряде работ (см. гл. 4), но специальные эколого-флористические исследования были проведены В.И. Есыревой, Г.А. Юловой и Г.В. Кузьминым. Поскольку обобщающих работ по видовому составу фитопланктона водохранилища в целом и его динамике в ходе сукцессии нет, мы подвели итог всех имеющихся литературных данных, приведенных далее в гл. 4, с учетом электронномикроскопических исследований С.И. Генкала и Н.И. Караевой (Генкал, 1992; 1995; Genkal, 1993; Karayeva, Genkal, 1993), результатов собственных многолетних наблюдений, а также данных ИЗВБ РАН, полученных в 1992 г. Таксономическая структура альгофлоры водоема по обобщенным за весь период его существования (1956-1992 гг.) данным приведена в табл. 16.

Число обнаруженных в планктоне таксонов водорослей видового и внутривидового ранга сопоставимо с таковым в Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах, а также в незарегулированной р. Волге от г. Городца до г. Чебоксары до образования здесь Чебоксарского водохранилища (Юлова, 1982; Корнева, 1993; Охалкин, 1994). Как и в р. Волге до зарегулирования стока, на уровне крупных таксономических категорий (отделы) преобладают зеленые (43,0% общего числа видовых и внутривидовых таксонов) и диатомовые (28,4) водоросли (табл. 16). Значение первых в формировании структуры альгофлоры водохранилища постепенно возросло. До образования водохранилища таксономическое разнообразие диатомовых было заметно выше флористического богатства водорослей из всех других отделов (рис. 9).

Анализируя долговременные тенденции изменения видового богатства фитопланктона в р. Волге и Горьковском водохранилище, следует отметить, что насыщения сообществ видами заметно сокращается на первых стадиях экзогенной сукцессии, связанной с зарегули-

Т а б л и ц а 16

Таксономическая структура водорослей планктона водохранилища

Отдел	Порядок	Род	Вид	Внутри- видовые таксоны	Идентифици- рованные до рода	Общее число видовых и внутривидовых таксонов
Cyanophyta	3	21	78	16	—	94
Chrysophyta	3	13	40	6	—	46
Bacillariophyta	6	39	195	38	1	234
Xanthophyta	2	11	16	—	—	16
Cryptophyta	1	3	17	—	1	18
Dinophyta	2	4	22	2	1	25
Raphidophyta	1	1	—	—	1	1
Euglenophyta	1	7	32	5	—	37
Chlorophyta	10	108	327	24	3	354
Всего	29	207	727	91	7	825

рованием стока реки (1956–1957 гг.). Особенно отчетливо это проявилось у отделов Cyanophyta и Bacillariophyta (табл. 17, рис. 10). Стадия повышения видового богатства фитопланктона ("флористического взрыва"), наблюдавшаяся в первые годы после зарегулирования стока в Шекснинском и Чебоксарском водохранилищах (Кузьмин, 1971; Охалкин, 1994) в Горьковском либо отсутствовала, или, что более вероятно, началась позднее 1957 г. и проходила в период, когда наблюдений не было.

Тенденция изменения основных пропорций альгофлоры прослеживается и по относительному видовому богатству — характеристике, менее зависимой от степени изученности видового состава водорослей разными исследователями. В ходе сукцессии относительное видовое богатство диатомовых достоверно снижалось ($r = 0,92$; $p < 0,05$), а зеленых (за счет представителей порядка Chlorococcales) возросло ($r = 0,91$; $p < 0,05$) с последующей стабилизацией на более низком (диатомовые) или более высоком (зеленые), чем в реке, уровне (рис. 10). В изменениях общего видового богатства и соотношения во флоре водорослей других систематических отделов достоверных тенденций не обнаружено. Для представителей большинства отделов водорослей характер изменения относительного видового

Т а б л и ц а 17

Динамика видового богатства фитопланктона р. Волги на участке Горьковского водохранилища до (1935-1955 гг.) и после (1956-1976 гг.) его образования

Отдел водорослей	1935- 1937 гг. (Есyreва, 1945)	1955 г. (Приймачен- ко, 1959)	1956- 1957 гг. (Приймачен- ко, 1961)	1961- 1966 гг. (Есyreва и др., 1968)	1961- 1972 гг. (Есyreва, 1967; Есyreва, Яло- ва, 1978; 1980)	1973- 1975 гг. (Лаврентье- ва, 1977; 1979)	1969- 1976 гг. (Кузьмин, 1980)
Сyanophyta	49	15	29	63	77	21	58
Chrysophyta	4	-	13	14	30	7	19
Bacillariophyta	234	38	89	128	53	33	112
Xanthophyta	2	-	3	3	12	1	6
Cryptophyta +							
Dinophyta	4	3	9	3	21	3	15
Euglenophyta	8	5	28	26	14	8	32
Chlorophyta	116	52	139	210	228	66	184
Raphidophyta		-	-	1	-	-	-
Итого	417	113	310	448	435	139	426

П р и м е ч а н и е. 1 - Приведено число наиболее часто встречаемых видов.

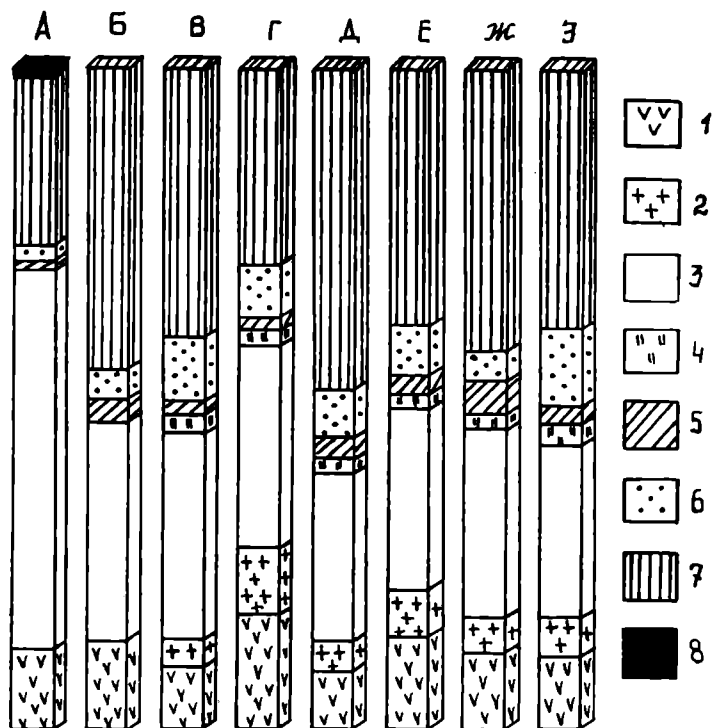


Рис. 9. Относительное видовое богатство фитопланктона (%) в неза-регулируемой Волге (А-В), Рыбинском (Г-Е), Горьковском (Ж) и Чебоксарском (З) водохранилищах.

1 - синезеленые, 2 - золотистые, 3 - диатомовые, 4 - желтозеле-ные, 5 - криптофитовые и динофитовые, 6 - эвгленовые, 7 - зеле-ные водоросли и 8 - отделы с малым видовым богатством. Участки незарегулированной Волги и годы наблюдений: А - г. Рыбинск - г. Н. Новгород, 1935-1937; Б - г. Ярославль - устье р. Оки, 1955; В - г. Городец - г. Чебоксары, 1966-1979 гг. Годы наблюдений в во-дохранилищах: Г - 1953-1969; Д - 1974-1989; Е - 1953-1989; Ж - 1956-1992; З - 1981-1990.

богатства аппроксимируется параболической зависимостью с миниму-мом в конце 60-х годов, когда, вероятно, краткосрочные сукцесси-

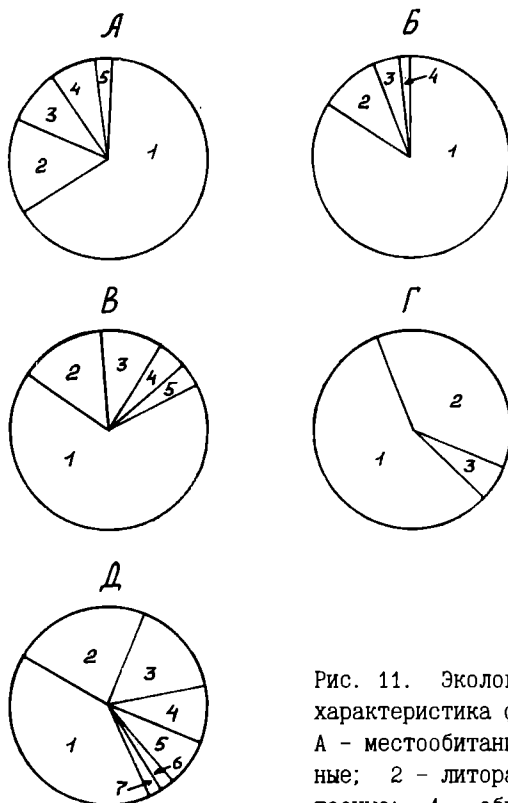


Рис. 11. Эколого-географическая характеристика фитопланктона.

А - местообитание: 1 - планктонные; 2 - литоральные; 3 - бентосные; 4 - обитатели обрастаний; 5 - эпибиотные.

Б - географическое распространение: 1 - космополитные; 2 - бореальные; 3 - северо-альпийские; 4 - субтропические.

В - галобность: 1 - индифференты; 2 - олигогалобы; 3 - галофилы; 4 - мезогалобы; 5 - галофобы.

Г - отношение к pH: 1 - индифференты; 2 - алкалифилы; 3 - ацидофилы + ацидобионты.

Д - сапробность: 1 - β -мезосапробы; 2 - олиго- β -мезосапробы + β -мезо-олигосапробы; 3 - олигосапробы; 4 - β - α -мезосапробы + α - β -мезосапробы; 5 - α -мезосапробы; 6 - α -мезо-полисапробы + поли- α -мезосапробы + полисапробы; 7 - ксеносапробы + ксено-олигосапробы + олиго-ксеносапробы.

наруженных видов, разновидностей и форм водорослей является индикаторами органического загрязнения. Но в Горьковском отмечается более высокая доля индикаторов чистых вод (от ксеносапробов до β -мезо-олигосапробов), составляющих в сумме 42,1% числа индикаторных форм против 35% в Чебоксарском. Основу перечня показателей загрязнения, как и в конце 60-х - начале 70-х годов (Охалкин, Кузьмин, 1978а, б; Волга и ее жизнь, 1978) составляют β -мезосапробы (42,3%) (рис. 11 Д).

Рассмотрим, используя список видов в приложении, состав водорослей по систематическим отделам. Среди синезеленых водорослей, занимающих третье место по разнообразию состава после зеленых и диатомовых, зарегистрировано 78 видов, представленных 94 видовыми и внутривидовыми таксонами, принадлежащих к трем порядкам. Из них наибольшее число представителей содержит порядок Chlorococcales (49% таксонов рангом ниже рода). Oscillatoriales и Nostocales составляют 27,7 и 23,3% соответственно. Наиболее флористически насыщенными среди синезеленых оказались роды *Anabaena* (19,1% таксономического разнообразия отдела), *Oscillatoria* (12,8), *Microcystis* (9,6) и *Aphanothece* (8,5). Состав синезеленых водохранилища сформирован в основном планктонными формами (80,9%), имеющими широкое географическое распространение, индифферентами или олигогалолами с оптимумом в нейтральной или слабощелочной среде. Как и в других водохранилищах Волжского каскада, синезеленые водоросли создают основу планктонных фитоценозов в летний и осенний сезоны. В отдельные годы и на разных станциях представители этого отдела в августе достигали в Приплотинном плесе водохранилища численности до 300-400 тыс. кл./л при биомассе до 40-44 г/м³.

В составе массовых видов среди синезеленых, как и в других водохранилищах рек Волги и Днепра, необходимо отметить *Aphanizomenon flos-aquae*¹, *Microcystis aeruginosa* et f. *flos-aquae* и *M. wesenbergii*. С несколько меньшей частотой в составе доминантных по численности форм среди синезеленых можно указать различные виды рода *Anabaena*, *Microcystis pulverea*, *M. incerta*, *M. holsatica*, *M. grevillei*, *M. viridis*, виды рода *Aphanothece* (*A. clathrata* et f. *brevis*, *A. elabens*, *A. saxicola*). Таким образом, значимыми с трофодинамических позиций во флоре водохранилища в современный период его существования можно назвать 10-15 таксонов синезеленых

¹ Авторы видов приведены в списке водорослей.

водорослей, а наиболее часто в составе доминантных видов отмечаются 3-5. В отдельных случаях численность, превышающая 1 млн кл./л, регистрировалась у *Merismopedia tenuissima*, *Oscillatoria planctonica* и некоторых других.

Золотистые водоросли в списке видов представлены 46 таксонами рангом ниже рода из 3 порядков и 13 родов. Наибольшее число видовых и внутривидовых таксонов обнаружено у родов *Dinobryon* (12) и *Mallomonas* (10), остальные представлены 1-4 таксонами. Чаще других в составе весенних фитоценозов развивались *Chrysosoccus biporus*, *C. rufescens* и *Dinobryon divergens*. Золотистые водоросли в основном приурочены к весеннему и осеннему сезонам вегетационного периода, их обилие невелико и численность редко превышала 50-100, составляя, как правило, 5-20 тыс. кл./л, биомасса в большинстве случаев составляла 0,01-0,02 г/м³, редко 0,2 г/м³.

Диатомовые водоросли в конце 80-х и начале 90-х годов играют основную ценозообразующую роль в формировании планктонных сообществ в водохранилище. Разнообразие их состава, несмотря на тенденцию к снижению флористической насыщенности, значительно. За период существования водохранилища в нем зарегистрировано 234 видовых и внутривидовых таксона этих водорослей, принадлежащих к 6 порядкам и 39 родам. Богаче других представлен порядок *Raphales* (64,4% обнаруженных диатомей) за счет разнообразия родов *Navicula* (47 видов, разновидностей и форм), *Nitzschia* (33) и *Cymbella* (12), вошедших в десятку наиболее флористически насыщенных родов диатомовых водорослей. Порядок *Agarhales* по разнообразию состава среди диатомовых занимает второе место (18% списка). Из этого порядка *Fragilaria* и *Synedra* (соответственно 17 и 16 таксонов рангом ниже рода) также создают основу родового спектра альгофлоры водоема. Среди других относительно более разнообразны *Cyclotella* (12), *Stephanodiscus* (9), *Gomphonema* (9) и *Achnanthes* (8).

С эколого-географических позиций флора диатомовых в водохранилище образована в основном обитателями бентали (33% таксономического разнообразия), литорали и видами-обрастателями различных субстратов (по 20,5%). Это связано с влиянием прибрежно-мелководной зоны на формирование видовой структуры сообществ, но основу трофодинамики водоема создают типичные планктонные формы (25,6% обнаруженных представителей). Виды с широким географическим ареалом создают костяк списка диатомовых в водохранилище (71,8% видов с известным в литературе географическим распространением), но достаточно значительна доля бореальных и северо-альпийских эле-

ментов (соответственно 17,8 и 10,4%). Диатомеи являются отличными индикаторами экологических условий (Van Dam et al., 1994). Среди них отмечены представители всех зон сапробности и всех групп водорослей, выделяемых при оценке степени галобности и pH среды. Большинство видов диатомовой флоры Горьковского водохранилища относится к индикаторам средней (β -мезосапробной) степени загрязнения воды, но достаточно высока доля чистоводных элементов (от ксеносапробов до β -мезо-олигосапробных форм). По отношению к степени галобности основу индикаторного списка диатомовых создают индифференты (121 таксон), но достаточно заметна доля галофилов (39) и мезогалобов (16). Соотношение индикаторов pH среды указывает на преобладание в водохранилище нейтральных и слабощелочных условий (67,7% алкалифилов и 28,3% индифферентов).

Большинство обнаруженных видов диатомей являются редкими, их регистрация во многом случайна. Состав массовых форм планктона на современном этапе существования водохранилища довольно однообразен и насчитывает немногим более 15–20 видов, разновидностей и форм. Чаще в перечне доминантов встречаются *Aulacosira islandica*, *A. ambigua*¹, *A. granulata*, реже – *A. subarctica*. Из видов рода *Stephanodiscus*, широко представленных в качестве доминантных форм в пресных водах умеренных широт мезотрофно-евтрофного трофического статуса, в водохранилище интенсивно вегетируют *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii*, с меньшим обилием – *S. minutulus*, *S. agassizensis*, реже – некоторые другие. В состав доминирующих и сопутствующих компонентов альгоценозов на разных участках водохранилища и в разные сроки входили *Skeletonema subsalsum*, *Asterionella formosa*, *Melosira varians*, *Synedra ulna*, *S. acus*, *Diatoma tenuis* и *Fragilaria crotonensis*.

Диатомовые – основная группа водорослей в весенних и осенних планктонных фитоценозах, зачастую достигающая высоких показателей обилия. Их биомасса в общей составляла в 80-х и начале 90-х годов 56–81% (среднегодовые значения), в отдельные годы в озерном районе была ниже. Максимальные из зарегистрированных величин биомассы достигали 10–12, реже – 20–30, иногда – 48 г/м³.

Желтозеленые водоросли не отличались заметным разнообразием

¹ Согласно мнению С.И. Генкала (1995), в водохранилищах Волжского каскада *A. italica* отсутствует, и предыдущие исследователи ошибочно по результатам световой микроскопии принимали вегетирующую в р. Волге *A. ambigua* за *A. italica*.

представителей, встречались в планктоне в основном единично. Большинство видов являются для водоема редкими, чаще других развивались виды рода *Goniochloris* (*G. mutica*). Обилие этих водорослей редко превышало 10-20 тыс. кл./л и 0,01 г/м³, обычно было ниже.

Криптофитовые и динофитовые водоросли так же, как и желтозеленые, не отличались богатством видового состава (соответственно 18 и 25 представителей). Среди них разнообразием выделяются роды *Cryptomonas* (12), *Glenodinium* (10) и *Peridinium* (9). Состав криптофитовых водорослей сформирован в основном видами, широко распространенными в водоемах России и других стран, обитателями пресных вод с нейтральной или щелочной рН, индикаторами слабого или умеренного органического загрязнения. В 1991-1992 гг. в озерном районе водохранилища отмечены вспышки вегетации криптоноад в весенний и летний сезоны - до 2-6 млн кл./л и 4-6 г/м³, что ранее не наблюдалось. Аналогичная картина отмечена в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993). Это в основном *Cryptomonas ovata*, *C. marssonii*, *C. cf. borealis*, *Chroomonas acuta* и некоторые другие. Численность динофитовых водорослей редко поднималась выше 20 тыс. кл./л, биомасса - 0,05-0,1 г/м³.

Интересно отметить первую находку в фитопланктоне водохранилища рафидофитовых водорослей - типичных представителей кислых, гумифицированных водоемов (Ветрова, Охалкин, 1990а, б). С численностью до 2 тыс. кл./л и биомассой 0,003- 0,008 г/м³ в речном районе (разрезы 8 и 9) в июле 1992 г. обнаружена *Vacuolaria* sp., видовую принадлежность которой установить не удалось в связи с затруднениями идентификации этих водорослей в фиксированном состоянии. Ранее представители этого отдела встречались только в придаточной системе р. Волги: р. Керженец и ее притоки в бассейне Чебоксарского водохранилища (Ветрова, Охалкин, 1990б).

Эвгленовые водоросли, в отличие от недавно заполненного Чебоксарского водохранилища, в формировании альгофлоры Горьковского не играли заметной роли (4,5% общего списка видов фитопланктона). Возможно, это связано с недостаточной флористической изученностью мелководной зоны, особенно в первые годы существования водохранилища, когда их разнообразие, по данным А.Д. Приймаченко (1961), выросло в 3,5 раза в сравнении с речными условиями. Все обнаруженные в водохранилище эвгленовые относятся к порядку *Euglenales*. Разнообразнее представлены роды *Phacus* (11 видов и 1 разновидность), *Trachelomonas* (соответственно 8 и 2) и *Euglena* (7 видов). Эти водоросли в пелагической зоне встречаются единичными экземп-

лярами, их обилие редко достигает 10 тыс. кл./л - 0,1-0,2 г/м³.

Максимальная видовая насыщенность установлена в отделе Chlorophyta (42,9% списка водорослей). Из зарегистрированных 10 порядков наиболее флористически богат Chlorococcales - 241 таксон видового и внутривидового ранга, число представителей Chlamydomadales и Desmidiaceae одинаково (по 42). Родовой спектр флоры зеленых образован в основном родами Scenedesmus (63 таксона), Chlamydomonas (15), Cosmarium (14), Closterium (12), Kirchneriella (11), Pediastrum (11), Lagerheimia (8), Coelastrum (8), Monoraphidium (8), Oocystis (8) и Tetrastrum (8). Постоянно отмечались Chlamydomonas, Pandorina morum и Eudorina elegans.

В составе массовых компонентов сообществ (по биомассе) можно назвать лишь 5-7 представителей. Но и они только в отдельные периоды и на отдельных станциях достигали биомассы 0,1 г/м³. Это, помимо вышеперечисленных хламидомонад и вольвоксовых, Pediastrum duplex, P. boryanum с разновидностями, P. tetras и Scenedesmus quadricauda. Численность популяций других видов, в основном хлорококковых, обычно была ниже 200-300 тыс. кл./л, подъемы обилия до 1-1,7 млн кл./л (Pandorina morum, Micractinium pusillum) отмечались лишь в единичных случаях.

Как и в других волжских водохранилищах, в Горьковском зеленые водоросли развиваются в толще воды в течение всего вегетационного периода, но в основном оптимальные условия для их вегетации наблюдаются летом. Максимальные показатели количественного развития этих водорослей достигали 2,5-2,9 млн кл./л и 1,4-1,7 г/м³. Они регистрировались в речном районе, в зоне воздействия населенных пунктов, и в Юрьевецком разливе озеровидного расширения.

Таким образом, подводя итоги общей характеристики видового состава водорослей, можно отметить, что в перечень ведущих по числу видовых и внутривидовых таксонов родов водорослей входят Scenedesmus, Navicula, Nitzschia, Anabaena, Synedra, Chlamydomonas, Cosmarium, Oscillatoria, Closterium, Cryptomonas, Cymbella, Cyclotella и Dinobryon. Поэтому альгофлору Горьковского водохранилища можно охарактеризовать как зелено-диатомово-синезеленую с участием золотистых. Особенности состава следует признать довольно высоким разнообразием представителей с монадным типом морфологической организации, абсолютное господство планктонных космополитных элементов с заметной пропорцией десмидиевых.

В современный период существования водохранилища его альгофлора, по-видимому, находится в стадии относительной стабилизации.

Свидетельством этому являются незначительные межгодовые отличия состава планктонных растительных сообществ. Это показывают коэффициенты флористической общности Серенсена (табл. 18). Межгодовая

Т а б л и ц а 18

Коэффициент сходства видового состава фитопланктона речного (верхняя часть матрицы) и озерного районов водохранилища (нижняя)

Годы	1988	1989	1990	1991	1992
1988	–	0.64	0.69	0.67	0.75
1989	0.69	–	0.68	0.63	0.70
1990	0.68	0.67	–	0.68	0.72
1991	0.71	0.65	0.71	–	0.71
1992	0.73	0.63	0.69	0.70	–

изменчивость видового состава фитопланктона в каждом из районов водохранилища несколько выше, чем между районами в один и тот же год наблюдений: коэффициент Серенсена в среднем, по данным наблюдений 1988–1992 гг., в каждом районе оказался равным $0,69 \pm 0,01$, а между районами – $0,73 \pm 0,01$. Во всем водоеме, как единой экосистеме, показатель сходства флоры в отдельные годы этого периода колебался от 0,62 до 0,75 (среднее $0,70 \pm 0,01$). Это хорошо иллюстрирует высказанный тезис о стабилизации альгофлоры водоема. Тем не менее усиление ценотической роли отдельных ее представителей (криптофитовых в последние годы), инвазия каспийских элементов (*Actinoscyclus variabilis*), в конце 80-х – начале 90-х годов обнаруженных в значительном количестве в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Генкал и др., 1992; Корнева, Соловьева, 1996), а также в Рыбинском (Генкал, Елизарова, 1996) и Шекснинском водохранилищах (Корнева, Соловьева, 1995), свидетельствует о возможности дальнейших перестроек альгофлоры р. Волги под влиянием комплекса факторов, в том числе и антропогенных.

ФОРМИРОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА И ЕГО РАЗВИТИЕ В МАЛОВОДНУЮ ФАЗУ ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО ЦИКЛА р. ВОЛГИ

Фитопланктон р. Волги в районе заполнения Горьковского водохранилища изучен недостаточно. Его состав и обилие впервые охарактеризованы Р.М. Павлиновой (1930), исследовавшей основные структурные показатели планктона от г. Городца до устья р. Ветлуги. Автор приводит данные о составе доминантов для августа 1927 г. и численности так называемого "камерного" и "осадочного" планктона у г. Городца. Основу численности (общая 0,90-0,97 млн кл./л) создавали диатомовые (0,5 млн кл./л), хлорококковые (0,29), синезеленые (0,12 водоросли. В качестве руководящих автор выделяет *Melosira italica*¹ (0,17 млн кл./л), *Asterionella gracillima* (0,05) и другие диатомовые (табл. 19). Синезеленые водоросли были представлены видами родов *Microcystis*, *Chroococcus*, *Gomphosphaeria*, *Anabaena*, но их обилие было невелико.

Впоследствии В.И. Есыревой (1945) дана подробная характеристика волжского фитопланктона от г. Рыбинска до г. Нижнего Новгорода по результатам маршрутных исследований, проведенных в августе-сентябре 1935 г., июле-августе 1936 г. и июле 1937 г. Флористический спектр водорослей (табл. 17), обнаруженных в реке, отличался преобладанием диатомей (56% таксонов в списке видов) и зеленых водорослей (28%) при высоком общем видовом богатстве автотрофной компоненты планктона (417 видов, разновидностей и форм).

В качестве характерной особенности видовой структуры автор отмечает пышное развитие диатомовых (видов родов *Melosira*, *Asterionella*), заметное видовое богатство хлорококковых (*Dictyosphaerium*, *Pediastrum*, *Crucigenia* и др.), пятнистость в распределении по акватории реки и частую смену массовых видов в группе синезеленых водорослей. Последние до образования каскада водохранилищ

¹ Наименование видов сохраняется согласно оригиналу цитируемых работ.

Т а б л и ц а 19

Состав преобладающих и сопутствующих видов фитопланктона р. Волги на участке Горьковского водохранилища до его образования

Диаомовые	Зеленые		Синезеленые
	1	2	3

август 1927 г. (Павлинова, 1930)

<p><i>Melosira italica</i>, <i>Asterionella gracillima</i>, <i>M. granulata</i>, <i>M. distans</i>, <i>Fragilaria crotonensis</i>, <i>F. capucina</i> var. <i>constrictum</i>, <i>Tabellaria fenestrata</i> var. <i>asterionelloides</i>, <i>Synedra actinastroides</i></p>	<p><i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>longicorne</i>, <i>P. duplex</i> var. <i>clathratum</i>, <i>P. duplex</i> var. <i>reticulatum</i>, <i>Actinastrum hantzschii</i> var. <i>fluviale</i>, <i>Crucigenia irregularis</i>, <i>Dictyosphaerium pulchellum</i>, <i>Ankistrodesmus fasciatus</i>, <i>Scenedesmus quadricauda</i></p>	<p><i>Microcystis incerta</i>, <i>M. aeruginosa</i>, <i>Chroococcus limneticus</i>, <i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>, <i>C. dubium</i>, <i>Gomphosphaeria lacustris</i>, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>, <i>Anabaena spiroides</i>, <i>A. flos-aquae</i>, <i>A. scheremetievi</i></p>
---	--	---

август-сентябрь 1935 г. (Евсеева, 1945)

<p><i>Melosira italica</i>, <i>Asterionella gracillima</i>, <i>M. binderana</i>, <i>Attheya zachariasii</i>, <i>Asterionella formosa</i>, <i>Fragilaria crotonensis</i>, <i>Nitzschia holSATICA</i></p>	<p><i>Dictyosphaerium pulchellum</i>, <i>Pediastrum boryanum</i>, <i>P. duplex</i></p>	<p><i>Gloeocapsa limnetica</i></p>
---	--	------------------------------------

Т а б л и ц а 19 (окончание)

1	2	3
	июль-август 1936 г. (Есырева, 1945)	
Melosira italica, M. granulata, Asterionella gracillima	Dictyosphaerium pulchellum, Pediasstrum boryanum, P. duplex, Crucigenia rectangularis, C. quadrata, Scenedesmus quadricauda, D. ehrenbergianum	Coelosphaerium kuetzingianum, Gloeocapsa limnetica, C. dubium, Aphanizomenon flos-aquae, Anabaena spiroides et formae, A. lemmermannii, A. scheremetievi et formae, Microcystis aeruginosa f. flos-aquae, M. pulverea f. incerta
	июль 1937 г. (Есырева, 1945)	
Melosira italica, M. granulata, Asterionella gracillima, Fragilaria crotonensis	Dictyosphaerium pulchellum, Pediasstrum boryanum, P. duplex, Kirchneriella lunaris, Gloeococcus Schroeteri, Eudorina elegans	Coelosphaerium kuetzingianum, Microcystis pulverea f. incerta et f. conferta, Gloeocapsa limnetica, Aphanothece saxicola
	сентябрь 1955 г. (Приймаченко, 1959)	
Melosira italica, M. bindera-na, Stephanodiscus hantzschii	Dictyosphaerium pulchellum, Pediasstrum boryanum, Scenedesmus armatus	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Coelosphaerium dubium, Woronichinia naegelliana

выступали в качестве субдоминантов и сопутствующих диатомовым компонентам планктона. В основном это виды родов *Anabaena*, *Coelosphaerium*, *Gloeocapsa* (табл. 16). *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae* были представлены незначительным числом особей, хотя на некоторых станциях их численность превышала 1,0 млн кл./л. Эти особенности автор объясняет влиянием придаточной системы на фитопланктон коренной р. Волги и конкретных абиотических условий отдельных пунктов наблюдений.

В.И. Есырева (1945) приводит значения численности и биомассы как отдельных видов - доминантов, так и всего фитопланктона в целом. Судя по этим данным, его численность в период исследований, по сравнению с 20-ми годами, резко возросла. Так, концентрация *Melosira italica* достигала 5,9 млн кл./л, *M. granulata* - 2,5, *Dictyosphaerium pulchellum* - 3,2 и *Asterionella formosa* - 1,4. Содержание многих видов синезеленых составляло 2,0-14,0 млн кл./л, но основу их биомассы, как отмечает В.И. Есырева, создавали главным образом *Coelosphaerium kuetszingianum* и *Microcystis pulvereae* f. *incerta*.

Биомасса фитопланктона ниже всего была в районе впадения р. Шексны (4,69 г/м³). Вниз по течению количество водорослей в толще воды возрастало: у г. Рыбинска биомасса увеличивалась более чем в 2 раза (до 11,0 г/м³) и на этом уровне сохранялась до г. Ярославля. Ниже этого города обилие растительного планктона уменьшалось (2,82 г/м³), вновь возрастало ниже г. Кинешмы (19,6) и оставалось высоким вплоть до г. Городца (9,7-17,4).

В период маршрутного обследования р. Волги от г. Ярославля до г. Сталинграда, проведенного ИБВВ АН СССР в сентябре 1955 г., А.Д. Приймаченко (1959) выделял при районировании реки участок от г. Ярославля до устья р. Оки. Для него автор приводит число массовых форм, отмечая преобладание зеленых (46% списка видов) и диатомовых (34%) водорослей (табл. 17). В середине 50-х годов, после образования Ивановского (1937 г.), Угличского (1940 г.) и, особенно, Рыбинского (1941 г.) водохранилищ, в фитопланктоне р. Волги от г. Ярославля вниз по течению заметно возросла роль синезеленых водорослей, которые, как указывает автор, преобладали по численности (в среднем по району - 12,8 млн кл./л, при общей - 17,0) и во многих местах вызывали "цветение" воды. Концентрация диатомовых в среднем по участку составила 2,3 млн кл./л, хлорококковых - 1,8. В месте слияния р. Волги с р. Костромой (будущее Костромское расширение Горьковского водохранилища) часто встреча-

56

лись перидиней, эвгленовые и десмидиевые водоросли, но их роль в сравнении с синезелеными, диатомовыми и хлорококковыми была незначительна. А.Д. Приймаченко отмечает сходство фитопланктона Рыбинского водохранилища и нижележащего участка р. Волги. Одинаковым оказался набор массовых видов диатомей и синезеленых водорослей. По течению реки численность растительного планктона понижалась, а ценотическое значение диатомовых возросло параллельно с увеличением видового богатства альгофлоры за счет факультативно-планктонных форм. В качестве руководящих среди синезеленых автор приводит *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* и некоторые другие, а в группе диатомовых – *Stephanodiscus hantzschii*, который ранее не относился к числу массовых.

Таким образом, уже к середине 50-х годов на этом участке р. Волги среди синезеленых произошла перегруппировка видов в сторону преобладания *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* – типично водохранилищных компонентов летне-осенних планктонных фитоценозов. Виды *Anabaena*, *Gloeocapsa*, *Coelosphaerium kuetsingianum* и *Microcystis pulvereae* et formae были оттеснены вышеперечисленными на второй план и стали встречаться значительно реже.

В целом, опираясь на эти немногочисленные публикации, можно заключить, что за период с 1927 по 1955 г. в фитопланктоне р. Волги произошли определенные изменения, связанные как с гидростроительством, так и с активным освоением площади водосбора и антропогенным евтрофированием реки. При всей разнице методики количественного подсчета водорослей, примененной Р.М. Павлиновой и В.И. Есыревой, нельзя только этими особенностями объяснить резкое возрастание обилия фитопланктона от 20-х годов к 30-м и к середине 50-х. Свидетельством антропогенного евтрофирования является увеличение доли во флоре реки хлорококковых водорослей – прекрасных индикаторов возросшего потока биогенных и органических веществ с водосбора. Кроме того, усиление ценотического значения *Aphanizomenon* и *Microcystis*, появление в составе массовых форм *Stephanodiscus hantzschii* также свидетельствует в пользу этого утверждения.

Осенью 1955 г. началось заполнение Горьковского водохранилища. С момента его образования исследования первичного звена продукционного процесса в нем стали проводиться более интенсивно. В основном это работы сотрудников ИБВВ АН СССР (Приймаченко, 1960; 1961; 1966а, б; Кузьмин, 1974; 1980; Волга и ее жизнь, 1978; The

River Volga..., 1979), ГосНИОРХ (Лаврентьева, 1972; 1974а, б; 1976а, б; 1977; Лаврентьева, Романова, 1974), Горьковского университета (Юлова, 1966; Есырева, 1967; 1975; Есырева, Юлова, 1978; 1980; Есырева и др., 1968; Кравченко и др., 1975; Шахматова и др., 1975а, б; Охалкин, Кузнецова, 1983; Охалкин, Субботина, 1987).

Материалы этих публикаций позволяют судить о видовом составе и количественном развитии, распределении по акватории и сезонности появления планктонных комплексов в водохранилище (как в глубоководной его зоне, так и на мелководьях). Кроме того, были проведены специальные исследования с целью оценки сапробиологического состояния водоема и сравнения уровня сапробности Горьковского и других водохранилищ Волжского каскада (Волга и ее жизнь, 1978; Охалкин, Кузьмин, 1978а, б; 1980; The River Volga..., 1979).

Первые этапы трансформации речного волжского планктона в условиях наполнения водохранилища до НПУ в 1956-1957 гг. прослежены ИБВВ АН СССР (Приймаченко, 1960; 1961; 1966а, б). Состав фитопланктона был разнообразным (310 видов, разновидностей и форм, табл. 17), но относительное видовое богатство диатомовых, в сравнении с состоянием до зарегулирования, стало много ниже (28,7% от общего списка видов). Оно уступает видовому богатству зеленых (44,8%). Состав диатомовых богаче весной (25-61 таксон), зеленых - летом (125). Отмечалось снижение видового богатства в озерном участке (131 таксон) по сравнению с речным (214 видов, разновидностей и форм). Доминантной группой по биомассе были диатомовые, среди них - виды рода *Melosira*. Кроме того, в группе преобладающих автор называет *Stephanodiscus hantzschii* и *S. astraea*, которые до зарегулирования реки большой роли в планктоне не играли. Среди синезеленых основу сообществ полностью составляли *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, достигающие в условиях водохранилища массового развития (табл. 20).

Весной заметных отличий в составе доминантов и обилии фитопланктона по течению реки не отмечалось, преобладали *Melosira italica*, *M. islandica*, *Stephanodiscus astraea*. Летом, вследствие снижения проточности водохранилища, в речном его районе формировался ценоз с доминированием *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea* в сопровождении хлорококковых. Ниже устья р. Елнати, наряду с диатомовыми (*Melosira italica*, *M. binderana*, *Asterionella formosa*), начинали интенсивнее развиваться синезеленые (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*) и улотриковые (*Ulothrix*

Т а б л и ц а 20

Состав преобладающих и сопутствующих видов фитопланктона водохранилища в 50-70-е годы

Диаомовые	Зеленые	Синезеленые
1	2	3
1956-1957 гг. (Приймаченко, 1961; 19666)		
Melosira italica, M. islandica, M. binderana, M. granulata, M. distans var. alpigena, Stephanodiscus astraea, S. hantzschii, Fragilaria capucina, Asterionella formosa, Syndra ulna var. ampirhynchus	Binuclearia tatrana, Ulothrix tenuissima, U. aequalis, Dictyosphaerium pulchellum, Coelastrum microporum, виды родов Pediculastrum, Scenedesmus, Ankistrodesmus, Tetrastrum	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, A. scheremetievi, Coelastrum dubium, Woronichinia naegelianae, Gomphonema lacustris
1961-1966 гг. (Есырева и др., 1968)		
Melosira italica, M. islandica, M. binderana, Asterionella formosa	-	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa
1972-1973 гг. (Шахматова и др., 1975а, б)		
Stephanodiscus binderanus, Melosira islandica, M. italica, Asterionella formosa, S. hantzschii var. pusillus, Fragilaria capucina	-	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, M. pulvereae

Т а б л и ц а 20 (окончание)

1	2	3
	1973-1975 гг. (Лаврентьева, 1977; 1979)	
Melosira islandica, M. binde- rana, M. granulata, Cyclotel- la comta, Asterionella formo- sa, Tabellaria fenestrata, M. varians, Fragilaria capu- cina	Dictyosphaerium pulchellum, Microactinium pusillum, Scene- desmus quadricauda, S. denti- culatus, Coelastrum micropro- rum, Ankistrodesmus logissi- mus, Oocystis solitaria, Pe- diastrum duplex, P. boryanum, P. tetras	Coelosphaerium dubium, Micro- cystis aeruginosa, Aphanizo- menon flos-aquae, Oscillatoria tenuis
	1969-1976 гг. (Волга и ее жизнь, 1978; Кузьмин, 1980)	
Melosira islandica, M. itali- ca, Stephanodiscus binderanus, Asterionella formosa, Fragila- ria capucina, M. granulata, S. subtilis, S. tenuis, S. han- tzei var. pusillus, Diatoma elongatum	Dictyosphaerium pulchellum	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa et for- mae, M. pulvereae et f. incer- ta, Coelosphaerium dubium, M. viridis

rix tenuissima, U. aequalis). Как считает Г.В. Кузьмин (Волга и ее жизнь, 1978; Кузьмин, 1980), при определении двух последних видов произошла ошибка и, вероятно, в составе планктонных растительных ценозов водохранилища появилась диатомовая водоросль *Stephanodiscus subtilis* (*Skeletonema subsalsum*) с биомассой до $2,4 \text{ г/м}^3$.

В речном районе водохранилища вертикальная стратификация фитопланктона не наблюдалась в течение всего вегетационного периода, в озерном в штилевую погоду устанавливалось четкое распределение по глубине биомассы синезеленых и диатомовых.

Биомасса фитопланктона в первый год существования водохранилища была очень низкой (в среднем за вегетационный период $0,72 \text{ г/м}^3$), что связано, возможно, как указывает А.Д. Приймаченко (1961), с воздействием большого количества гуминовых веществ, попавших в воду с затопленных заболоченных территорий левобережья, на второй год она возросла до $2,96 \text{ г/м}^3$. При этом в речном районе средняя численность самой высокой была в сентябре - $11,1 \text{ млн кл./л}$, а биомасса в мае - $4,5 \text{ г/м}^3$, в озерном районе, соответственно - в сентябре ($26,6 \text{ млн кл./л}$) и августе ($4,8 \text{ г/м}^3$). В сезонном аспекте развитие фитопланктона было двухвершинным: в обоих районах наблюдался июньский максимум биомассы, за счет диатомовых, и другой - в августе, за счет диатомовых, синезеленых и зеленых.

Комментируя материалы А.Д. Приймаченко, Г.В. Кузьмин (Волга и ее жизнь, 1978; Кузьмин, 1980; The River Volga., 1979) отмечает, что, в сравнении с незарегулированным состоянием, интенсивность вегетации всех групп фитопланктона, кроме эвгленовых, в первые два года существования водохранилища стала намного ниже. Особенно заметно это для синезеленых летом (с 90 до 24% от общей биомассы). Биомасса всего фитопланктона в летний сезон даже на второй год существования водоема была в 2,5 раза ниже, чем в реке до зарегулирования стока.

Таким образом, в первые два года существования водохранилища главные изменения фитопланктона коснулись (кроме появления в качестве массовых некоторых новых видов рода *Stephanodiscus*) соотношения в общей биомассе основных групп водорослей и интенсивности развития отдельных его компонентов (Приймаченко, 1966б). Менее заметно, чем в реке, развивались *Microcystis pulvereя*, *Merisporidia*, *Gloeocapsa*, *Anabaena*, а условия вегетации *Melosira binderana* (*Stephanodiscus binderanus*) и *Asterionella formosa* улучши-

лись. Для распределения фитопланктона по длинной оси водоема весной характерно снижение биомассы к плотине. Летом в условиях более низкой проточности обилие фитопланктона к плотине возросло с формированием заметной вертикальной стратификации в штилевую погоду.

С 1961 по 1982 г. в изучении формирования гидробиологического режима водохранилища, наряду с другими научными организациями, участвует и Горьковский университет (Юлова, 1966; Есырева, 1967; 1975; Есырева, Юлова, 1978; 1980; Есырева и др., 1968; Тухсанова, Охапкин, 1973; Кравченко и др., 1975; Шахматова и др., 1975а, б; Охапкин, Кузнецова, 1983; Охапкин, Субботина, 1987). В указанных работах приводятся данные по составу, обилию и распределению по течению р. Волги фитопланктона в разные годы наблюдений. Основным результатом исследований В.И. Есыревой и Г.А. Юловой по альгофлоре водохранилища явился флористический список водорослей, содержащий более 400 таксонов рангом ниже рода и отражающий состав сообществ как глубоководной его зоны, так и мелководий (табл. 17). Судя по этим данным, в 60-е и 70-е годы ядро флоры создавали зеленые водоросли за счет разнообразия Chlorococcales (47-52% списка видов), вслед за ними по богатству видового состава следовали диатомовые (12-29%) и синезеленые (14-18%).

В.И. Есыревой с соавторами (Есырева и др., 1968) приводится также перечень доминантов планктонных фитоценозов глубоководной части водохранилища, не отличающийся от данных А.Д. Приймаченко (1961; 1966б), но содержащий только наиболее важные с трофодинамических позиций компоненты сообщества. Автор дает также основную схему сезонности появления и исчезновения водорослей основных таксономических групп планктона, не указывая при этом величин численности и биомассы. Более подробные сведения по составу и обилию фитопланктона приводятся для мелководной зоны (Есырева, 1967), они будут обсуждаться ниже.

В работах гидробиологического плана, характеризующих речной участок водохранилища (Кравченко и др., 1975; Шахматова и др., 1975б), его биосток (Шахматова и др., 1975а), динамику биогенных веществ в связи с развитием водорослей (Тухсанова, Охапкин, 1973) приведены краткие сведения о составе фитопланктона, биомассе планктонных сообществ в целом и доминирующих видов по данным 1972-1973 гг. (табл. 20).

Весной в фитопланктоне речного района водохранилища преобладали диатомовые, преимущественно *Melosira islandica*, *M. italica*

и *Stephanodiscus binderanus* (1972 г.), либо *M. islandica*, *Asterionella formosa* и *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (1973 г.). Средняя биомасса фитопланктона в мае достигала 8,65 г/м³ (1972 г.) и 2,75 г/м³ (1973 г.). В конце лета – начале осени аспект фитопланктона либо синезелено-диатомовый в сопровождении зеленых водорослей (сентябрь 1972 г.), либо полностью синезеленый (сентябрь 1973 г.). Среди последних преобладали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *M. pulvereae*, среди диатомовых – *Melosira italica*, *Stephanodiscus binderanus* и *Fragilaria sarcinula*. Биомасса в среднем для речного района составила 4,1 г/м³ (1972 г.) и 6,53 г/м³ (1973 г.) с тенденцией к снижению от г. Ярославля к г. Кинешме, и только в сентябре 1972 г. наблюдалась обратная картина.

Изучение сезонной сукцессии фитопланктона в поверхностном слое воды (0–2 м) Приплотинного плеса с апреля по декабрь 1973 г. показало, что в водоеме регистрировались три подъема обилия водорослей – весной, летом и осенью. В условиях этого года осенний пик вегетации фитопланктона (11,2 г/м³) превышал летний (9,3) и весенний (6,3; Шахматова и др., 1975а). Весной и осенью преобладали диатомовые, летом – синезеленые.

Результаты работ начала 80-х годов (Охалкин, Кузнецова, 1983; Охалкин, Субботина, 1987) в совокупности с позже полученными данными будут рассмотрены в гл. 5 и 6.

С 1968 г. ГосНИОРХ начинает проведение комплексных рыбохозяйственных экспедиций по водохранилищу с целью составления его научно-промысловой карты (Лаврентьева, Романова, 1974). В 1968–1970 гг. на мелководьях водохранилища (Лаврентьева, 1974а, б), а в 1973–1975 гг. в пределах глубоководной его части наряду с другими показателями изучался также и фитопланктон (Лаврентьева, 1972, 1976а, б; 1977). Г.М. Лаврентьевой подробно характеризуется состав массовых форм, его сходство и различие в разных биотопах водохранилища, структура сообществ с использованием показателей доминирования, разнообразия и выровненности, пространственная динамика численности и биомассы фитопланктона как по глубине водоема, так и по его акватории, изучаются продукционные показатели, проводится анализ сукцессионных процессов в ходе становления экосистемы. Анализируя полученные материалы, автор выделяет 139 массовых форм фитопланктона (табл. 17), отмечая, что этим списком его состав не исчерпывается полностью. Сравнивая состав доминантов по данным наблюдений в 1956–1957 и 1973–1975 гг. (табл. 20), автор

находит их большое сходство. Наиболее массовыми во все сезоны называет *Melosira granulata* и *M. binderana* и отмечает, что виды рода *Stephanodiscus* потеснены видами рода *Cyclotella*, а виды рода *Anabaena* почти полностью уступили свое место *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*, представители же рода *Ulothrix* встречались редко.

Среди криптофитовых и хлорококковых на некоторых участках возросло значение *Cryptomonas* и *Scenedesmus*, а на мелководьях и в русле озерной части – колониальных вольвоксовых, что связано с процессами эвтрофирования водохранилища. Автор отмечает, что в сравнении с первыми годами его существования, когда число видов в планктонных ценозах было максимально летом, видовое богатство сообществ в 70-е годы по сезонам сильно не отличалось. Более высокое сходство имел весенний и осенний фитопланктон, а меньшее – весенний и летний (коэффициент сходства Серенсена 0,3). Относительно стабилен был лишь состав доминантных форм, включавший за весь вегетационный период около десяти видов. Число видов, разновидностей и форм водорослей весной убывало по направлению к плотине, а летом и осенью практически не изменялось по всему водохранилищу. В озерном районе установлена прямая вертикальная стратификация видового богатства летом при глубине станции больше 10 м и обратная – при сильном "цветении" синезелеными.

Изучая динамику формализованных показателей видовой структуры планктонных сообществ, Г.М. Лаврентьева (1977) отмечает, что при использовании численности в качестве характеристики обилия, наибольшие разнообразие и выровненность установлены весной, минимальные – летом. С использованием биомассы для анализа этих показателей оказалось, что повышенным разнообразием отличались сообщества осенью и меньшим – весной и летом. Характеризуя пространственный аспект экологической структуры фитопланктона, автор устанавливает ее упрощение в озерном районе водоема, особенно в период летних "цветений" синезелеными (индекс Шеннона-Уивера снижался до 0,07 по численности).

Состав доминирующих видов и распределение обилия водорослей по сезонам отличались в речном и озерном районах водохранилища. Граница между районами весной и в многоводные годы находилась у г. Костромы, летом и осенью смещалась вниз по течению (от с. Красного-на-Волге до г. Плеса; Лаврентьева, 1977).

Весной 1975 г. (третья декада мая) при температуре у поверхности воды 12,2–17,0 °С в верховьях речного района водоема от г.

Ярославля до г. Плеса преобладали *Melosira granulata*, *M. islandica* и *M. binderana*. Биомасса водорослей планктона была невысокой (до $2,5 \text{ г/м}^3$) и возростала вниз по течению до Костромского разлива. От него до г. Плеса обилие фитопланктона резко понижалось (до $0,1 \text{ г/м}^3$) в результате уменьшения участия видов рода *Melosira*, более заметно развивалась *Cyclotella comta*. Средняя биомасса растительного планктона для речного района в этот период достигала $0,9 \text{ г/м}^3$. Возрастание обилия диатомей от г. Ярославля до Костромского расширения автор объясняет повышением температуры воды от $12,0$ до $14,0 \text{ }^\circ\text{C}$ и снижением ее мутности вниз по течению реки.

В озерном районе на русле фитопланктон полностью образован диатомовыми (*Melosira binderana*, *M. islandica*, *Cyclotella comta*). Концентрация водорослей на большинстве станций не превышала $0,15 \text{ г/м}^3$, понижаясь к плотине почти в десять раз. Поскольку в пределах мелководной зоны междуречья рек Унжи и Немды в этот период биомасса диатомей в сообществах фитопланктона достигала $3,0 \text{ г/м}^3$ (при отсутствии течения и доминировании *Melosira granulata* и *M. islandica*), резкое снижение вегетации этой группы водорослей на русле Г.М. Лаврентьева связывает с особенностями весеннего гидрохимического режима этой части водохранилища. Ниже г. Плеса в составе водных масс водоема преобладали имеющие высокую цветность воды притоков, и из-за негативного влияния органических веществ гуминовой природы происходило резкое снижение количественных характеристик фитопланктона.

Летом различия структурных показателей планктонных растительных сообществ в озерном и речном участках водохранилища возрастали. В речном формировался диатомово-хлорококковый комплекс водорослей, ниже по течению - синезелено-диатомовый. В маловодные годы с антициклональным типом погоды (август 1973 г.) основу ценозов создавали в верховьях речного района *Scenedesmus quadricauda*, *S. denticulatus*, *Pediastrum duplex*, *Melosira islandica* и *M. binderana*. Биомасса хлорококковых в этот период была очень высокой (в среднем для речного района - $1,79 \text{ г/м}^3$, на отдельных станциях - до $40,0 \text{ г/м}^3$). На некоторых участках реки возростала роль вольвоксовых (*Pandorina morum*) и криптофитовых (*Cryptomonas ovata*). Средневзвешенная биомасса планктонных фитоценозов речного участка достигала $7,5 \text{ г/м}^3$.

Озерный район водохранилища в этот период отличался значительно более высокими концентрациями фитопланктона (средняя для района - $33,9 \text{ г/м}^3$) с гораздо большей амплитудой колебаний от-

дельных ее значений по станциям (8,0-71,0 г/м³). Преобладали на разных участках *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium*, *Aphanizomenon flos-aquae*, значение здесь диатомовых (преобладали *Melosira granulata*, *M. binderana*, *M. islandica*) в формировании сообществ ниже, чем в речном районе.

В условиях штилевой погоды устанавливалась прямая вертикальная стратификация биомассы фитопланктона, при этом формировались поверхностные скопления синезеленых водорослей (биомасса в верхнем 2-метровом слое достигала 217,0-407,0 г/м³). Но такое интенсивное "цветение" отмечалось только в районе г. Плеса и Юрьевецкого расширения. Синезеленые даже в благоприятные для них периоды составляли около 30-54% общей биомассы для озерного района в целом и до 97% на отдельных станциях.

В условиях, неблагоприятных для вегетации синезеленых (июль-август 1974 г.) - при значительном волнении и повышенной водности, хотя температура воды и равнялась 19,5-21,5 °С, в составе планктонных ценозов возросло значение диатомовых. В период устойчивой штормовой погоды как в речном, так и в озерном районах, развивался олигодоминантный фитоценоз с преобладанием *Melosira granulata*, *M. binderana*, *M. islandica* и незначительным обилием хлорококковых (виды *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Oocystis*) в речном районе и синезеленых (*Aphanizomenon*, *Microcystis*) в озерном. Биомасса фитопланктона в речном районе колебалась от 0,05 до 1,18 г/м³, в озерном была выше - 0,17-9,72 г/м³, средняя для районов изменялась от 0,34 (в речном) до 3,60 г/м³ (в озерном).

Осенью 1974 г. (октябрь) при температуре воды в верховьях водохранилища до 11,6°С (у плотины до 13,0 °С) обилие водорослей в толще воды было невелико (средняя биомасса в речном районе составляла 0,25 г/м³, в озерном - 0,44, максимальной было у плотины - 1,1). Речной участок водоема отличался превалированием *Melosira islandica* и *M. varians* в сопровождении на отдельных станциях *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria limosa*, *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum duplex* и других видов. В верхних слоях воды озерного участка развивались *Melosira islandica*, *M. granulata*, с меньшим обилием - *M. binderana* и *Cyclotella comta*, у дна - *Aphanizomenon flos-aquae* и *M. islandica*. В целом по водохранилищу диатомовые осенью составляли 50-70% средневзвешенной биомассы фитопланктона, синезеленые и хлорококковые были представлены приблизительно поровну и формировали остальную ее часть. В распределении водорослей по продольной оси водоема осенью сохранялась та

же закономерность, что и летом: их обилие возросло от речного района к озерному.

Заключая обсуждение собственных и литературных данных по фитопланктону Горьковского водохранилища, Г.М. Лаврентьева (1979) отмечает преобладание в водоеме монодоминантных фитоценозов с господством того или иного вида рода *Melosira* (весной и осенью – в речном районе, в многоводное, штормовое лето – в озерном) или *Microcystis aeruginosa* (летом в штилевую погоду – в озерном). Полидоминантные фитоценозы в речной части водохранилища формировались летом в маловодные годы, в озерной – весной (комплексы диатомовых водорослей) и осенью (диатомово-хлорококково-синезеленых). Основу биомассы водорослей планктона в середине 70-х годов создавали диатомовые. Анализ средней многолетней биомассы (г/м^3) в разных районах показал, что в речном ее максимум наблюдается весной, а в озерном – летом:

Районы водохранилища	Весна	Лето	Осень
Речной	3,39	2,31	0,70
Озерный	1,26	7,62	0,93

В соответствии с соотношением водных масс в целом в водохранилище динамика биомассы фитопланктона носила однопиковый характер с наибольшими показателями в июле-августе. Распределение обилия фитопланктона вдоль продольного профиля водохранилища зависело от сезона года. Весной его максимум наблюдался в пределах среднеречного района, летом в условиях штормовой погоды – в нижнеречном участке, а при штилевой – в зоне выклинивания подпора, Юрьевоком разливе и у плотины. Осенью обычно картина горизонтального распределения обилия совпадала с летней.

Г.М. Лаврентьева по своим и литературным данным демонстрирует средние величины биомассы фитопланктона в разные годы наблюдений ($0,72 \text{ г/м}^3$ – в 1956 г., $2,96$ – в 1957 г., $10,6$ – в 1970 г., $6,6$ – в 1972 г. и $1,3$ – в 1974 г.) и считает эти колебания незначительными. По мнению автора, состав доминантов и субдоминантов позволяет отнести Горьковское водохранилище к эвтрофным водоемам, но по продукционным показателям и по уровню среднесезонной за вегетационный период биомассы ($3,2 \text{ г/м}^3$) – только к мезотрофной стадии олиготрофно-эвтрофной сукцессии и отмечает, что "в настоящий момент нет оснований говорить о повышении степени трофии водохранилища" (Лаврентьева, 1979).

По средневегетационной биомассе фитопланктона в 1974-1975 гг. Г.М. Лаврентьева (1977) Горьковское водохранилище ($1,3 \text{ г/м}^3$) ставит в один ряд с Угличским (1,4), Рыбинским (1,3) и Волгоградским (1,0).

Почти одновременно с исследованиями Г.М. Лаврентьевой в рейсах по всей р. Волге было начато изучение основных структурных показателей волжского фитопланктона Г.В. Кузьминым (ИБВВ АН СССР). В серии публикаций (Кузьмин, 1974; 1980; Волга и ее жизнь, 1978; The River Volga..., 1979) освещается динамика видового богатства планктонных фитоценозов в р. Волге до и после зарегулирования у г. Городца, приводится состав доминирующих форм (табл. 20), характеризуются пространственно-временные изменения обилия видов и сообщества в целом, анализируется положение Горьковского водохранилища в Волжском каскаде по величине биомассы фитопланктона. Исследование этих показателей проводилось в период 14 маршрутных экспедиций в различные месяцы 1969, 1970, 1972, 1975 и 1976 гг. В 1969 и 1976 гг. проведено по одному рейсу в летний сезон, в 1970 г. было 4 рейса, в 1972 г. - 6, в 1975 г. - 2. Обсуждая систематический состав фитопланктона Горьковского водохранилища (426 таксонов рангом ниже рода), автор указывает на первенство в списке видов зеленых (43,2% общего числа зарегистрированных форм); диатомовые (26,3%) и синезеленые (13,6%) уступали им по видовому богатству. При районировании водоема Г.В. Кузьмин (1980) выделяет верхний (г. Рыбинск - г. Ярославль) и средний участки (г. Ярославль - г. Кинешма), характеризующиеся речным режимом, и нижний (до плотины) - озерным.

По Г.В. Кузьмину, в сравнении с первыми годами существования Горьковского водохранилища, развитие фитопланктона в нем в 70-е годы стало трехвершинным. В разные годы и на разных участках весной регистрировался мощный подъем обилия диатомовых: *Melosira islandica* (до $39,7 \text{ г/м}^3$), *Stephanodiscus binderanus* (34,8), *Asterionella formosa* (5,2), *Stephanodiscus hantzschii* var. *pusillus* (3,0), *Diatoma elongatum* (3,0). Максимумы обилия весеннего фитопланктона регистрировались ниже г. Костромы ($73,0 \text{ г/м}^3$, 1970 г.) и у г. Тутаева ($47,8 \text{ г/м}^3$, 1972 г.), т.е. в речном районе водоема. Горизонтальное распределение обилия водорослей по длинной оси водоема характеризовалось возрастанием его значений от г. Рыбинска до участка между городами Тутаевым и Костромой, но затем биомасса всегда снижалась, достигая минимума у плотины Горьковской ГЭС.

Летом фитопланктон Рыбинского водохранилища, поступающий в

верховья речного участка Горьковского, быстро изменялся за счет уменьшения роли *Aphanizomenon flos-aquae* и возрастания значения *Microcystis pulverea* f. *incerta* и *M. aeruginosa*. От г. Ярославля до г. Кинешмы формировались автохтонные фитоценозы, эдификаторами которых были диатомовые и зеленые водоросли (*Melosira italica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus subtilis*, *S. tenuis*, *S. hantzschii* var. *pusillus*, *Dictyosphaerium pulchellum*). Вниз по течению (траверз р. Елнати) в планктоне возрастала биомасса синезеленых, которые в озерном районе полностью господствовали над другими группами фитопланктона. Здесь средневзвешенная по глубине биомасса синезеленых водорослей обычно редко превышала $5,0 \text{ г/м}^3$, но в маловодном и теплом 1972 г. у поверхности она достигала $40\text{--}126 \text{ г/м}^3$, у плотины – 482 г/м^3 . Средневзвешенная по глубине биомасса летом 1972 г. колебалась в озерном районе от 6 до 19 г/м^3 . Преобладали *Microcystis aeruginosa*, *Coelosphaerium dubium* и *Aphanizomenon flos-aquae*.

Осенний подъем биомассы был ниже весеннего и летнего при доминировании *Melosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Fragilaria capucina* и немногих других диатомей.

Анализируя ход сукцессии фитопланктона в водохранилище, Г.В. Кузьмин считает, что к 1970–1976 гг., в сравнении с первыми годами его существования, структура фитопланктона очень сильно изменилась. Показателями этого являются возрастание разнообразия и численности хлорококковых водорослей, снижение ценотического значения *Melosira italica* и *Asterionella formosa* и абсолютное господство в группе диатомовых видов рода *Stephanodiscus* – показателей высокой степени трофии вод (*S. binderanus*, *S. hantzschii* var. *pusillus*, *S. tenuis*, *S. subtilis*, *S. invisitatus*). Отмечая снижение относительного обилия азотфиксирующих синезеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*) на фоне резкого возрастания биомассы *Microcystis aeruginosa* в 1970–1976 гг., Г.В. Кузьмин связывает это с повышением в водоеме концентрации аммонийного азота и легкоусвояемых органических веществ.

Биомасса фитопланктона в поверхностном слое воды летом испытывала значительные межгодовые колебания, но, как полагает Г.В. Кузьмин (1980) на основании собственных и литературных данных, тенденция к евтрофированию водохранилища прослеживается довольно четко: 1936 г. – $11,38 \text{ г/м}^3$; 1956 г. – $1,0$; 1957 г. – $4,75$; 1968 г. – $0,98$; 1969 г. – $9,9$; 1970 г. – $1,37$; 1972 г. – $33,67$; 1973 г. – $28,48$; 1975 г. – $2,54 \text{ г/м}^3$. Еще более отчетливо это просле-

живается по средневегетационным величинам биомассы, когда наблюдения проводились в разные биологические сезоны: 1956 г. - 0,72 г/м³; 1957 г. - 2,96; 1970 г. - 8,1; 1972 г. - 11,7 г/м³.

В отличие от Г.М. Лаврентьевой, Г.В. Кузьмин считает, что в первой половине 70-х годов Горьковское водохранилище по биомассе фитопланктона было одним из самых продуктивных в Волжском каскаде (The River Volga., 1979). Средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в нем по наблюдениям Г.В. Кузьмина равнялась 9,0 г/м³ и была лишь немного ниже самой высокой биомассы в р. Волге в этот период - 10,4 г/м³, зарегистрированной в зоне будущего заполнения Чебоксарского водохранилища. Вегетация синезеленых водорослей в водохранилище оказалась аналогичной таковой в днепровских, а весной обилие фитопланктона было даже выше.

Фитопланктон прибрежно-мелководной зоны изучен значительно хуже, чем пелагической части водохранилища. Эти исследования были начаты В.И. Есыревой (1967) и проводились в мае-ноябре 1961 г. Изучалась альгофлора рек Юга и Санахты, относящихся к мелководьям района между городами Пучежем и Чкаловском. Мелководья этого района составляют около 4,0% всей мелководий зоны водоема (Кожевников, 1974). В составе альгофлоры 324 таксона рангом ниже рода, из них Chlorophyta - 52,8%, Bacillariophyta - 15,7 и Cyanophyta - 15,7. Довольно заметно в списке видов представлены эвгленовые (9,6%). Среди зеленых водорослей много десмидиевых (44 таксона в р. Юге и 13 в р. Санахте), что связано с болотным характером водосбора. В составе доминирующих видов мелководной зоны В.И. Есырева указывала *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. binderana*, *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, т.е. виды, создающие основу планктонных фитоценозов глубоководной части водохранилища. В числе же массовых форм сообществ мелководий автор насчитывает около 20 таксонов водорослей. Сезонная динамика биомассы фитопланктона (г/м³) характеризовалась подъемами в период вегетации диатомовых и интенсивного развития синезеленых:

	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
р. Юг	2,2	3,5	11,5	5,5	3,9	1,6	4,5
р. Санахта	1,3	0,4	2,3	2,2	2,1	1,5	0,3

Наблюдалась заметная неоднородность структурных показателей сообществ водорослей на отдельных исследованных станциях. Абсолютные максимумы биомассы составляли 4,8-28,5 г/м³ и были связаны

с жизнедеятельностью диатомовых (*Melosira italica*) и синезеленых водорослей (*Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*).

Впоследствии Г.М. Лаврентьевой (1974а, б) изучены Юрьевецкие мелководья, составляющие 44,5% всей мелководной зоны водоема. Полученные данные характеризуют состояние фитопланктона в различные сезоны 1968–1970 гг. Установлено преобладание по числу видов хлорококковых, диатомовых и синезеленых водорослей, но видовое богатство литоральных сообществ было невелико (10 таксонов рангом ниже рода зимой, 70 – летом). Средняя биомасса летом и осенью была одинаковой (соответственно 2,8 и 2,95 г/м³) и в 3 раза больше, чем в русловой части. Наибольшей она была в июле (до 22,9 г/м³, 1970 г.) при массовом развитии *Cryptomonas ovata* и видов рода *Euglena*. Но такая картина отмечена только на одной станции, чаще биомасса фитопланктона колебалась в пределах от 1,5 до 2,5 г/м³ и была сформирована диатомеями (*Melosira italica*, *M. granulata*) в сопровождении криптофитовых водорослей. В районе подтопленных устьев рек Унжи и Немды обилие водорослей выше (2,0–5,8 г/м³), максимальная биомасса формируется *Cryptomonas ovata*. Хлорококковые (в среднем 0,5 г/м³) развиты лучше, чем на русле, синезеленых было мало (до 1,5 г/м³), вегетировал *Aphanizomenon flos-aquae*.

Осенью биомасса фитопланктона такая же, как и летом, и примерно одинакова на всех станциях, развивалась господствующая и на русле *Melosira binderana*. В летний сезон пространственная неоднородность в распределении сообществ по акватории мелководий была выше, чем осенью, биомасса на разных станциях летом различалась в 25 раз, осенью в 5. Наиболее продуктивны защищенные мелководья, среди них – заливы, закрытые от ветров и находящиеся под сильным влиянием водосбора.

Подытоживая результаты исследований мелководной зоны водохранилища, Г.М. Лаврентьева пишет, что состав и количественное развитие фитопланктона характеризуют ее как мезотрофную с повышением до евтрофного уровня на отдельных участках.

Изучение первичной продукции фитопланктона в Горьковском водохранилище за время его существования проводилось многими исследователями в разные годы. В большинстве случаев эти исследования охватывали не более 5–6 станций и были выполнены во время маршрутных экспедиций по водохранилищам Волжского каскада в 1957 г. (Кузнецов, 1959), в 1959 г. (Пырина, 1959; Сорокин, 1961), в 1965 г. (Романенко, 1967а, б), в 1969–1970 гг. (Кудрявцев, 1974а, б) и в 1974 г. (Лаврентьева, 1977). Целенаправленное изучение первич-

ной продукции водохранилища в сезонной динамике проводилось в первый год его существования (Сорокин и др., 1959), а также в 1967 г. и 70-х годах (Тарасова, 1973; 1977; Шмелев, Субботина, 1983), но лишь в нижней озеровидной части водоема.

Сопоставление имеющихся в литературе немногочисленных данных по первичной продукции фитопланктона затруднено отсутствием идентификации методики проведенных исследований, а также неоднозначностью подходов к расчетам биотического баланса водохранилища у разных авторов. Тем не менее их анализ показал, что начальные этапы становления экосистемы водоема характеризовались уровнем первичного продуцирования, превышающим таковой в Рыбинском и сопоставимым с уровнем продуктивности более евтрофированного Ивановского водохранилища (Сорокин и др., 1959; Кудрявцев, 1974а, б). Продуктивность фитопланктона озеровидного расширения летом была несколько ниже, чем в речном районе (Кудрявцев, 1974а; Лаврентьева, 1977). По-видимому, к началу 60-х годов первичная продукция, в сравнении с первым годом существования водохранилища, снизилась почти в 2 раза (табл. 21) и практически не изменялась до начала 70-х годов, когда наметилась тенденция к ее росту. Возрастание продуктивности планктонных фитоценозов в начальных этапах формирования биоты водохранилищ – закономерная реакция на зарегулирование стока реки, хотя межгодовые колебания обилия и функциональных показателей фитопланктона могут вносить свои коррективы в динамику изучаемых параметров.

Средние величины первичной продукции в водохранилище по данным цитированных авторов составили в 1956 г. $0,58 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{сут.}$, в 1967 г. – $0,60$, а в аномально жарком и маловодном 1972 г. с ярко выраженным антициклональным типом погодных условий – $0,89 \text{ гС/м}^2 \cdot \text{сут.}$ (Сорокин и др., 1959; Тарасова, 1973; 1977). Основу баланса органического вещества в Горьковском водохранилище создает фотосинтетическая деятельность фитопланктона (годовая продукция 112 г С/м^2), бактериальная продукция примерно в 2 раза ниже, а доля высшей водной растительности вследствие незначительной зарастаемости прибрежно-мелководной зоны водоема составляет всего около 3% продукции планктонных сообществ (Романенко, 1985).

На уровне 70-х годов Горьковское водохранилище по оценкам В.И. Романенко (1976) по величине годовой первичной продукции фитопланктона (гС/м^2) характеризовалось как среднепродуктивное, уступая по этому показателю только Ивановскому и участку незаре-

Т а б л и ц а 21

Первичная продукция фитопланктона (гС/м²·сут)
в водохранилище в разные годы наблюдений

Месяц, год	Район	Первичная продукция	Источник сведений
VI. 1956	г. Юрьевец - г. Чкаловск	0,94	Сорокин и др., 1959
VII. 1956	То же	0,96	То же
VIII. 1956	" -	0,38	" -
IX. 1956	" -	0,70	" -
VI. 1959	г. Рыбинск - г. Кинешма	0,27	Сорокин, 1961
VI. 1959	г. Юрьевец - г. Чкаловск	0,44	То же
VII. 1965	г. Ярославль - г. Кинешма	0,23	Романенко, 19676
VII. 1965	г. Юрьевец - г. Чкаловск	0,39	То же
VI. 1970	г. Рыбинск - п. Красный Профинтерн	0,64	Кудрявцев, 19746
VI. 1970	г. Кострома - г. Пучеж	0,89	То же
VI. 1972	г. Юрьевец - г. Чкаловск	0,78	Тарасова, 1977
VIII. 1972	То же	1,33	То же
VII. 1974	г. Ярославль - г. Пучеж	0,75	Лаврентьева, 1977

гулированной р. Волги от г. Городца до г. Чебоксары:

Водохранилище	Первичная продукция
Иваньковское	170
Угличское	123
Рыбинское	76
Горьковское	112
район будущего Чебоксарского	198
Куйбышевское	127
Саратовское	110
Волгоградское	126

Состав и динамика фотосинтетических пигментов фитопланктона в современных гидроэкологических исследованиях рассматриваются как прекрасные показатели фотосинтетической активности и трофического состояния водных экосистем. Эти исследования в Горьковском

водохранилище проведены только на рубеже 90-х годов: ИБВВ РАН в 1989–1992 гг. (см. гл. 5) и ИЭВВ РАН в 1992 г. (Паутова, Номоконова, 1994).

Таким образом, имеющаяся информация о функциональной активности планктонных растительных сообществ в водохранилище носит спорадический характер, исследования не охватывают всей акватории водоема и ограничены интервалом 60–70-х годов. Суждения о состоянии фитопланктона и трофическом статусе водоема по данным разных авторов весьма противоречивы.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩА

Э к о л о г и я м а с с о в ы х в и д о в
в о д о р о с л е й

При определении круга массовых форм планктонных водорослей мы придерживались принятого ранее (Охапкин, 1994) принципа, т.е. в этот перечень включены виды, биомасса которых в рассматриваемый период в каком-либо районе водохранилища составляла $0,1 \text{ г/м}^3$ и более. Часть из них достигала такого уровня обилия всего несколько раз в течение 5 лет, и в целом для трофодинамики водоема наиболее значимыми следует признать всего 15-20 видов (около 2% списка водорослей). Основу их перечня составляют широко распространенные в волжских водохранилищах, а также в других мезотрофно-евтрофных водоемах умеренных широт виды родов *Aulacosira*, *Stephanodiscus*, *Skeletonema*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* и немногих других (Гусева, Приймаченко, 1971; Гусева и др., 1968; Рыбинское водохранилище..., 1972; Волгоградское водохранилище..., 1977; Волга и ее жизнь, 1978; Ивановское водохранилище..., 1978; Приймаченко, 1981; Куйбышевское водохранилище, 1983; Reynolds, 1984; Корнева, 1989; 1993; Трифонова, 1990).

Основу фитоценотической структуры планктонных сообществ на современном этапе функционирования водохранилища создают диатомовые и синезеленые, которые являются ведущими группами водорослей. Виды отдела *Chlorophyta* в формировании структуры фитопланктона занимают подчиненное положение и чаще входят в состав субдоминантов и сопутствующих компонентов сообществ - в основном по численности, благодаря незначительным размерам клеток.

Число диатомовых водорослей, регистрируемых в качестве доминантных и субдоминантных видов, колебалось по годам, но было относительно невелико. Ниже показано количество водорослей, средняя биомасса которых в каждом районе водоема в разные сезоны вегета-

ционного периода была не ниже $0,1 \text{ г/м}^3$ (в скобках - не ниже 1):

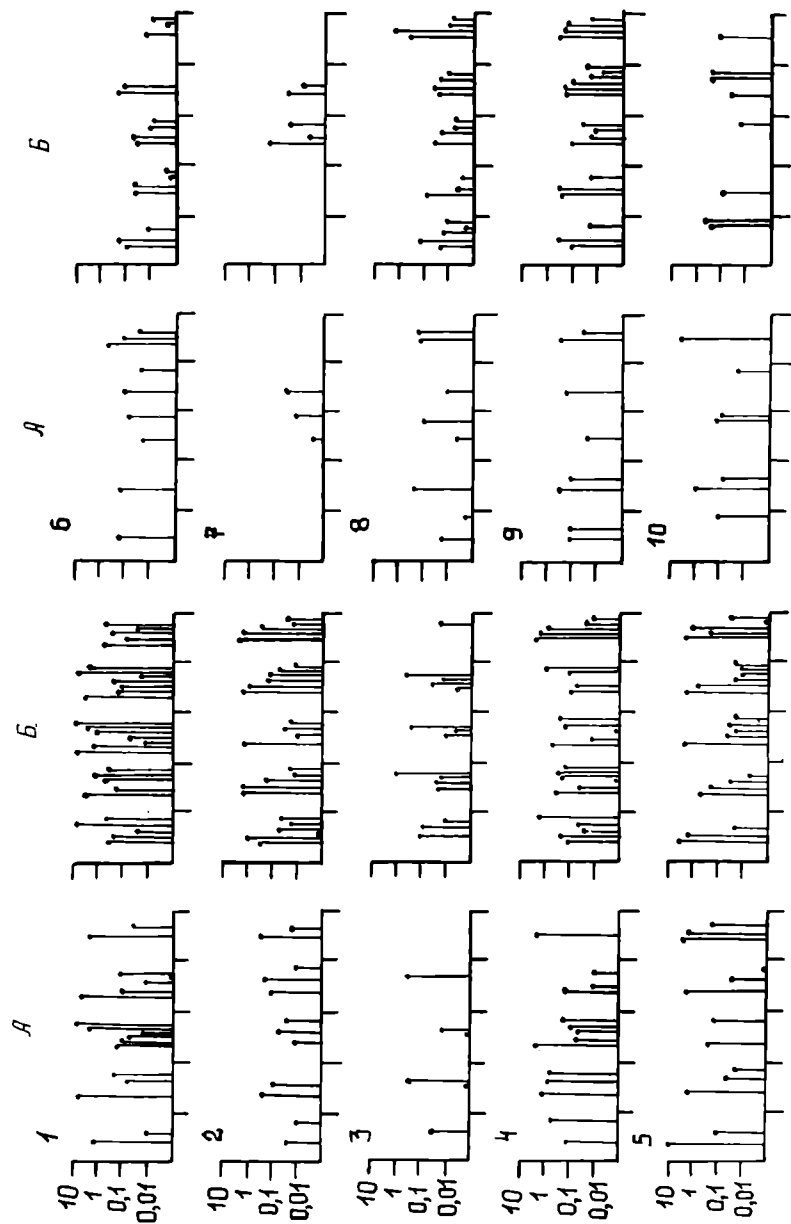
Год	Речной район	Озерный район
1988	6 (3)	11 (2)
1989	10 (3)	8 (3)
1990	4 (3)	9 (3)
1991	9 (2)	11 (3)
1992	11 (4)	8 (4)

Число массовых форм диатомей в разных участках водохранилища было примерно одинаково, но годовая изменчивость этого показателя в речном районе выражена более отчетливо. Высокой степени продуктивности (средние биомассы - более 5 г/м^3) достигали только *Aulacosira islandica* и *Stephanodiscus hantzschii*. При этом максимальные из зарегистрированных в отдельные сроки величины достигали для первого вида $22-23 \text{ г/м}^3$, для второго - $13-19$. Сезонная и годовая изменчивость средних для отдельных районов величин биомассы массовых видов водорослей приведена на рис. 12.

Среди массовых форм *Aulacosira islandica* наиболее часто достигает высоких показателей численности и биомассы. Ее встречаемость в качестве доминантного, субдоминирующего или сопутствующего компонента растительных планктонных сообществ составила в 1988-1992 гг. 79,3%. Экологические характеристики популяций этого вида из Горьковского водохранилища практически те же, что и в других водохранилищах и озерах умеренной зоны. Появление *Aulacosira islandica* в водной толще и активная ее жизнедеятельность связана с весенним и осенним сезонами вегетационного периода, хо-

Рис. 12. Сезонная и годовая динамика средней биомассы (г/м^3) преобладающих видов фитопланктона в речном (А) и озерном (Б) районах водохранилища в 1988-1992 гг.

1 - *Aulacosira islandica*; 2 - *A. ambigua*; 3 - *A. granulata*; 4 - *Stephanodiscus binderanus*; 5 - *S. hantzschii*; 6 - *S. minutulus*; 7 - *S. agassizensis*; 8 - *Skeletonema subsalsum*; 9 - *Asterionella formosa*; 10 - *Melosira varians*; 11 - *Synedra ulna*; 12 - *S. acus*; 13 - *Diatoma tenuis*; 14 - *Fragilaria crotonensis*; 15 - *Aphanizomenon flos-aquae*; 16 - *Microcystis aeruginosa*; 17 - *M. wesenbergii*; 18 - *Anabaena* sp. sp.; 19 - *Cryptomonas* sp. sp.; 20 - *Chlamydomonas* sp. sp. По оси абсцисс: годы с 1988 по 1992 и месяцы с мая по октябрь.



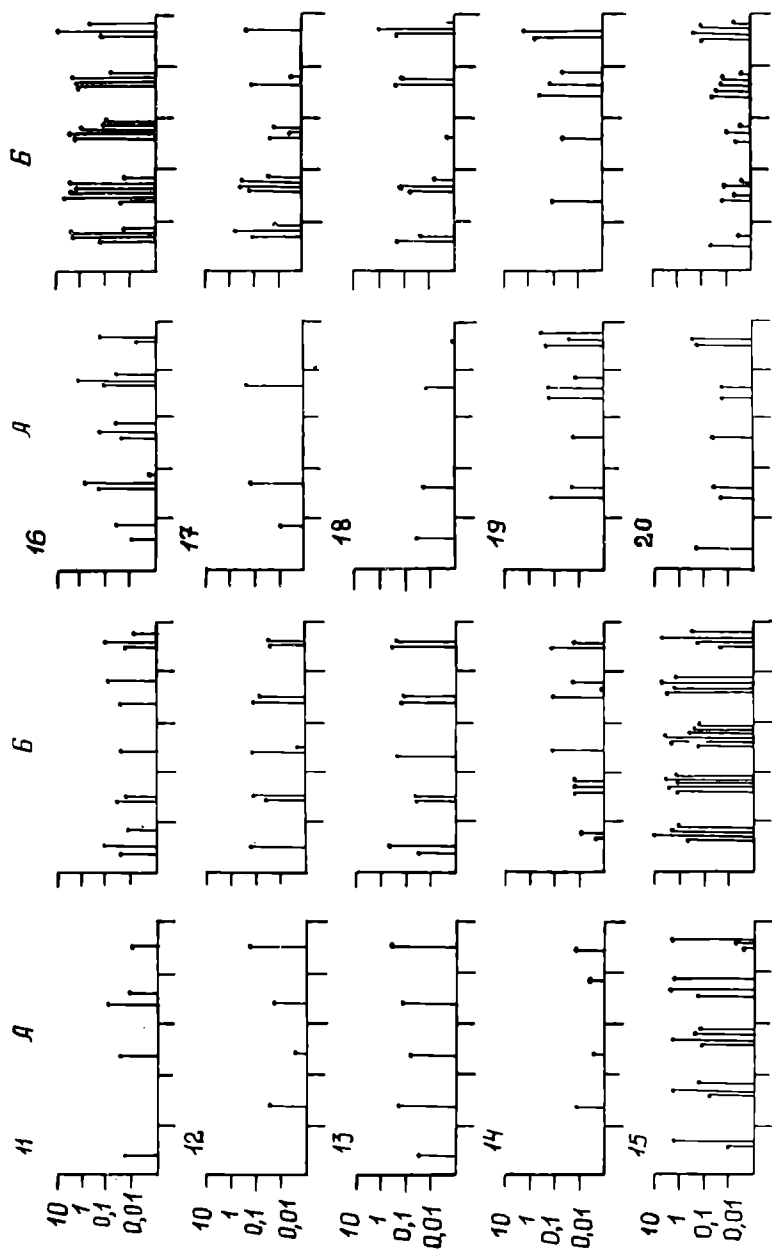


Рис. 12. (окончание)

тя с незначительными численностью и биомассой ее можно обнаружить и летом. В последней декаде мая 1989 г. средняя ее биомасса достигала $5,9 \text{ г/м}^3$, в 1991 г. – $7,9 \text{ г/м}^3$, а максимальная из зарегистрированных на отдельных станциях – $21,6 \text{ г/м}^3$. Осенние подъемы обилия обычно наблюдались в первой декаде октября и отмечались не каждый год. В начале октября 1990 г. средняя биомасса равнялась $8,8 \text{ г/м}^3$, а максимальная – $23,2$. Как правило, в озерном районе водоема обилие *A. islandica* выше, чем в речном.

Оптимальные температурные условия соответствуют значениям $5-7 \text{ }^\circ\text{C}$. При этой температуре наблюдался осенью 1990 г. абсолютный максимум биомассы *A. islandica*. В этот период температура воды на $1,5-1,6 \text{ }^\circ\text{C}$, а уровень воды в озерном районе (где зарегистрирован максимум) на $11-15 \text{ см}$ были ниже средних многолетних значений в многоводную фазу гидрологического цикла р. Волги. Рейсы весной совпадали с более высокой температурой воды (в конце мая 1989 г. – $10,4-12,2 \text{ }^\circ\text{C}$, 1991 г. – $12,2-14,4 \text{ }^\circ\text{C}$), с постепенным угасанием весеннего пика развития этого вида, и регистрируемые максимумы обилия *A. islandica* были ниже. Уровень воды при этом также был меньше средних значений для 80-х годов. Таким образом, как и в Чебоксарском водохранилище, в Горьковском *A. islandica* интенсивнее развивается в периоды пониженной водности. Абсолютные максимумы обилия этого вида могут быть выше отмеченных нами.

В р. Волге до образования водохранилища *Aulacosira* (= *Melosira*) *islandica* обнаружена, по данным В.И. Есыревой (1945), в июле-августе 1935 г. в виде отдельных нитей. У г. Горького, по результатам круглогодичных исследований 1931-1937 гг., появлялась в небольших количествах зимой, после периода половодья быстро размножалась с мая по первую-вторую декаду июня, затем почти полностью выпадала из планктона. В сентябре ее обилие снова возросло, и в октябре отмечался второй, осенний подъем вегетации вида. Максимальная биомасса не превышала $0,5 \text{ г/м}^3$. После зарегулирования р. Волги плотиной Горьковской ГЭС продукция *A. islandica* резко возросла, особенно в конце 60-х – середине 70-х годов, когда, по данным Г.В. Кузьмина (1980), при весенних вспышках ее биомасса достигала $39,7 \text{ г/м}^3$. В современный период существования водоема она прочно удерживает свои позиции как эдификатор весенне-осенних фитоценозов, часто образующий моно- или олигодоминантные комплексы.

Из других видов рода *Aulacosira* высокая встречаемость в качестве массового компонента фитоценозов была у *A. ambigua* (61,9%)

и *A. granulata* (33,3%). Повышенные показатели обилия *A. ambigua* (в среднем 1,9–2,5 г/м³) были приурочены к окончанию весеннего сезона (последняя декада мая 1989, 1990 и 1991 гг., первая декада июня 1992 г.) и температуре воды 10–16 °С. Уровень воды в водохранилище был ниже средних значений. Максимальные из зарегистрированных величины биомассы составляли 5,2–8,6 г/м³. После весеннего подъема в середине лета обилие вида снижалось. Как правило, в озерном районе оно было выше, чем в речном. Оптимум *A. granulata* в Горьковском водохранилище приурочен к озерному району. Как правило, подъем численности регистрировался в августе. Среднепопуляционные величины биомассы – до 0,5–1 г/м³ – ниже, чем у предыдущих двух, абсолютные максимумы на отдельных станциях составляли 1,2–2,1 г/м³. До зарегулирования стока р. Волги в 30-х годах, наряду с *A. italica* (возможно, = *A. ambigua*), она создавала основу альгоценозов (максимальная биомасса, по В.И. Есиревой, составляла 4,9 г/м³).

Aulacosira subarctica функционально в ценозах планктонных водорослей чаще выполняет роль субдоминанта или сопутствующего доминирующим видам компонента. Ее встречаемость (17,5%) ниже, чем других видов рода *Aulacosira*. Обилие также не превышало в среднем 0,16 г/м³, максимум вегетации приурочен к весеннему сезону (конец мая 1989 г., начало июня 1991 г. – до 1,2 г/м³) в озеровидной части водохранилища.

Среди видов рода *Stephanodiscus* в числе массовых отметим *S. binderanus* (61,9%), *S. hantzschii* (57,1), *S. minutulus* (39,7) и *S. agassizensis* (19). Как и в других волжских водохранилищах, *S. binderanus* входил в состав доминирующих видов весной (последняя декада мая 1990 г., первая декада июня 1992 г.) и в период от позднего лета до ледостава (первая-вторая декады октября 1988, 1989 гг.), чаще относясь к субдоминантам и сопутствующим *Aulacosira islandica* компонентам. Продуктивность этого вида с образованием лимнических условий сильно возросла. До создания каскада водохранилищ *S. binderanus* (= *Melosira binderana*) встречался в течение всего года за исключением августа, но в незначительных количествах. В конце 60-х – середине 70-х годов его биомасса достигла максимума (до 34,5 г/м³, по данным Г.В. Кузьмина). В современный период обилие вида в озерном и речном районах водохранилища примерно одинаково, но, как правило, более высокие значения биомассы регистрировались в озерном. Они отмечались в первую декаду июня 1992 г. при температуре воды 14–15 °С и составляли 6–12 80

г/м³, при средних - 2,6-3,0 г/м³.

S. hantzschii в 80-х годах прочно вошел в состав доминирующего весенне-осеннего комплекса видов. До зарегулирования стока и в первые годы существования водохранилища он либо не отмечался, либо его численность была незначительна. В годы наших наблюдений средняя биомасса в разных районах водохранилища весной достигала 10 г/м³, чаще 2-5 г/м³, а максимальная на станциях - 19 г/м³ (последняя декада мая 1988 г., температура воды - 16,1-17,9°C, уровень - ниже обычного).

S. minutulus и *S. agassizensis* в водоеме никогда не создавали основу фитоценотической структуры планктонных ценозов, выступая в качестве субдоминантов и чаще сопутствующих вышеперечисленным видам диатомовых водорослей. Только однажды *S. agassizensis* в начале летнего сезона (первая-вторая декады июля 1992 г.) в речном районе при незначительной общей биомассе фитопланктона являлся доминирующим видом при биомассе 0,2 г/м³. Чаще более высокая продуктивность *S. minutulus* наблюдалась в речном отделе водоема и достигала в среднем 0,2-0,3 г/м³, при максимальной на отдельных станциях - до 0,5-0,7 г/м³.

Skeletonema subsalsum впервые отмечена для водохранилища Г.В. Кузьминым (1980) в 60-70-х годах, но под другим наименованием (*Ulothrix tenuissima*) зарегистрирована А.Д. Приймаченко (1966) уже в первые годы существования водоема. В современный период она входит в состав сообществ, развивающихся с конца весны по первую декаду сентября, позднее в толще воды встречается единично. Более высоких показателей численности и биомассы вид достигает в озерном районе водохранилища (средняя биомасса - до 0,8-1,2 г/м³, максимальная - до 4,4, вторая декада июля 1992 г.). В этот период в озеровидной части водоема развивался полидоминантный комплекс различных видов диатомовых с участием криптозоидов, достигающих высокой продуктивности. *S. subsalsum* - вид теплолюбивый с оптимумом в условиях Горьковского водохранилища 16-22 °С, что характерно и для популяций, развивающихся в Чебоксарском (Охалкин, 1994)

Среди других диатомовых с большей вероятностью в составе массовых видов можно отнести *Asterionella formosa*, частота встречаемости которой в составе преобладающих видов равна 42,8%. В незарегулированной р. Волге в 30-х годах *A. formosa* встречалась постоянно, и приводится как характерный доминант волжского реопланктона с максимальной биомассой 1,63 г/м³ (район г. Горького).

В водохранилище условия ее существования в конце 60-х - первой половине 70-х годов улучшились - в период интенсивного развития ее биомасса достигала $5,2 \text{ г/м}^3$. В настоящее время более высокие показатели продуктивности *A. formosa* наблюдаются чаще в пределах озерного района, но они, по-видимому, снижаются: средняя биомасса составляет $0,4-0,6 \text{ г/м}^3$, максимальная - до $1,4$ (первая декада июня 1992 г., температура воды - $13,6-15,6 \text{ }^\circ\text{C}$). Весной 1989 г. средняя биомасса вида в речном районе оказалась выше (средняя - $0,52 \text{ г/м}^3$, максимальная - $1,1$), чем в озерном (соответственно, $0,29$ и $0,64 \text{ г/м}^3$).

Участие других диатомей в формировании видовой структуры фитопланктонных сообществ было незначительно, они никогда не входили в состав доминантов, образуя круг сопутствующих форм. Тем не менее в отдельные периоды формировались условия, позволяющие им достигать большей, чем обычно, численности и биомассы. Так, *Melosira varians* в составе весенних и осенних фитоценозов, как речного, так и озерного участков водоема может достигать биомассы до $3,6-5,0 \text{ г/м}^3$, при средних значениях в районе $0,6-1,4 \text{ г/м}^3$ (первая декада октября 1988 и 1991 гг., последняя декада мая 1989 г., первая декада июня 1992 г.). Подъемы обилия *Synedra acus*, *S. ulna*, *Diatoma tenuis* и *Fragilaria crotonensis* не превысили $1-2 \text{ г/м}^3$, а среднепопуляционные величины обилий для отдельных районов водоема - $0,5-0,6 \text{ г/м}^3$. Частота встречаемости *Melosira varians*, *Synedra ulna*, *S. acus*, *Diatoma tenuis* и *Fragilaria crotonensis* в группе преобладающих видов составляла только 20-25%.

Таким образом, среди массовых видов диатомовых в Горьковском водохранилище господствуют немногие центрические водоросли из родов *Aulacosira* и *Stephanodiscus*, остальные отмечаются реже, в основном образуя ряд сопутствующих одному-двум доминантам компонентов растительных сообществ. Для ряда видов (*Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *Asterionella formosa*, *Diatoma tenuis*) отмечена тенденция к некоторому снижению интенсивности вегетации в сравнении с концом 60-х - первой половиной 70-х годов. В целом биомасса диатомовых высока и в среднем за вегетационный период разных лет наблюдений в конце 80-х - начале 90-х годов достигала в водохранилище $3,3-4,8 \text{ г/м}^3$.

Среди массовых форм синезеленых водорослей лишь некоторые достигали биомассы $0,1 \text{ г/м}^3$. Часть из них только по численности можно считать значимыми для сообщества, в основном это *Microcystis pulverea*, *M. incerta*, *M. holsatica*, *M. grevillei*, *M. viridis*,

Aphanothece clathrata et f. *brevis*, *A. saxicola*, *A. elabens*, *Merismopedia tenuissima* и *Oscillatoria planctonica*.

Число таксонов синезеленых, средние показатели обилия которых в речном и озерном районах водохранилища были равны или более 0,1 г/м³ (в скобках – более 1) приведено ниже:

Год	Речной	Озерный
1988	1 (1)	3 (2)
1989	4 (1)	6 (3)
1990	2 (1)	2 (2)
1991	3 (2)	4 (2)
1992	2 (1)	4 (3)

Из этих данных следует, что условия, формирующиеся в озерном районе водоема, лучше соответствуют экологическим требованиям синезеленых, чем в речном.

Среди синезеленых бесспорными доминантами летне-осенних сообществ являются лишь *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, реже *Microcystis wesenbergii* и виды рода *Anabaena*. Остальные сопутствуют вышеперечисленным, иногда выступая в числе доминирующих по численности клеток.

Встречаемость *Aphanizomenon flos-aquae* в составе преобладающего комплекса планктонных водорослей составила 60,3%. Его сезонная динамика, начиная с появления в толще воды, и последующей вегетацией не отличалась от схемы развития этого вида в других водоемах замедленного водообмена умеренной зоны. Как правило, она характеризуется одновершинной кривой с максимумом в июле-августе, регистрировавшемся в Горьковском водохранилище каждый год. В годы с пониженной или средней водностью и с температурой воды выше средних многолетних значений (например, в 1989 г.) вегетация вида затягивалась до сентября – начала октября (рис. 12). Интенсивнее *Aphanizomenon* развивался в озерном районе. В целом картина горизонтального распределения синезеленых по длинной оси водоема не изменилась с момента его образования. Наибольшие показатели биомассы этого вида достигали 24–36 г/м³ и регистрировались в районе предплотинного участка в первой декаде августа 1988 и 1992 гг., средние в этом районе составляли 6–10 г/м³. Максимальная биомасса, как правило, совпадала с периодом наибольшего прогрева водной толщи или отмечалась на неделю – две позднее. Например, в 1988 г. Наибольший прогрев поверхностных слоев воды (26 °С у г. Чкаловс-

ка) отмечен 21 июля, а максимальная биомасса *Aphanizomenon* ($36,2 \text{ г/м}^3$) - 8 августа. В настоящее время *A. flos-aquae* в водохранилище развивается обильнее, чем занимавший первое место по уровню развития в 70-х годах *Microcystis aeruginosa*.

Встречаемость последнего в качестве доминанта несколько ниже, чем *Aphanizomenon flos-aquae*, но в сравнении с другими синезелеными велика (55,6%). *Microcystis aeruginosa* является субдоминантом в сообществе с *Aphanizomenon*, реже сопутствующим или, в период незначительной продуктивности фитопланктона, доминирующим видом. В планктоне он появляется, в основном, одновременно с *Aphanizomenon* (рис. 12), а максимальное обилие ($14-16 \text{ г/м}^3$, предплотинный участок водохранилища) наблюдалось в первой декаде июня 1989 г. в период резкого повышения температуры воды. В 1989 г. наибольший прогрев воды ($26,5^\circ\text{C}$) наблюдался в конце июня, а средняя за этот месяц температуры воды оказалась на $3,1^\circ\text{C}$ выше среднемноголетнего значения. Обычно высокое обилие *M. aeruginosa* отмечалось позднее - в августе или сентябре, но так же в озерном районе водохранилища. В первой декаде августа здесь величины биомассы достигали 9 г/м^3 .

Уровень развития этого вида *Microcystis* в конце 60-х - середине 70-х годов был высоким, особенно в маловодные годы с антициклональным типом погоды (1972-1973 гг.). Например, в августе 1973 г. в районе предплотинного участка его биомасса в поверхностном слое воды достигала 200 г/м^3 и более, а в речном участке водохранилища у г. Плесо при средневзвешенной биомассе фитопланктона порядка 70 г/м^3 в поверхностном слое воды количество *Microcystis* равнялось 400 г/м^3 (Лаврентьева, 1977; Лаврентьева, Романова, 1974). В многоводную фазу гидрологического цикла р. Волги его обилие снижалось, уступая первенство *Aphanizomenon*.

Microcystis wesenbergii в составе альгоценозов появляется позднее первых двух видов. Нарастание его обилия начинается после пика *M. aeruginosa* (рис. 12). Средняя биомасса этого вида с августа по сентябрь в разные годы в предплотинной части водоема составляла $0,6-0,8 \text{ г/м}^3$, чаще - менее этих величин.

Виды рода *Anabaena* сопутствуют *Aphanizomenon* и *Microcystis*, развиваясь вместе с ними и не достигая большой биомассы. Остальные виды синезеленых водорослей редко входили в состав структурообразующих таксонов, хотя в некоторых случаях отмечались подъемы их обилия до $0,5-1 \text{ г/м}^3$, редко - выше. Например, *Microcystis grevillei* (до $2,1 \text{ г/м}^3$ в первую декаду июля 1989 г.), *Aphanothece*

elabens (1.4 г/м^3 , тогда же), *Microcystis viridis* (0.5 г/м^3 , в третью декаду августа 1989 г.), *M. holsatica* (0.5 г/м^3 , в первую декаду августа 1992 г.). Все эти значения регистрировались в озерном районе.

Для водохранилища в целом средняя за вегетационный период биомасса синезеленых водорослей ниже, чем диатомовых, и составляла в разные годы наблюдений $1-3 \text{ г/м}^3$.

Среди остальных компонентов альгоценозов более заметна роль различных видов хламидомонад из зеленых и криптомонад из криптофитовых, т.е. водорослей, имеющих монадную организацию таллома с миксотрофным и голозойным типами питания. Периоды более интенсивного развития водорослей этих групп, как правило, наблюдались в конце весны – начале лета (рис. 12), когда суммарная биомасса видов рода *Chlamydomonas* достигала в среднем $0.3-0.4 \text{ г/м}^3$ (первая и вторая декады июля 1988 г., первая декада июня и вторая декада июля 1992 г.). В эти же сроки, начиная с 1989 г., в водохранилище отмечаются вспышки обилия видов рода *Cryptomonas* (*C. ovata*, *C. parssonii*, *C. cf. borealis* и др.). Так, с начала июня по вторую декаду июля 1992 г. в озерном районе водохранилища средняя биомасса видов этого рода составила $0.7-2.1 \text{ г/м}^3$, а на отдельных станциях достигала 6.1 г/м^3 . Уже упоминалось, что возрастание обилия криптофитовых в последние годы отмечается также и в Рыбинском водохранилище (Корнева, 1993). Это свидетельствует о начале новых структурных преобразований фитопланктонных сообществ волжских водохранилищ.

Таким образом, в 80-х – начале 90-х годов состав доминирующих видов фитопланктона в принципе сохранился таким же, что и в 70-е годы, но с меньшим участием в формировании структуры сообществ *Cyclotella comta*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria capucipax*, а также мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus* уменьшилось, а значение жгутиковых форм усилилось: среди зеленых возрастает участие хламидомонад, а из криптофитовых – разнообразных криптомонад. Состав формирующихся сообществ монотонен, их основу создают немногие виды диатомовых из родов *Aulacosira*, *Stephanodiscus*, *Skeletonema*, *Aphanizomenon* и *Microcystis*. Обилие отдельных видов диатомовых в сравнении с 70-ми годами, по-видимому, значительных изменений не претерпело, хотя для ряда из них максимальная биомасса в последние годы стала ниже. Снизилась несколько и степень "цветения" воды при развитии синезеленых. Тем не менее в периоды подъемов биомасса фитопланктона достигает уровня,

свойственного эвтрофным водоемам.

Д о м и н и р у ю щ и е к о м п л е к с ы
в о д о р о с л е й, и х п р о с т р а н с т в е н н а я,
с е з о н н а я и м е ж г о д о в а я
и з м е н ч и в о с т ь

Смена биологических сезонов в Горьковском водохранилище в связи с динамикой условий среды во многом сходна с таковой в других волжских водохранилищах и водоемах замедленного водообмена умеренной зоны, но имеет и свои особенности. За основу при выделении биологических сезонов, как и ранее, принимали состав и обилие преобладающих водорослей, характер доминирования, соотношение в ценозе основных систематических групп. Все вышеперечисленные ценотические показатели довольно тесно связаны с особенностями протекания гидрометеорологических процессов, определяющих динамику температуры водной толщи, скорость прогревания и охлаждения водных масс, а также, в определенной степени, и с фазой гидрологического цикла водоема.

Зимний фитопланктон. Исследования, характеризующие состояние фитопланктонных сообществ зимой, немногочисленны. Судя по круглогодичным наблюдениям, проведенным в условиях маловодного 1973 г. в предплотинном участке и нижнем бьефе плотины Горьковской ГЭС (Шахматова и др., 1975б), можно заключить, что зимний фитопланктон беден. Сообщества зимой не сформированы, их структура отличается низким видовым богатством (10-15 таксонов), состав водорослей во многом случаен, отсутствует четко выраженное доминирование. Выводенность из-за низкой численности и биомассы достаточно высока для регистрируемых маловидовых группировок. Сообщества представлены диаспорами водорослей различных видов, переживающих неблагоприятный период в покоем состоянии. Биомасса фитопланктона низкая, подледного "цветения", отмеченного в водоемах замедленного водообмена (Кузьмин, Балонов, 1974; Трифонова, 1976; 1979; 1990; 1994; Лаврентьева, 1981; 1986 и др.), благодаря наличию устойчивого снегового покрова и отсутствию поэтому достаточной интенсивности освещения подо льдом, не наблюдается.

В январе - второй декаде апреля, до вскрытия ледового покрова, биомасса фитопланктона не превышает $0,02 \text{ г/м}^3$ и лишь после освобождения водоема ото льда и повышения температуры воды от $0,2$ до $5-7^\circ \text{C}$ и выше в водохранилище развивается биологическая весна,

86

которую по ряду фитоценологических признаков и в соответствии с ходом температурной кривой можно разделить на раннюю и позднюю.

Весенний фитопланктон. Ранневесенний сезон обычно протекает в период прогревания водной толщи до 10-12 °С и отличается абсолютным господством диатомовых водорослей как по численности (в разных районах в среднем 66-69%), так и по биомассе (90-92%).

Весной вскрытие водоема в годы исследований фитопланктона происходило в разные календарные сроки. Раньше всего очищение водоема от льда отмечалось в 1990 г. в пределах речного и в верхней части озерного района (последняя декада марта - первая декада апреля); позже этот процесс наблюдался в 1981 г., когда озерный район полностью очистился ото льда только в первых числах мая (см. табл. 10). Переход температуры воды через 0,2 °С раньше всего осуществился также в 1990 г. (23.III-8.IV), а позже - в 1981 г. (17 - 25.IV). В целом температура водной толщи в мае 1980 и 1981 гг. была на 1-2,1 °С ниже средней для 80-х годов, в 1990 г. - на уровне средней, а в 1988 г. - на 1,4-2,1 °С выше. Неодинаковыми оказались и условия формирования уровня режима в водохранилище. Самым низким уровень воды был в мае 1989 г., выше всего - в мае 1980 г. (см. рис. 4).

В зависимости от особенностей протекания основных климатических процессов в конкретные годы исследований, состояние фитопланктонных сообществ, регистрируемое в тот или иной момент весеннего цикла развития, было неоднородным. Регистрируемое обилие водорослей в период ранней биологической весны изменялось в зависимости от фазы развития фитопланктона, с которой совпадали наблюдения (табл. 22, рис. 13). Численность растительных планктонных сообществ колебалась от 0,2-0,9 млн кл./л в озерном районе водохранилища (третья декада мая 1980 г.) до 39 млн кл./л (тот же период 1989 г.). Биомасса на различных участках водоема так же, как и численность, сильно варьировала (0,1-47,6 г/м³). Сочетание абиотических условий, характерное для третьей декады мая 1989 и 1990 гг., по-видимому, является в пределах Горьковского водохранилища оптимальным для развития диатомовых. В конце мая этих лет наблюдалось заметное "цветение" воды и абсолютные для весеннего сезона максимумы биомассы их популяций (31-48 г/м³).

Весна в 1989 г. наступила в обычные сроки. Водоем полностью очистился ото льда в основном в первой-второй декаде апреля. Переход температуры воды через 0,2 °С произошел в период с 2 по 12 апреля, а через 10°С - 10-14 мая. Температура воды в мае оказа-

Т а б л и ц а 22

Сезонная динамика биомассы фитопланктона (г/м³) в разных районах водохранилища в 1980-1981 и 1988-1992 гг.

Год	Декада, месяц	Температура воды, °С	Район	
			речной	озерный
1	2	3	4	5
Ранняя весна				
1980	3. V	9,8	-	0,4/0,1
1981	2. V	7,3	-	1,6/0,2
1989	3. V	10,4-12,7	23,6/8,8	31,1/1,2
1990	3. V ¹	9,9-11,8	10,5/1,8	47,6/5,0
	3. V ²	10,9-12,0	0,7/0,2	4,6/1,3
1992	2. V	7,7-10,2	10,2/2,7	-
Поздняя весна				
1988	3. V	12,4-19,2	16,6/4,7	20,9/0,6
1991	3. V	12,2-19,6	18,9/6,2	13,7/2,1
	1-2. VI	14,7-18,3	0,9/0,5	2,6/0,8
1992	1. VI	13,6-15,6	21,7/4,3	25,6/3,3
Раннее лето				
1980	3. VII	19,4	-	3,7/0,2
1981	3. VI	22,5	-	3,8/0,1
1992	1-2. VII	18,4-20,8	1,4/0,3	-
	2. VII	17,8-22,0	3,9/1,4	18,0/2,3
Лето				
1981	3. VII	23,8	-	33,5/0,4
	2. VIII	20,8	-	40,0/0,5
1988	2. VII	22,4-26,1	2,2/0,7	5,2/0,3
1989	2. VII	22,0-24,4	2,7/0,7	18,9/1,4
	3. VIII	17,4-18,8	7,1/2,4	14,7/3,0
1990	3. VII	19,6-21,2	1,0/0,3	13,1/0,1
	1. VIII	17,6-19,8	9,4/1,5	6,3/1,2
1991	2. VII	20,2-22,8	2,1/0,3	19,3/0,4
	1. VIII	19,8-20,7	7,7/3,0	8,3/4,5
1992	1-2. VIII	19,4-23,1	10,6/1,4	-

Т а б л и ц а 22 (окончание)

1	2	3	4	5
Позднее лето - ранняя осень				
1981	2. X	9,9	-	5,2/0,1
1988	1. X	9,6-10,5	5,6/0,3	17,4/0,7
1989	1-2. X	7,0-10,0	2,2/0,2	18,9/0,2
1991	3. IX-1. X	11,4-12,2	6,8/0,9	33,3/0,5
1992	1. X	8,8-11,0	0,9/0,1	4,1/0,1
Осень				
1980	2. X	6,7	-	15,3/0,1
1990	1. X ¹	5,2-8,1	7,7/1,8	6,6/2,1
	1. X ²	4,8-7,4	14,7/5,8	26,2/0,3

П р и м е ч а н и е. 1 - начало декады, 2 - конец декады. Приведены данные измерения температуры воды во время рейсов (пределы ее изменения по акватории водохранилища) или средние за декаду в озерном районе. Перед чертой - максимальная биомасса, за чертой - минимальная.

лась в среднем на 1,4-2,1 °С выше обычных значений для многоводной фазы гидрологического цикла р. Волги, а уровень воды в водохранилище - ниже средних многолетних значений. В этих условиях в водохранилище в третьей декаде мая наблюдался подъем обилия диатомовых водорослей до уровня "цветения" воды. Их максимум был в речном районе. К озерному численность снижалась, но в зоне влияния р. Немды (ст. 186 и 196) в озерном районе, а также в правобережье у г. Чкаловска (ст. 21) обилие водорослей снова резко возросло (рис. 13). Биомасса фитопланктона в этот период почти целиком состояла из диатомей, и средняя в речном районе достигала 14,7 г/м³, в озерном - 10,6. Основу фитоценотической структуры сообществ составляла *Aulacosira islandica*, которой в речной части водохранилища сопутствовали *Stephanodiscus hantzschii*, *S. binderganus*, *Melosira varians*, а в озерной и *Aulacosira ambigua* (табл. 23).

Апрель 1990 г. был теплый, май - прохладный. Осадков весной выпало 116-140% нормы. Вскрытие водохранилища и очищение его ото льда (последняя декада марта - первая декада апреля) произошло раньше средних многолетних сроков. Водные массы раньше прогре-

Т а б л и ц а 23

Состав и средняя биомасса (г/м³) преобладающих видов
фитопланктона в разных районах водохранилища весной

Дата, год	Район	
	речной	озерный
1	2	3
Ранняя весна		
21-22.V 1980	-	St.bin. 0,04; St.hant. 0,04 A.amb. 0,03
18-20.V 1981	-	St.hant. 0,4; St.bin. 0,1
23-26.V 1989	A.isl. 7,9; St.hant. 1,9 St.bin. 1,2; M.var. 0,9 Ast.for. 0,5; D.ten. 0,4 A.amb. 0,3	A.isl. 5,8; A.amb. 2,1 St.hant. 0,8; St.bin. 0,5 Ast.for. 0,3; A.sub. 0,2
21-23.V 1990	St.bin. 2,8; St.hant. 0,4 A.isl. 0,2; D.ten. 0,1	A.isl. 8,4; St.hant. 3,0 A.amb. 1,7; St.bin. 0,7 D.ten. 0,4; S.acus 0,1 Ast.for. 0,1
29-30.V 1990	A.isl. 0,1; St.bin. 0,1	A.isl. 2,3; St.agas. 0,2
14-19.V 1992	A.isl. 3,6; St.min. 0,8	-
Поздняя весна		
23-25.V 1988	St.hant. 9,9; A.isl. 1,4 Stephan. 0,3; St.min. 0,2 Ast.for. 0,1; St.bin. 0,1	St.hant. 5,6; A.isl. 0,6 A.amb. 0,5; Stephan. 0,4 Ast.for. 0,1; St.min. 0,1
27-29.V 1991	A.isl. 5,8; St.hant. 2,4 Ast.for. 0,3; D.ten. 0,2 St.bin. 0,2; Crypt. 0,2	St.hant. 2,4; A.amb. 1,9 A.isl. 1,1; Crypt. 0,5 St.min. 0,3; Ast.for. 0,2

Т а б л и ц а 23 (окончание)

1	2			3		
8-11.VI 1991	A. isl.	0,1; St. agas.	0,1	A. sub.	0,6; St. agas.	0,3
	Cr. ov.	0,1		A. isl.	0,1; St. bin.	0,1
				Cr. ov.	0,1	
2-5.VI 1992	A. isl.	2,9; St. bin.	2,6	St. bin.	2,9; A. amb.	2,5
	St. hant.	2,0; M. var.	1,4	St. hant.	2,4; Sc. sub.	0,8
	D. ten.	0,6; Ast. for.	0,4	A. isl.	0,8; Crypt.	0,7
	A. amb.	0,3; S. acus	0,3	Ast. for.	0,6; D. ten.	0,5

П р и м е ч а н и е. A. isl. - *Aulacosira islandica*; A. amb. - *A. ambigua*; A. sub. - *A. subarctica*; A. gran. - *A. granulata*; Stephan. - мелкоклеточная группа центрических диатомовых водорослей, в основном из рода *Stephanodiscus*; St. hant. - *Stephanodiscus hantzschii*; St. bin. - *St. binderanus*; St. min. - *St. minutulus*; St. agas. - *St. agassizensis*; M. var. - *Melosira varians*; Ast. for. - *Asterionella formosa*; S. acus - *Synedra acus*; D. ten. - *Diatoma tenis*; Sc. sub. - *Skeletonema subsalsum*; Chl. sp. - *Chlamydomonas* sp. sp.; Pan. mor. - *Pandorina morum*; Crypt. - *Cryptomonas* sp. sp.; Cr. ov. - *Cryptomonas ovata*; Aphan. - *Aphanizomenon flos-aquae*; Mic. aer. - *Microcystis aeruginosa*; Mic. wes. - *M. wessenbergii*; Mic. vir. - *M. viridis*; Mic. gre. - *M. grevillei*; Aph. el. - *Aphanothece elabens*; Anab. - *Anabaena* sp. sp.; An. f.-a. - *Anabaena flos-aquae*.

лись до 0,2 и 10 °С, но в мае средняя температура воды оказалась близкой к норме (отклонения варьировали от -0,3 до 0,1 °С). Наполнение водохранилища началось экстремально рано, уровень воды в марте и, особенно, в апреле был много выше среднего, но в мае из-за значительных попусков оказался на 6-18 см ниже средних значений.

Рейс проведен в начале третьей декады мая 1990 г. при температуре воды 9,9-11,8 °С. Численность фитопланктона, как и в 1989 г., была высока, но максимумы оказались ниже: 12-14 млн кл./л в районе Юрьеvecкого расширения озерного участка на ст. 18б, 19 и 19а (рис. 13). Биомасса фитопланктона в речном районе водоема (средняя - 4,4 г/м³) оказалась почти в 3,4 раза ниже, чем в озер-

ном. Абсолютный ее максимум зарегистрирован на ст. 23а предплатинного участка – $47,6 \text{ г/м}^3$, это и абсолютный максимум биомассы для 80-90-х годов.

Основу ценотической структуры фитопланктона речного района водоема создавал *Stephanodiscus binderanus*, озерного – *Aulacosira islandica* в сопровождении *S. hantzschii* и *Aulacosira ambigua* (табл. 23). Интенсивное "цветение" воды весной 1990 г. продолжалось недолго, и в самом конце третьей декады мая количество фитопланктона заметно уменьшилось (максимальные величины – до $4,5 \text{ млн кл./л}$ и $4,6 \text{ г/м}^3$). В период угасания весеннего подъема фитопланктона доминирование по-прежнему сохранялось за *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, к которым в озеровидном расширении присоединялся *S. agassizensis* (табл. 23).

В остальные годы обилие фитопланктона в период ранней весны было низким (до 1 млн кл./л в мае 1980 г., $0,5-8 \text{ млн кл./л}$ в мае 1981 г.) или средним ($5-10 \text{ млн кл./л}$ во второй декаде мая 1992 г.), но состав доминантов оставался прежним. Соотношение систематических групп в численности (рис. 14) и биомассе (рис. 15) всего фитопланктона указывает на преобладание диатомовых водорослей, хотя в отдельные сроки в речном районе зеленые составляли до 30-36% общей численности, а синезеленые – до 47%. Средняя биомасса диатомовых ранней биологической весной в речном районе достигала 90%, а в озерном – 92% от общей.

Таким образом, период ранней биологической весны в водоеме характеризовался абсолютным преобладанием по биомассе диатомовых из родов *Aulacosira* (*A. islandica*), *Stephanodiscus* (*S. hantzschii*, *S. binderanus*), хотя численность зеленых (в среднем 17-29%) и синезеленых (6-15%) оказалась уже достаточно велика.

Наблюдения, выполненные в конце мая – первой декаде июня 1988, 1991 и 1992 гг., были проведены в температурном интервале от $12,2$ до $19,6 \text{ }^{\circ}\text{C}$, что позволяет отнести регистрируемое состояние сообществ к поздневесенней фазе развития фитопланктона. Участие основных систематических групп водорослей в образовании фитоценотической структуры сообществ, в принципе, сходно с соотношением, складывающимся ранней весной, но доля зеленых водорослей в численности (в среднем по районам водохранилища – 7-13%) и биомассе (1,7-3%) оказалась ниже за счет появляющихся в толще воды криптофитовых, роль которых в сравнении с периодом ранней весны начинает возрастать (7-9% численности и 7,6-8% биомассы). Участие диатомовых в сложении фитоценотической структуры сообществ

по-прежнему велико, но их относительная численность постепенно начинает снижаться (в среднем 68-74%; рис. 17). Численность и биомасса планктонных водорослей остаются высокими, кроме наблюдений первой-второй декады июня 1991 г. (табл. 22, рис. 16).

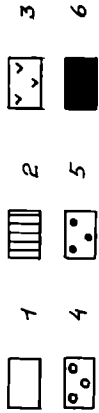
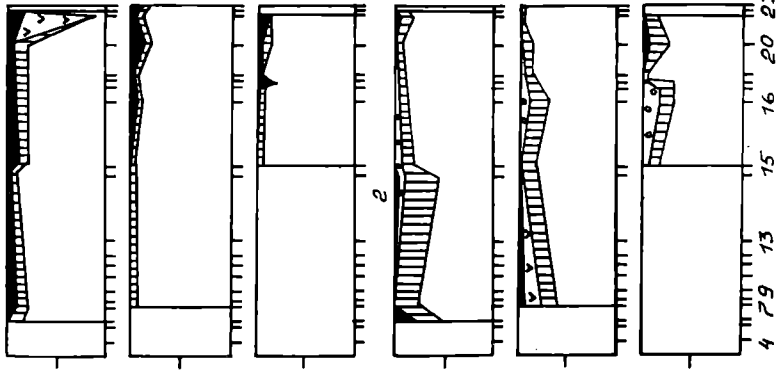
Рассмотрим особенности фитопланктона поздней весной разных лет. В 1988 г. весна была ранней, но затяжной, температура воздуха выше среднееголетней на 0,3-2,3 °С. Переход температуры воздуха к положительным значениям произошел на 2-3 недели раньше нормы. Водоем полностью очистился ото льда в основном во второй-третьей декаде апреля, а переход температуры воды через 0,2 °С на разных участках водохранилища происходил с 30 марта по 16 апреля. Прогревание водной толщи в этих условиях шло медленно, температура воды выше 10 °С стала наблюдаться в водоеме только после 19-24 мая. Средняя температура воды в мае оказалась на 0,9 °С ниже нормы, ниже средних многолетних значений был и уровень воды. В рейсе температура воды составляла 12,4-19,2 °С, в водохранилище развивался богатый в количественном отношении фитопланктон с колебаниями численности от 0,2 (ст. 23а) до 12,3 (ст. 22) млн кл./л (рис. 16) при биомассе от 0,6 до 21 г/м³ (табл. 22).

Сообщества водорослей были монодоминантные, преобладал *Staphanodiscus hantzschii*, интенсивнее вегетировавший в реофильных условиях (табл. 23). Обилие *Aulacosira islandica* много ниже, чем ранней весной, в сообществах речного района водохранилища она была представлена как субдоминант, озерного - как сопутствующая форма. Динамика соотношения между численностью и биомассой различных систематических групп водорослей в этот период была сходной с состоянием, наблюдавшимся ранней весной, но в озеровидном расширении уже начинали появляться представители отдела криптофитовых, численность которых возросла до 1,7 млн кл./л (рис. 17).

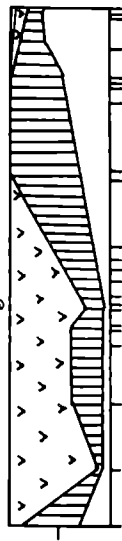
В другие годы поздневесенняя стадия вегетации отличалась высокими для этой фазы сезонного цикла обилием фитопланктона, численность которого не опускалась ниже 1,3-2 млн кл./л (третья декада мая 1991 г., ст. 16а, первая-вторая декада июня 1991 г., ст.

Рис. 14. Динамика соотношения численности водорослей разных систематических отделов (%) в период ранней биологической весны. 1 - диатомовые; 2 - зеленые; 3 - синезеленые; 4 - криптофитовые; 5 - эвгленовые; 6 - водоросли прочих отделов. I - правый берег; II - середина разреза; III - левый берег. По оси абсцисс - номера разрезов. Остальные обозначения те же, что и на рис. 13.

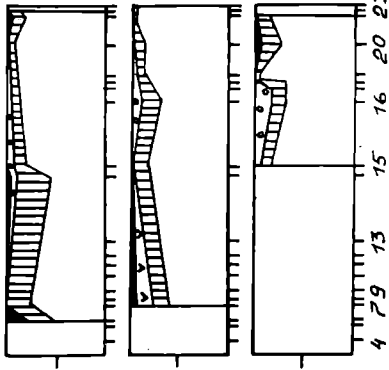
8



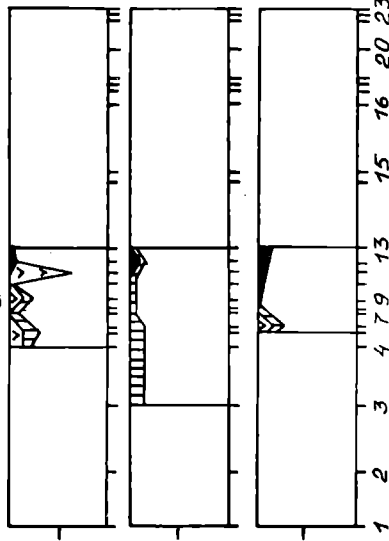
8



2



2



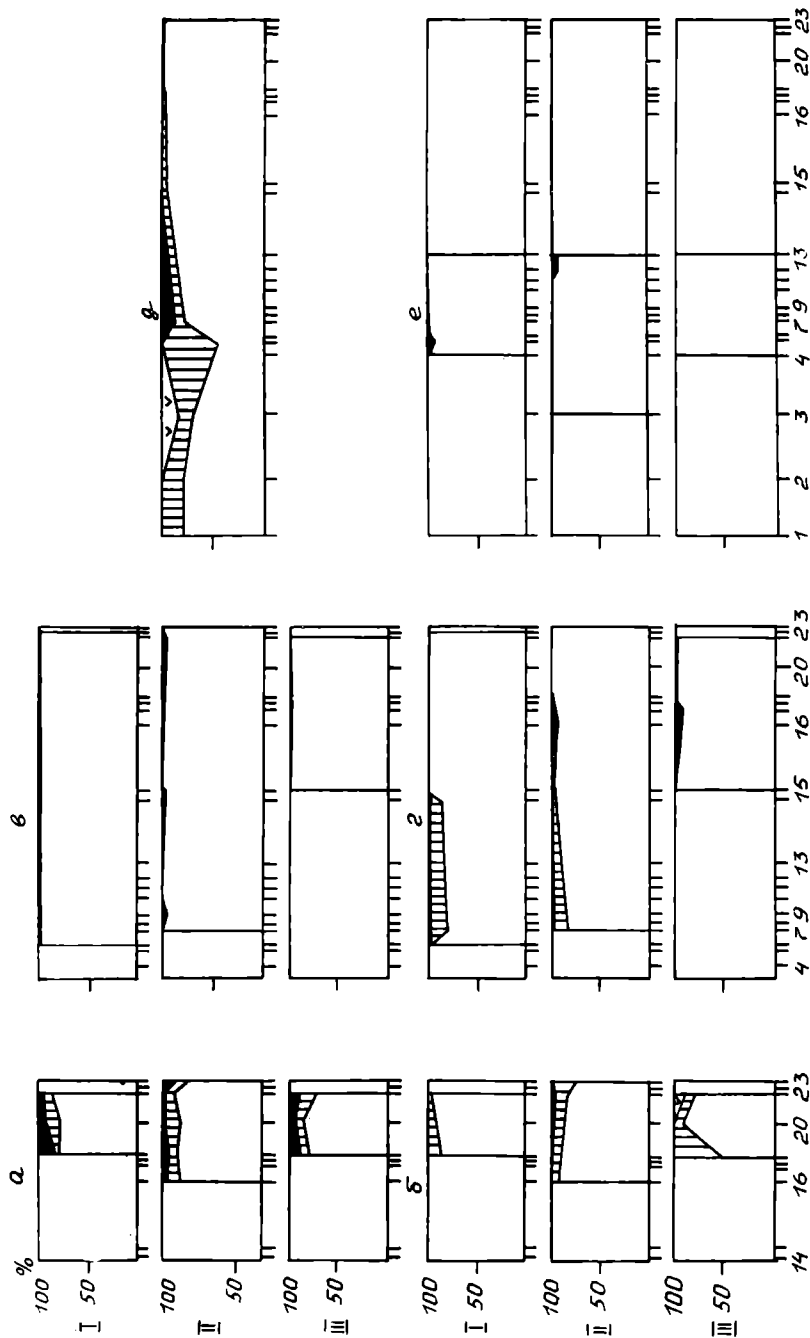


Рис. 15. Динамика соотношения между биомассой водорослей разных систематических отделов (%) в период ранней биологической весны. Обозначения те же, что и на рис. 13, 14.

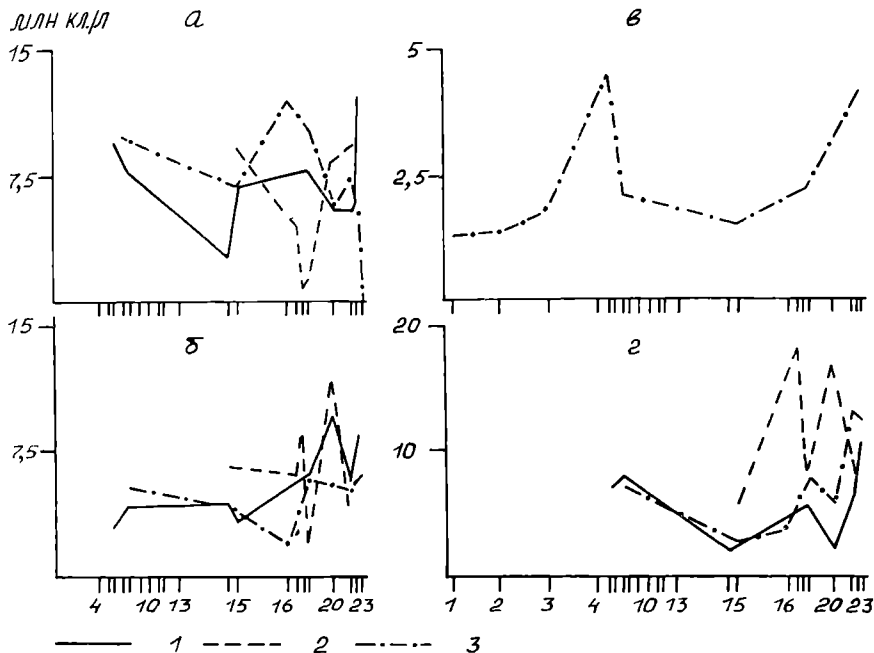


Рис. 16. Общая численность фитопланктона (млн кл./л) на станциях, расположенных вдоль берега (правого - 1, левого - 2) и на середине сечения водохранилища (3) в период поздней биологической весны. а - 23-25 мая 1988 г.; б - 27-29 мая 1991 г.; в - 8-11 июня 1991 г.; г - 2-5 июня 1992 г. По оси абсцисс - номера разрезов.

1а; рис. 16). Биомасса водорослей в большинстве случаев также была высокой, кроме первой-второй декады июня 1991 г., когда наблюдения проводились в период спада весеннего пика диатомовых водорослей (табл. 22). Доминирование видов почти всегда выражено менее четко, чаще регистрировались сообщества олиго-полидоминантного типа, например в первой декаде июня 1992 г. В этот период при температуре воды на разных станциях от 13,6 до 15,6 °C в речной части водохранилища развивался полидоминантный фитоценоз, образованный почти в равной степени *Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus*, *S. hantzschii* и *Melosira varians*. В качестве сопровождающих видов в сообществах встречались *Diatoma tenuis*, *Aste-*

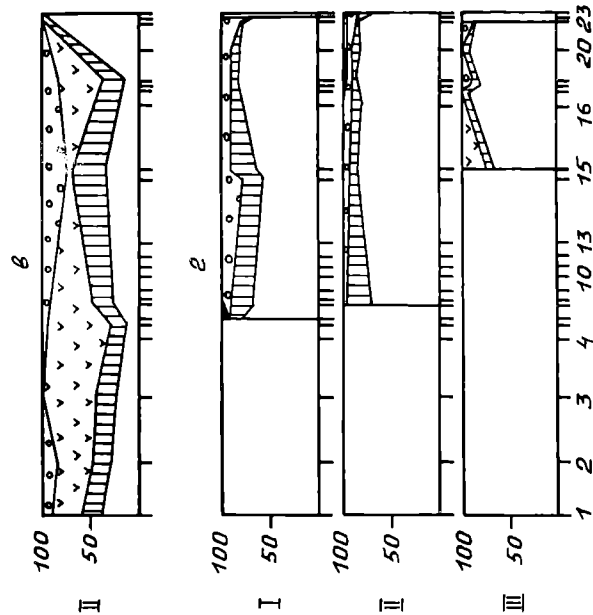
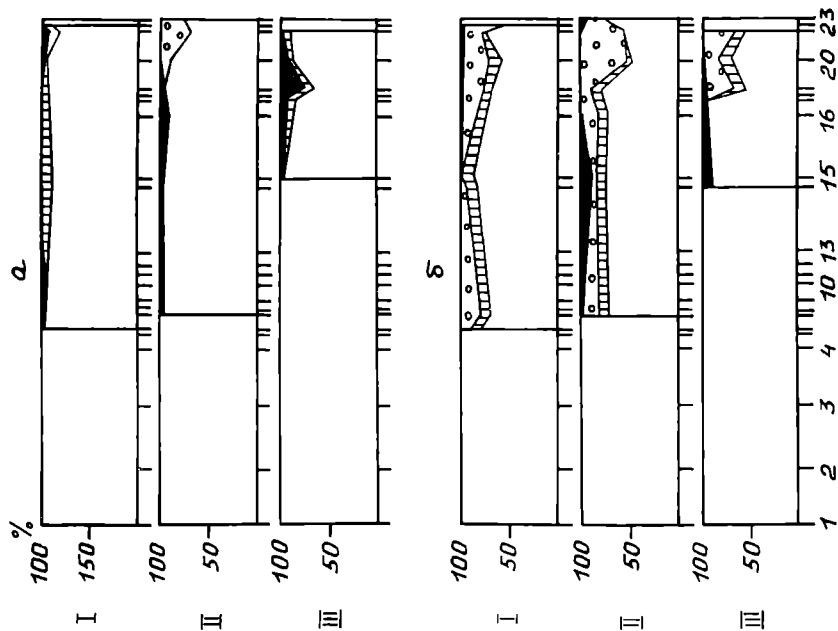


Рис. 17. Динамика соотношения между численностью водорослей разных систематических отделов (%) в период поздней биологической весны.

Обозначения те же, что и на рис. 14, 16.

tionella formosa, Aulacosira ambigua и Synedra acus - виды, относительно обилие которых возрастает в период постепенного угасания вспышки ранневесеннего доминанта. Ниже по течению аспект растительных планктонных сообществ создавали *Stephanodiscus bindereanus*, *Aulacosira ambigua* и *S. hantzschii*, которым с почти равным обилием сопутствовали *A. islandica*, *Asterionella formosa* и *Diatoma tenuis* (табл. 23). В составе сообществ, уже не только по численности, но и по биомассе, становится заметнее роль криптофитовых (различные *Cryptomonas*), а также летних форм водорослей (*Skeletonema subsalsum*), что отличает поздневесеннее состояние фитопланктона от ранневесеннего.

Соотношение водорослей из различных отделов в период поздней биологической весны, несмотря на преобладание в сообществах диатомей, свидетельствует о продолжающихся структурных перестройках и возрастании участия в сложении фитоценотической структуры криптофитовых, зеленых, а в некоторые периоды и синезеленых водорослей (рис. 17 и 18). В разные годы средняя численность диатомовых в зависимости от района водоема и периода наблюдений составляла 28-94% от общей, биомасса - 67-99%. Относительное обилие зеленых водорослей не превысило 22% общей численности и 6% биомассы, синезеленых - соответственно, 39 и 2% (самым высоким их вклад был в начале июня 1991 г.). Роль криптомонад в формировании видовой структуры возрастает по всей акватории водохранилища, хотя в отдельные годы они более пышно развивались в предплотинной части водоема (например, в третьей декаде мая 1991 г.). Их средняя численность в водоеме достигала уже 11-22%, а биомасса - 14-24% общей.

Горизонтальное распределение обилия фитопланктона в водохранилище весной было неоднородным, часто наблюдались вспышки численности отдельных видов на различных станциях, но в большинстве случаев численность в озерном районе водоема выше, чем в речном (рис. 13 и 16). В распределении биомассы водорослей (г/м³) однозначной картины не наблюдается:

V.1988 г. V.1989 г. V.1990 г. V.1991 г. VI.1991 г. VI.1992 г.

Речной					
12,6±1,5	14,7±2,0	4,4±1,1	9,8±1,6	0,6±0,1	12,1±2,2
Озерный					
7,9±1,6	10,6±2,0	15,1±3,0	6,9±0,8	1,3±0,6	12,0±1,7

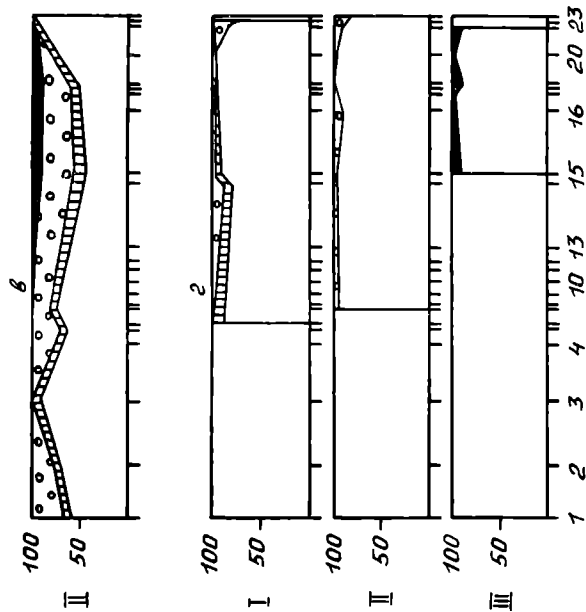
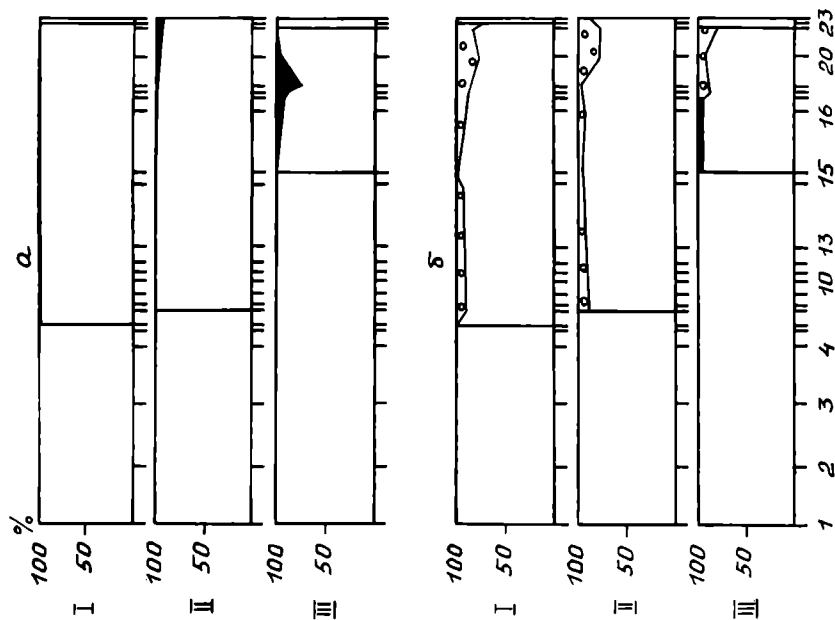


Рис. 18. Динамика соотношения между биомассой водорослей разных систематических отделов (%) в период поздней биологической весны.
Обозначения те же, что и на рис. 14, 16.

Примерно в половине случаев биомасса фитопланктона в реофильных условиях выше, чем в лимнических. Такая неоднозначность картины распределения продуктивности фитоценозов по акватории водоема определяется неоднородностью условий ее формирования в разные периоды наблюдений, особенностями протекания основных климатических и гидрологических процессов во время вегетации сообществ, скоростью образования и разрушения весеннего "цветения" водоема, а также смены диатомовых другими группами фитопланктона.

В обобщенном виде формирование весеннего максимума фитопланктона в водохранилище представляется следующим образом. В годы с дружным протеканием весенних климатических процессов, в условиях пониженной водности сезона и температуры воды выше среднемесячных значений, обычно наблюдается мощный подъем вегетации диатомей, особенностью структуры сообществ которых является монодоминантность, а их эдификатором - *Aulacosira islandica*. В годы с затяжным характером протекания весенних процессов пик численности и биомассы фитопланктона формируется позднее, часто смещаясь к концу мая - началу июня. При этом формируются ценозы *Stephanodiscus hantzschii*, либо полидоминантные сообщества с участием группы массовых форм весенне-осеннего комплекса диатомовых. "Цветение" воды весной в водохранилище продолжается недолго, периоды с экстремально высокой биомассой фитопланктона невелики, и после резкого подъема обилие водорослей быстро снижается. Постепенно в сообществах усиливается значение летних компонентов фитоценозов, и с дальнейшим прогревом водных масс начинается сезон раннего биологического лета.

Летний фитопланктон. Основными признаками раннелетних фитопланктонных сообществ водохранилища являются постепенное усиление ценотического значения синезеленых водорослей и прогрессирующее снижение вегетации диатомовых, среди которых преимущество переходит к летним формам (в частности, *Skeletonema subsalsum*). Значение криптонад в сложении сообществ планктонных водорослей в сравнении с периодом поздней биологической весны возрастает (12-21% численности и 7-18 % биомассы в среднем в различных районах водохранилища).

Летний фитопланктон в начальной стадии формирования развивается в водохранилище в разные годы наблюдений от третьей декады июня по третью декаду июля при температуре воды 19,4-22,5 °C. Обилие водорослей в сообществах планктонных организмов сильно колебалось. В годы наблюдений численность при появлении в толще во-

ды в заметных количествах колониальных синезеленых изменялась от 0,5 до 40 млн кл./л (рис. 19), биомасса, в сравнении с весенним сезоном, была заметно ниже (табл. 22). В водохранилище отмечается стадия "чистой воды", характерная и для других водоемов замедленного водообмена. Максимальная продуктивность планктонных фитоценозов в этот период обычно приурочена к участку от г. Юрьевца до г. Пучежа (створы 17-20), чаще повышение обилия водорослей отмечается на левобережных станциях разрезов. Концентрация водорослей к плотине обычно снижалась, а во вторую декаду июля 1992 г. (рис. 19) в речном районе она была намного ниже, чем в озерном (биомасса - 1,5 г/м³, более, чем в 5 раз).

Состав раннелетних фитоценозов отличался заметной пестротой (табл. 24). В начале 80-х годов (третья декада июля 1980 г., третья декада июня 1981 г., средняя температура воды в эти декады соответственно - 19,4 °С и 22,5 °С) развивались сообщества с преобладанием синезеленых водорослей (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, в сопровождении *Anabaena flos-aquae* и *Aulacosira ambigua* в третью декаду июля 1980 г.), синезеленых (*Aphanizomenon*) и диатомовых (*Aulacosira ambigua*, *A. granulata*; табл. 24).

Речной район водоема в период раннего лета 1992 г. (первая-вторая декада июля) при численности 0,7-8,5 млн кл./л (рис. 19) характеризовался незначительной биомассой (до 1,4 г/м³), преобладанием по числу клеток синезеленых, а по массе - диатомовых, зеленых и криптофитовых водорослей. Доминантами формирующихся сообществ, судя по биомассе, выступали *Stephanodiscus agassizensis* и различные виды рода *Cryptomonas*, но численность некоторых видов синезеленых уже превышала 1 млн кл./л: *Microcystis holSATICA* - 4,3 (ст. 11а), *Aphanothece clathrata f. brevis* - 1,7 (ст. 4а), *Aphanizomenon flos-aquae* - 1,1 (ст. 7а).

Численность и биомасса фитопланктона в этот период интенсивно нарастали вслед за ростом температуры воды, сообщества обогащались новыми видами. Во второй декаде 1992 г. в речных условиях состав преобладающих видов фитопланктона изменился (табл. 24). Селективное преимущество в это время получили водоросли с монадной организацией таллома (виды родов *Cryptomonas*, *Chlamydomonas*, *Pandorina morum*) и диатомовые (*Stephanodiscus hantzschii*, *Skeletonema subsalsum*). Несмотря на довольно резкое снижение численности водорослей, биомасса фитопланктона заметно возросла (максимальная - с 1,4 до 3,9 г/м³). В это же время на участке от устья

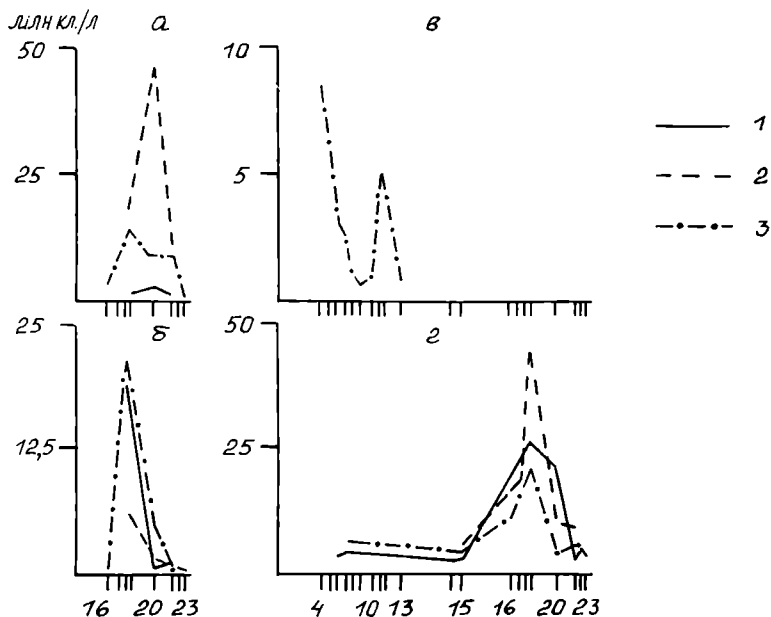


Рис. 19. Общая численность фитопланктона (млн кл./л) на станциях, расположенных вдоль берега (правого — 1, левого — 2) и на середине сечения водохранилища (3) в период раннего лета.

а — 21-23 июля 1980 г.; б — 23-25 июня 1981 г.; в — 8-14 июля 1992 г.; г — 13-15 июля 1992 г. По оси абсцисс — номера станций.

р. Елнати до плотины развивались богатые как в качественном, так и в количественном отношении планктонные фитоценозы, отличающиеся полидоминантностью структуры. Обилие криптофитовых водорослей также заметно возросло, их средняя для озерного района биомасса достигала $2,2 \text{ г/м}^3$, а относительное обилие оказалось максимальным за весь период наблюдений (в среднем для района — 20% численности и 31% биомассы). Наряду с представителями отдела Cryptophyta в состав доминантов вошли *Skeletonema subsalsum*, *Stephanodiscus hantzschii*, с меньшим обилием — *S. binderanus*, *Aulacosira ambigua* и *A. islandica* (табл. 24).

В целом, характеризуя особенности структуры фитопланктона водохранилища в период раннего лета, необходимо отметить многообразие сочетаний соотношения водорослей из разных отделов в чис-

Т а б л и ц а 24

Состав и средняя биомасса (г/м³) преобладающих видов
фитопланктона в летний сезон

Дата, год	Район			
	речной		озерный	
1	2		3	
Раннее лето				
21-23. VII 1980	-		Aphan. 0,5; Mic.aer. 0,2 A. amb. 0,2; An. f. -a. 0,1	
23-25. VII 1981	-		Aphan. 0,2; A. amb. 0,2 A. gran. 0,1	
8-14. VII 1992	St. agas. 0,2; Crypt. 0,1	0,1	-	
13-15. VII 1992	Crypt. 0,5; Chl. sp. 0,4 St. hant. 0,3; Sc. sub. 0,2 Pan. mor. 0,1	0,4 0,2	Crypt. 2,1; Sc. sub. 1,2 St. hant. 1,1; St. bin. 0,9 A. isl. 0,5; A. amb. 0,5	1,2 0,9 0,5
Лето				
20-22. VII 1981	-		Aphan. 7,5; Mic.aer. 0,5 An. f. -a. 0,3; A. gran. 0,1	0,5 0,1
17-19. VIII 1981	-		Aphan. 7,9; Mic.aer. 1,3 Mic. wes. 0,1	1,3
11-13. VII 1988	Chl. sp. 0,3; Ast. for. 0,1 St. hant. 0,1	0,1	Aphan. 0,7; Anab. 0,3 Mic. aer. 0,2	0,3
11-12. VII 1989	Mic. aer. 0,4; Ast. for. 0,1 A. amb. 0,1; A. isl. 0,1 St. hant. 0,1; Chl. sp. 0,1	0,1 0,1 0,1	Mic. aer. 3,0; Aphan. 1,9 A. amb. 0,3; A. isl. 0,3 Mic. gre. 0,2; Mic. wes. 0,2 Aph. el. 0,2	1,9 0,3 0,2
23-26. VIII 1989	Aphan. 2,0; St. bin. 0,9 Mic. aer. 0,8; A. gran. 0,5 Mic. wes. 0,2; Mic. vir. 0,1	0,9 0,5 0,1	Aphan. 2,7; Mic. aer. 2,1 A. gran. 1,0; Mic. wes. 0,6 Mic. vir. 0,4; St. bin. 0,3 Anab. 0,2	2,1 0,6 0,3 0,2

Т а б л и ц а 24 (окончание)

1	2				3			
23-25.VII 1990	Aphan. A. isl.	0,1; 0,1;	St. bin. Chl. sp.	0,1 0,1	Mic. aer. A. isl.	2,5; 0,1;	Aphan. Crypt.	0,2 0,1
2-3.VIII 1990	Aphan. Sc. sub. A. amb.	3,1; 0,1; 0,1	Mic. aer. St. bin.	0,2 0,1	Aphan. A. gran.	1,8; 0,2;	Mic. aer. A. isl.	1,0 0,1
15-17.VII 1991	Aphan. Crypt.	0,4; 0,2	Mic. aer.	0,1	Aphan. A. isl. A. amb.	6,0; 0,4; 0,2;	Mic. aer. Anab. Crypt.	1,5 0,4 0,1
7-9.VIII 1991	Aphan. Mic. wes.	3,3; 0,3;	Mic. aer. A. gran.	1,2 0,3	Aphan. A. gran.	6,5; 0,6	Mic. aer.	1,8
5-13.VIII 1992	Aphan.	4,2;	Mic. aer.	0,3	-			

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

ленности и биомассе планктонных сообществ (рис. 20 и 21). Если в начале 80-х годов ранним летом в озерном районе водоема была велика роль синезеленых водорослей, особенно по численности клеток, то в 1992 г. криптофитовые и зеленые, наряду с диатомовыми, создавали основу фитоценотической структуры планктона.

Середина лета отличается резким возрастанием численности альгоценозов за счет абсолютного преобладания видов отдела *Cyanoophyta*, преимущество которых над другими компонентами сообществ обычно сопряжено с максимальным прогреванием водных масс водохранилища. Как правило, самая большая температура воды в 80-х годах (до 26-27 °C) наблюдалась в водоеме в период со второй декады июля по первую декаду августа (см. табл. 13). Водность, как и обычно, была ниже, чем в другие месяцы года. В этих условиях относительное обилие синезеленых водорослей, как правило, максимально (в среднем в речном районе водоема - 75% численности и 50,4% биомассы; в озерном, соответственно - 94 и 75%).

Количество клеток водорослей в период наших исследований по

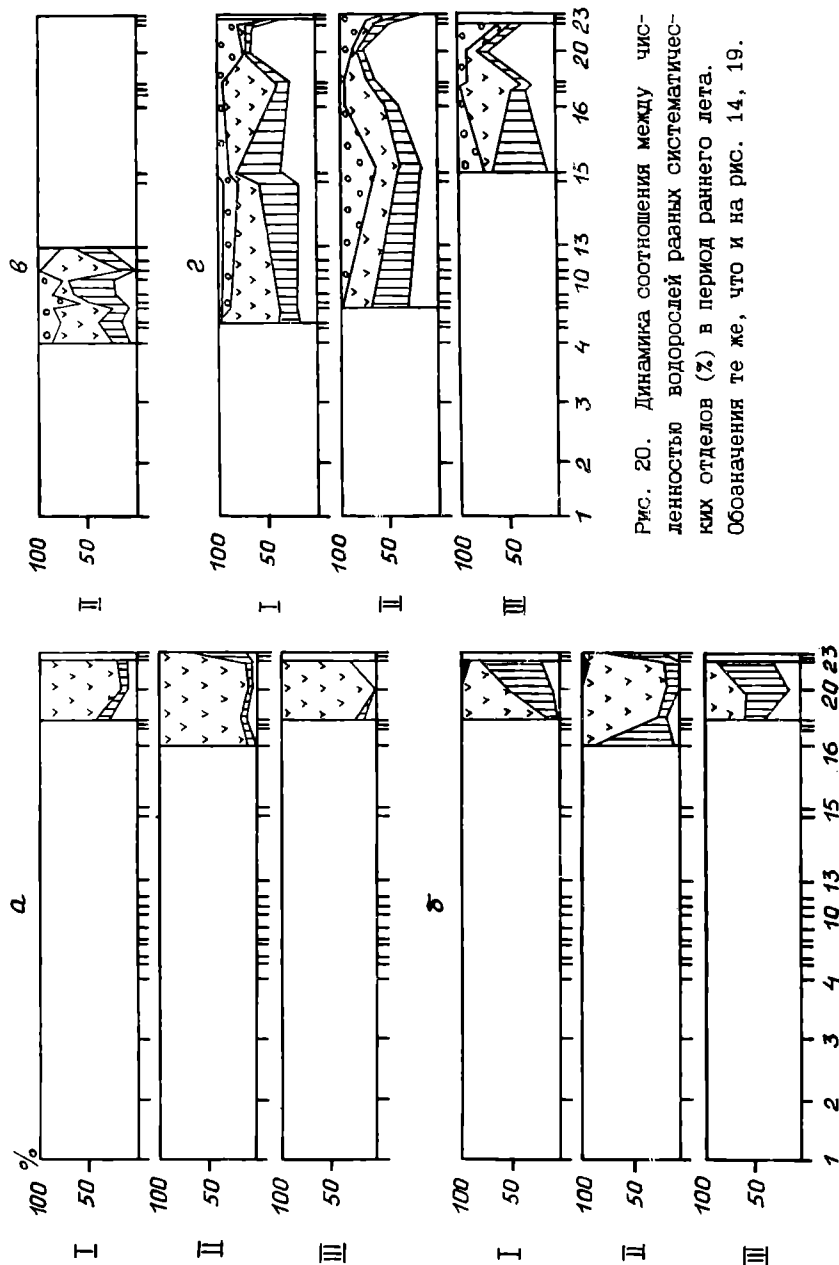


Рис. 20. Динамика соотношения между численностью водорослей разных систематических отделов (%) в период раннего лета. Обозначения те же, что и на рис. 14, 19.

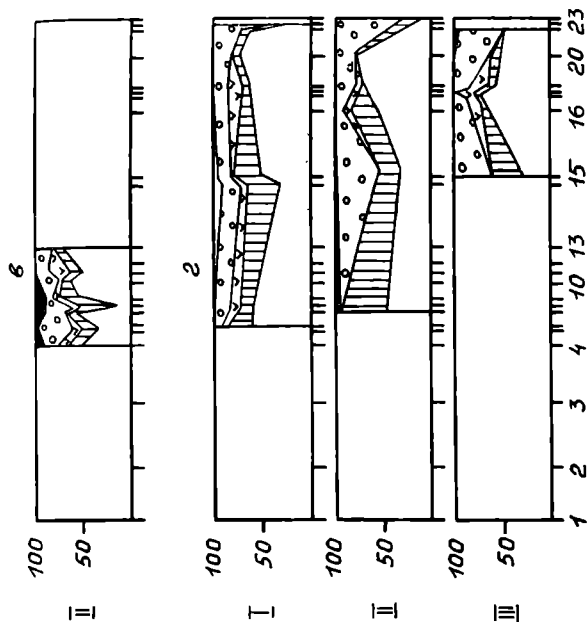
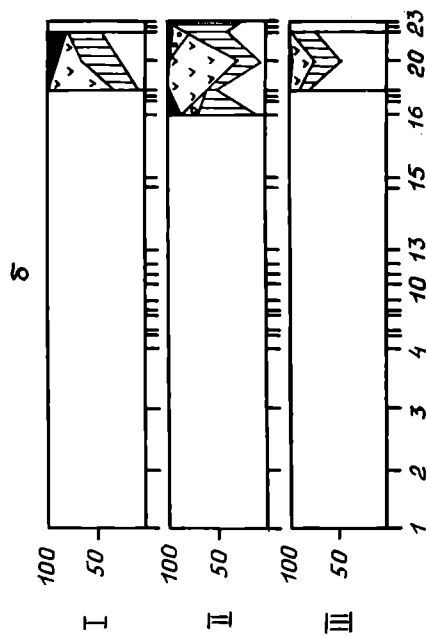
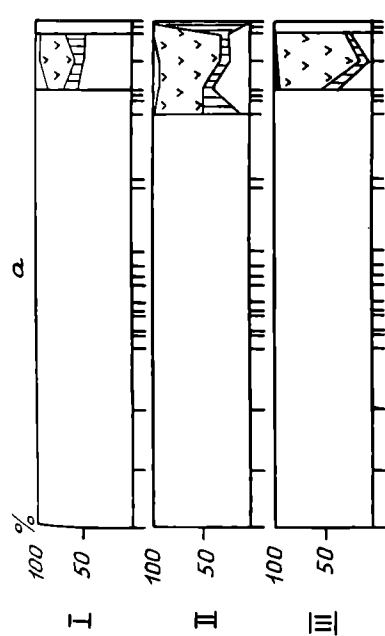


Рис. 21. Динамика соотношения между биомассой водорослей разных систематических отделов (%) в период раннего лета. Обозначения те же, что и на рис. 14, 19.

акватории водоема сильно колебалось (рис. 22), достигая на некоторых станциях и в отдельные годы 266-530 млн кл./л (вторая декада августа 1981 г., ст. 21а, б). Температура воды в июле и августе 1981 г. в озерной части водоема, где были зарегистрированы такие высокие показатели обилия, превысила средние для 1980-1990 гг., соответственно, на 2,6-3 и 1,9-2,2 °С. Летом 1989 г. максимальная численность также достигала 238-251 млн кл./л (вторая декада июля, ст. 20а; третья декада августа, ст. 5а; рис. 22). Как и в предыдущем случае, пик численности закономерно связан с более высокими температурами воды (в июле - на 1,7-1,8°С, в августе - на 0,2-0,4 °С выше средних многолетних значений). Водность 1981 г. и мая-июля 1989 г. была ниже средней. Такое сочетание факторов и привело в эти годы к интенсивному "цветению" воды при развитии синезеленых водорослей. В остальные годы вегетация фитопланктона в разгар лета, судя по численности, была не так велика.

Биомасса фитопланктона показана в табл. 22. Ниже приведены средние ее значения (г/м³) в разных районах водохранилища:

Район	VII.1988 г.	VII.1989 г.	VIII.1989 г.	VII.1990 г.
Речной	0,3±0,1	1,4±0,3	5,2±0,7	0,6±0,1
Озерный	1,6±0,4	7,7±1,8	7,6±3,6	3,0±1,0
VIII.1990 г. VII.1991 г. VIII.1991 г. VIII.1992 г.				
Речной	4,0±1,5	1,2±0,3	5,6±1,0	5,2±0,5
Озерный	3,3±1,6	8,9±1,9	5,8±1,3	16,7±6,9

Как видно, самая высокая продуктивность фитопланктона летом - в озерной части водохранилища.

В многоводные годы с высоким уровнем воды (1990 г.) фитопланктонные сообщества менее продуктивны. Низкие численность и биомасса водорослей были во второй декаде июля 1988 г. при температуре воды 22,4-26,1 °С и уровне ниже среднего. Судя по динамике обилия водорослей в предплотинном участке, летний максимум фитопланктона и синезеленых водорослей в этом году был в начале августа.

Состав преобладающих в фитопланктоне видов водорослей в середине лета небогат, практически во всех случаях превалируют *Arhanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, причем продук-

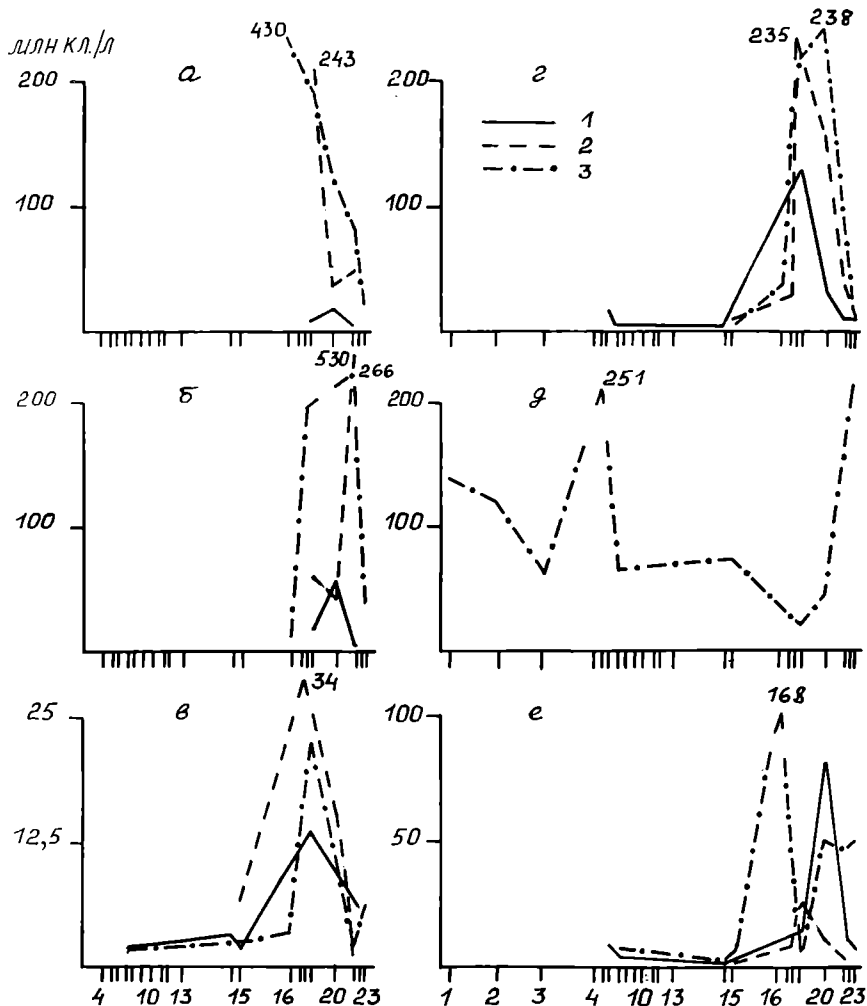


Рис. 22. Общая численность фитопланктона (млн кл./л) по данным определения на станциях, расположенных вдоль берега (правого - 1, левого - 2) и на середине сечения водохранилища (3) летом. а - 20-22 июля 1981 г.; б - 17-19 августа 1981 г.; в - 11-13 июля 1988 г.; г - 11-12 июля 1989 г.; д - 23-26 августа 1989 г.; е - 23-25 июля 1990 г.; ж - 2-3 августа 1990 г.; з - 15-17 июля 1991 г.; и - 7-9 августа 1991 г.; к - 5-13 августа 1992 г. По оси абсцисс - номера разрезов.

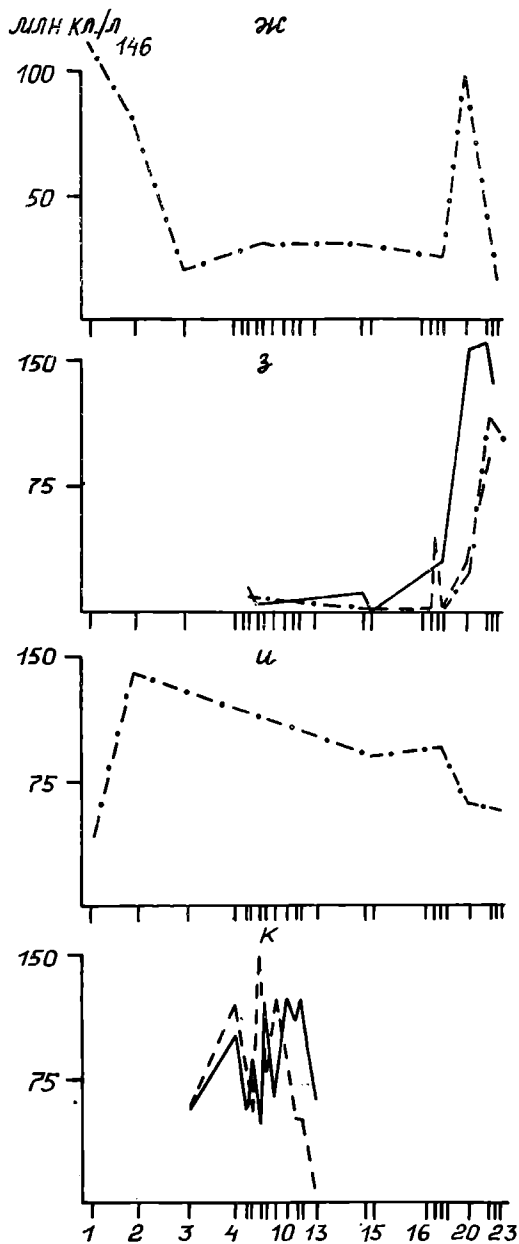


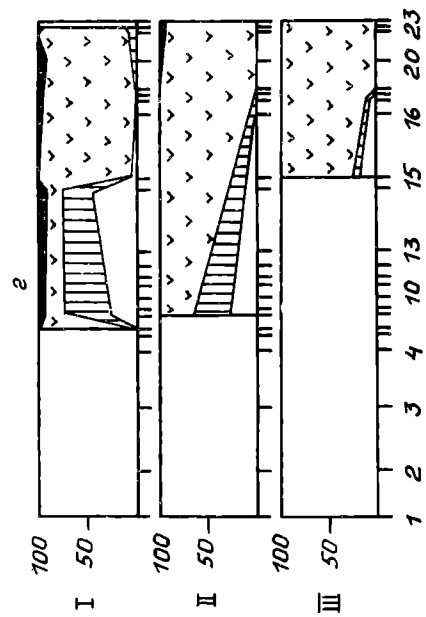
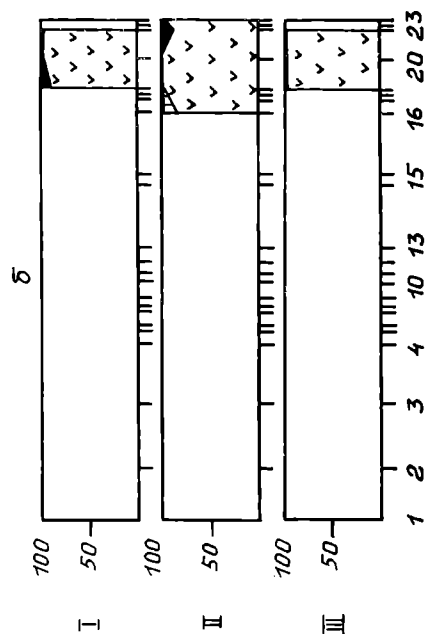
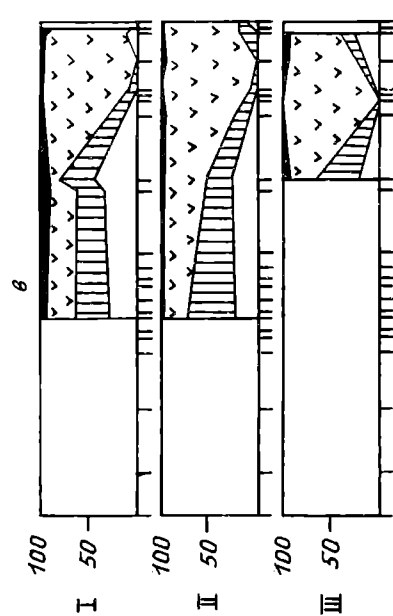
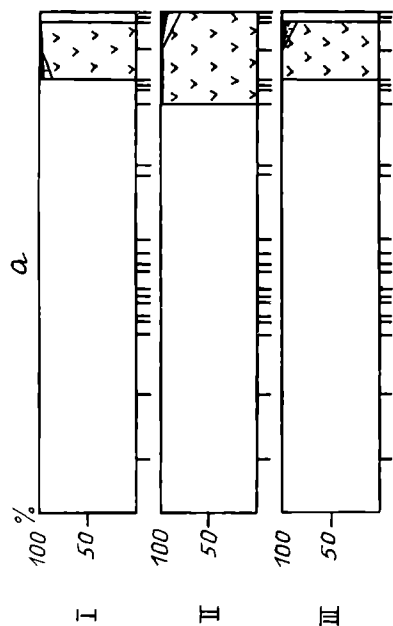
Рис. 22. (окончание).

тивность первого почти всегда выше (табл. 24). Наряду с ними в отдельные годы (третья декада августа 1989 г.) в состав субдоминантов входили в пределах речного района *Stephanodiscus binderranus* и *Aulacosira granulata*, озерного – *A. granulata*. Остальные компоненты фитоценозов не отличались высокими показателями обилия, их состав в разные годы был изменчив, а роль в формировании структуры сообщества и трофодинамике водоема в этот период незначительна.

В озерном районе от устья р. Елнати до плотины (рис. 23 и 24) господствуют синезеленые. Выше по течению в реофильных условиях заметнее ценогическая роль водорослей из других отделов: зеленых, диатомовых, в редких случаях криптофитовых. Относительно обилие летом диатомовых, в сравнении с другими биологическими сезонами минимально (среднее в речном районе по численности – 9%, в озерном – 2,3%, по биомассе – соответственно, 29,3 и 18%). В некоторые годы их фитоценогическая роль выражена более отчетливо, например во второй декаде июля 1988 и 1989 гг., третьей декаде августа 1989 г., особенно по биомассе (рис. 23, 24). Доля зеленых водорослей (3–13% – в численности, 3,7–11,2% – в биомассе) заметно ниже, чем ранним летом, особенно в озерной части. По характеру фитоценогической структуры планктонных сообществ граница речного и озерного участков в середине лета в водохранилище была подвижна и в разные годы проходила от г. Кинешмы до с. Столпина.

Таким образом, основные закономерности структурной организации, отмеченные для летнего состояния фитопланктона в 70-х годах предыдущими исследователями, в принципе, не изменились и в настоящее время. Сообщества водорослей сохранили, в основном, моно- или олигодоминантный характер с преобладанием *Aphanizomenon* и *Microcystis aeruginosa*, но максимальные показатели обилия отдельных видов и синезеленых в целом, по-видимому, стали несколько ниже.

Осенний фитопланктон. Постепенное снижение интенсивности падающей солнечной радиации и температуры воды приводит к трансформации летних комплексов водорослей, и в водоеме начинается биологическая осень. Переход от летних фитоценозов, эдификаторами которых являются синезеленые водоросли, к осенним с преобладанием диатомовых часто бывает нерезким, иногда границу между сезонами провести трудно. Осеннее становление характерных для сезона сообществ планктонных водорослей происходит в разные годы в разные сроки с конца сентября до ледостава, в зависимости от развития



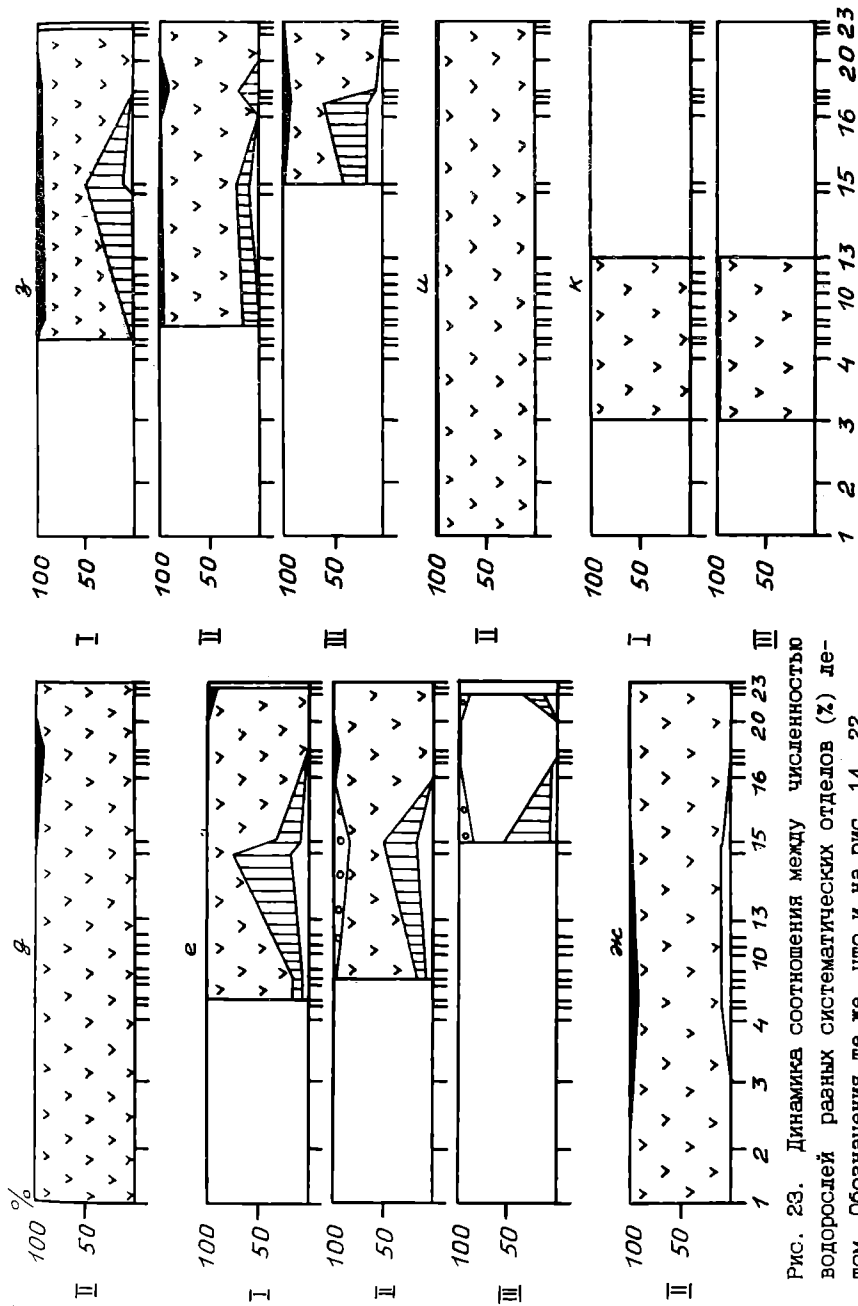
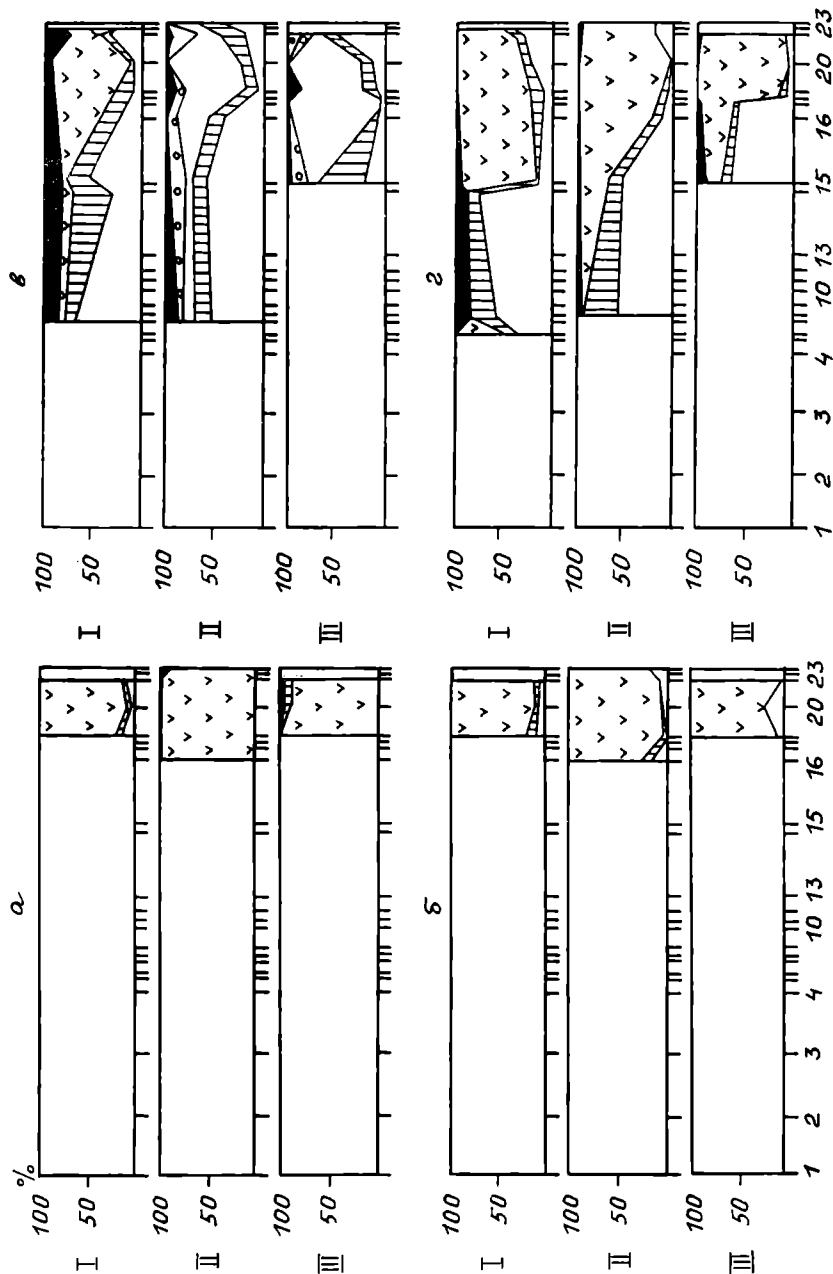


Рис. 23. Динамика соотношения между численностью водорослей разных систематических отделов (%) де- том. Обозначения те же, что и на рис. 14, 22.



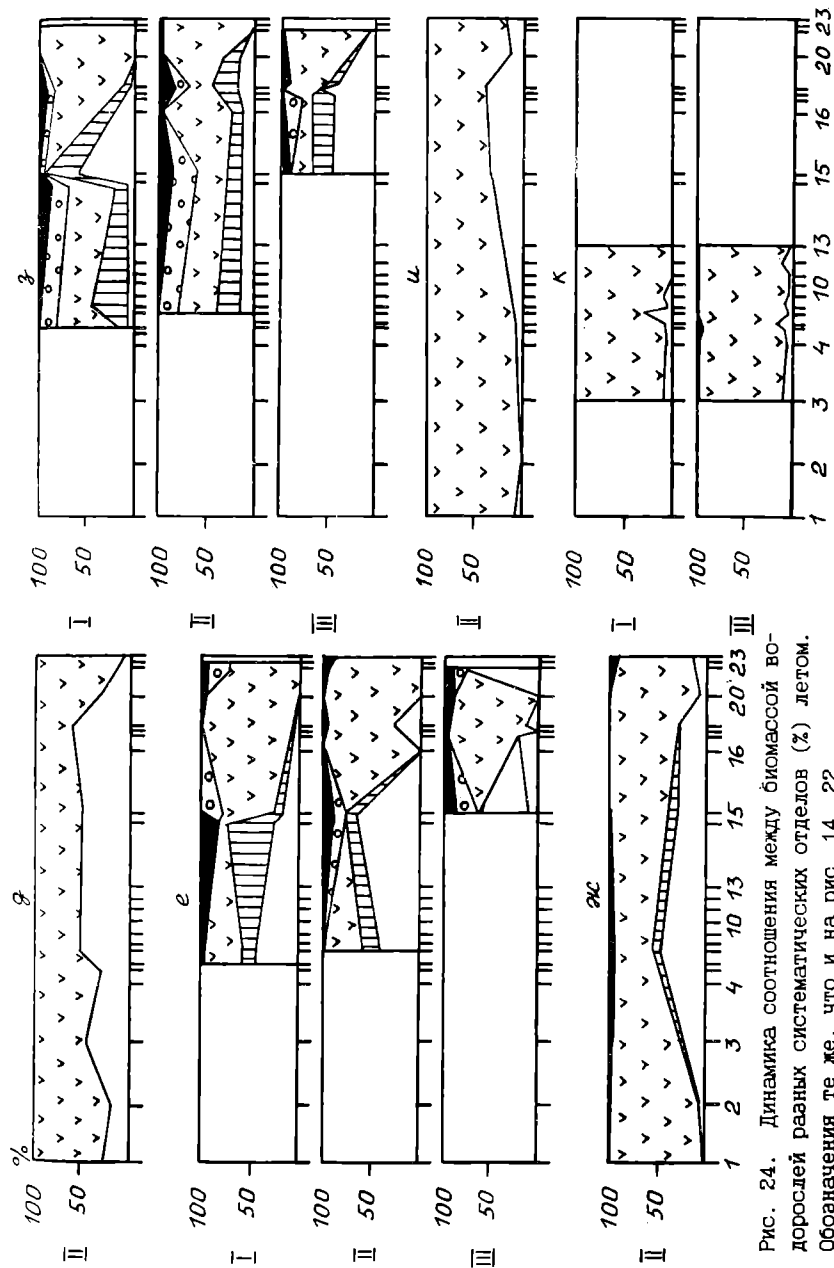


Рис. 24. Динамика соотношения между биомассой во-
дорослей разных систематических отделов (%) летом.
Обозначения те же, что и на рис. 14, 22.

процессов остывания водных масс водоема. Раньше всего в годы наблюдений температура воды перешла через 10 °С, а впоследствии и через 0,2 °С в 1980 г. (соответственно, третья декада сентября и первая декада октября, вторая-третья декады ноября) и в 1990 г. (третья декада сентября, вторая и третья декады ноября). В октябре этих лет температура воды на 0,5-0,6 °С (1980 г.) и 1,5-1,6 °С (1990 г.) была ниже среднемноголетней. 1990 г. был самым многоводным за десятилетний период, а в 1980 г. при средней водности года в октябре уровень воды был ниже обычного на 5-8 см. В другие годы, например в 1981 и 1988 гг., водные массы в октябре были теплее обычного, соответственно, на 2,3-2,7 и 0,8-1,3 °С. Уровень воды в 1981 г. на 10-16 см был выше, а в 1988 г. - на 4-7 см ниже среднего.

Таким образом, по данным наблюдений разных лет можно проследить отдельные стадии последовательного перехода от летних сообществ фитопланктона к осенним. Численность фитопланктона также не была одинаковой (рис. 25 и 26). В период позднего лета - начала осени на отдельных станциях она возросла до 40-80 млн кл./л (первая декада октября 1988 г., вторая декада октября 1989 г., третья декада сентября и первая декада октября 1991 г.; рис. 25). Фитопланктон по акватории водохранилища распределен очень неравномерно, максимальные показатели выше минимальных в 100 и более раз. Это является следствием сгонно-нагонных явлений и возникновения локальных циркуляционных зон, обусловленных наличием ветровых течений, в пределах которых формируются пятна "цветения".

Биомасса растительных планктонных сообществ поздним летом - ранней осенью может быть так же велика, как и летом (табл. 22), но максимумы в большинстве случаев сформированы не синезелеными, а диатомовыми водорослями. Повышенные показатели обилия водорослей, как и летом, приурочены к годам с более низкой или средней водностью и с повышенной температурой воды (1988, 1989 гг.). Обычно более высокой продуктивностью фитоценозов в этот период отличались левобережные станции створов 15-20 (от г. Кинешмы до г. Пучежа).

Основу доминантного комплекса альгоценозов создавали в разные годы *Aphanizomenon flos-aquae*, *Stephanodiscus binderanus* и *Aulacosira islandica* в сопровождении *Melosira varians*, *A. ambigua* и *Microcystis aeruginosa* (табл. 25). Состав сообществ речного и и озерного районов водоема сходен, но на разных станциях преобладали разные виды. В ряде случаев (вторая декада октября 1988 г.,

млн кл./л

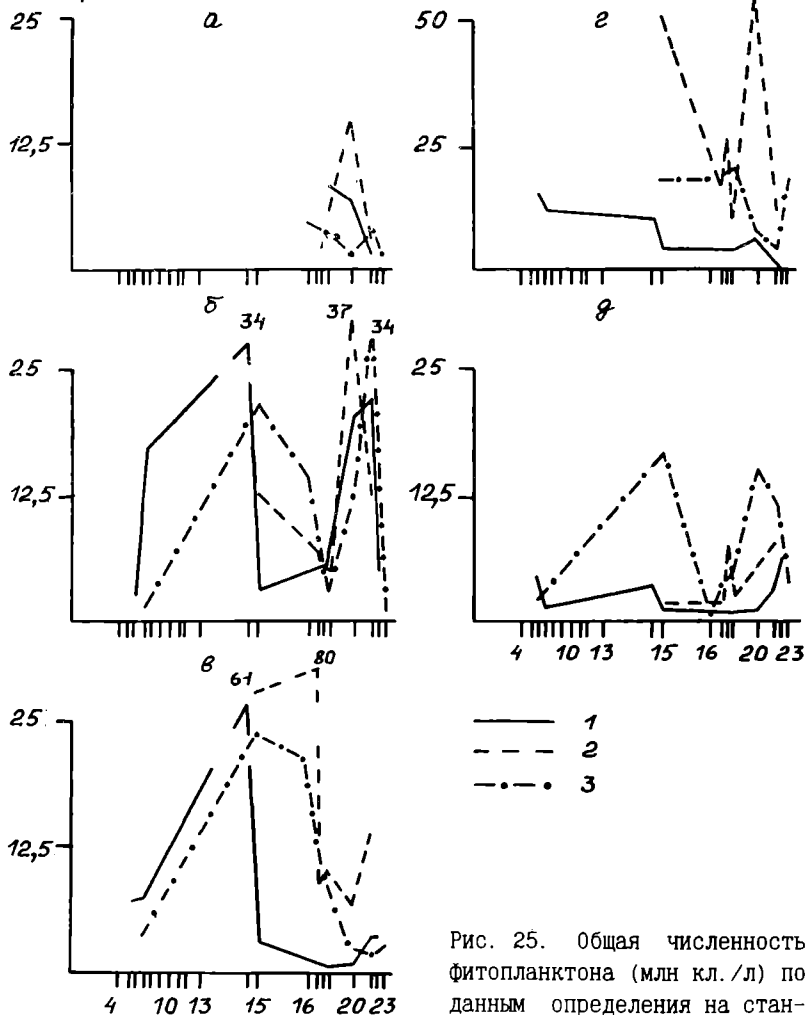


Рис. 25. Общая численность
фитопланктона (млн кл./л) по
данным определения на стан-
циях, расположенных вдоль
берега (правого - 1, левого

- 2) и на середине сечения водохранилища (3) в период позднего
лета - ранней осени.

а - 12-14 октября 1981 г.; б - 3-5 октября 1988 г.; в - 9-11 ок-
тября 1989 г.; г - 30 сентября - 3 октября 1991 г.; д - 7-9 ок-
тября 1992 г. По оси абсцисс - номера разрезов.

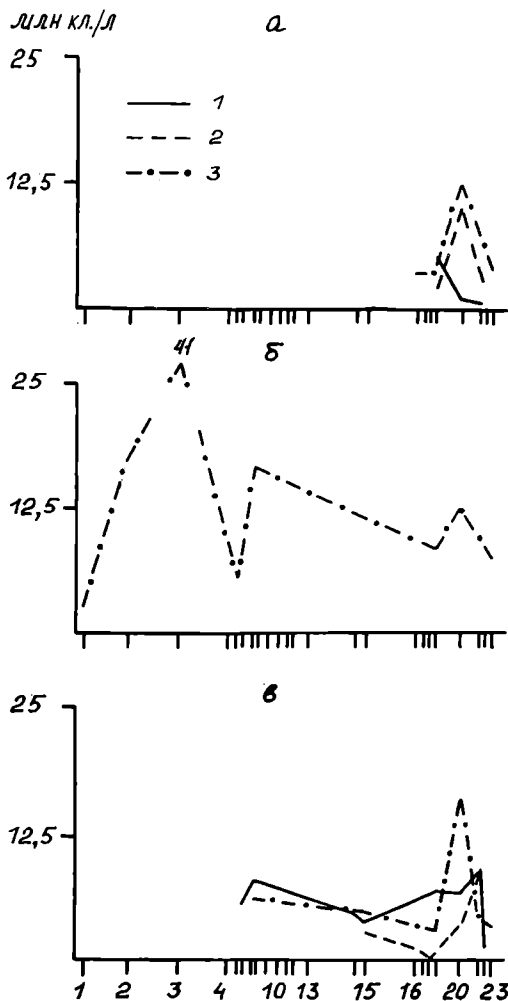


Рис. 26. Общая численность фитопланктона (млн кл./л) по данным определения на станциях, расположенных вдоль берега (правого - 1, левого - 2) и на середине сечения водохранилища (3) осенью. а - 16-18 октября 1980 г.; б - 2-4 октября 1990 г.; в - 8-10 октября 1990 г. По оси абсцисс - номера разрезов.

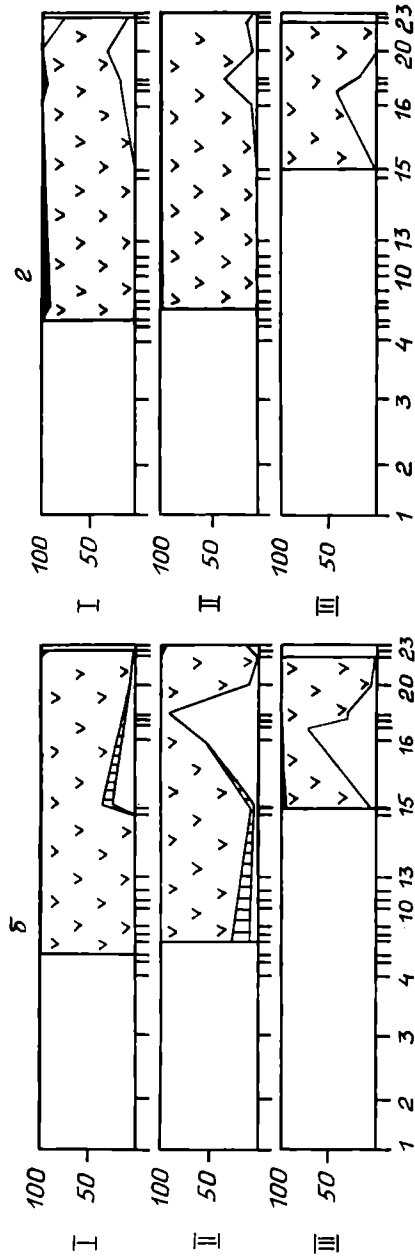
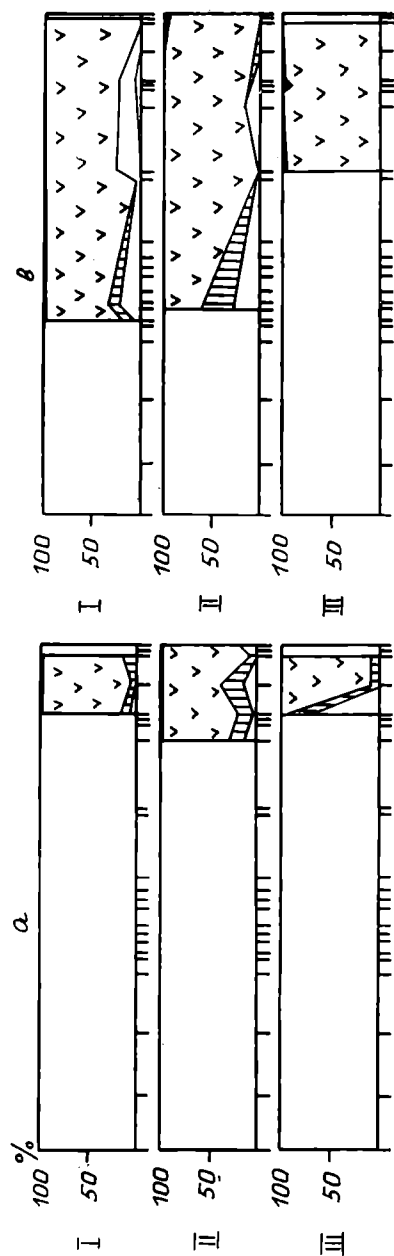
третья декада сентября – первая декада октября 1991 г., первая декада октября 1992 г.) в речном районе продолжали интенсивно развиваться синезеленые (*Aphanizomenon* – 1988 и 1991 гг.; *Microcystis aeruginosa* – 1992 г.) до уровня "цветения" воды, а в озерном уже начинался осенний подъем диатомовых (*Stephanodiscus binderanus*, 1988 г., *Aulacosira islandica*, 1991 и 1992 гг.).

Соотношение водорослей разных отделов варьировало в соответствии с климатическими условиями года, отражая преобладающее значение синезеленых в формировании структуры сообществ в годы более теплые и с меньшей водностью (рис. 27 и 28). Синезеленые водоросли формировали, в зависимости от района водохранилища, более 80% численности и около половины биомассы фитопланктона, значение диатомовых, в сравнении с серединой летнего сезона, постепенно возрастает (в среднем до 5–13% по численности и 39–41% по биомассе).

Типичным для осеннего сезона можно считать состояние фитопланктона, зарегистрированное в первой или второй декаде октября 1980 и 1990 гг. при температуре воды 5–8 °С. Осеннее "цветение" воды при развитии диатомовых формируется быстро: например, в 1990 г. биомасса фитопланктона в начале октября за неделю возросла почти в 2 раза (средняя в водохранилище составила 2–4 октября $4,8 \pm 1,2$ г/м³, а 8–10 октября – уже $9,3 \pm 1,3$ г/м³). Численность водорослей в тот же период изменялась не так резко, но обилие синезеленых как абсолютное, так и относительное, значительно снижалось (рис. 26–28). Количество фитопланктона могло быть высоким (до 41 млн кл./л на ст. 3 и $26,2$ г/м³ на ст. 21 в начале первой декады октября 1990 г.; рис. 26, табл. 22).

Формирование биомассы сообществ происходило, в основном, за счет *Aulacosira islandica* (монодоминантные ценозы). Во второй декаде 1980 г. в условиях температуры воды ниже, а уровня воды немного выше средних многолетних значений, преимущество также было за диатомовыми, но доминировал *Stephanodiscus binderanus* (табл. 25). Численность фитопланктона имела тенденцию к снижению вниз по течению реки, биомасса (г/м³) практически одинакова как в речном, так и в озерном районах:

	2–4. X.1990 г.	8–10. X.1990 г.
Речной	$4,9 \pm 1,2$	$8,3 \pm 1,2$
Озерный	$4,6 \pm 1,3$	$9,8 \pm 1,9$



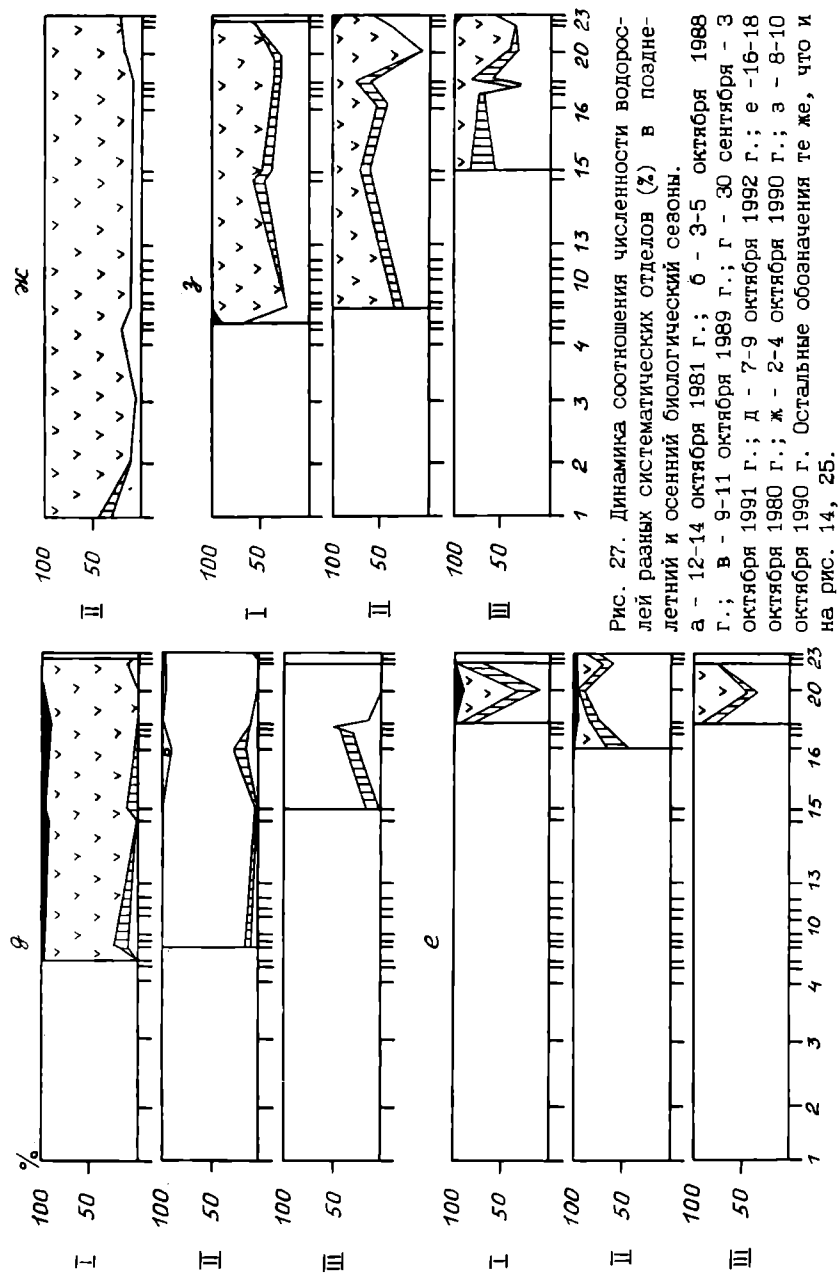
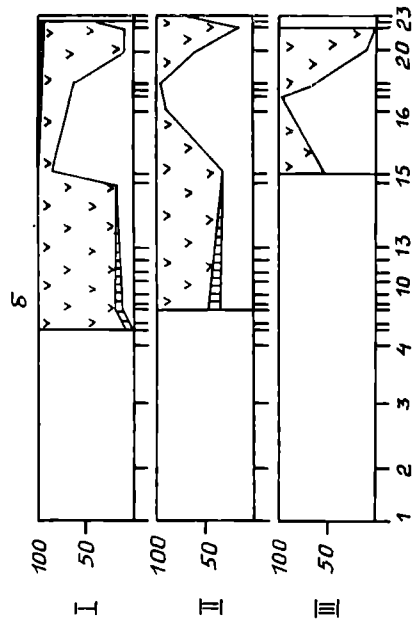
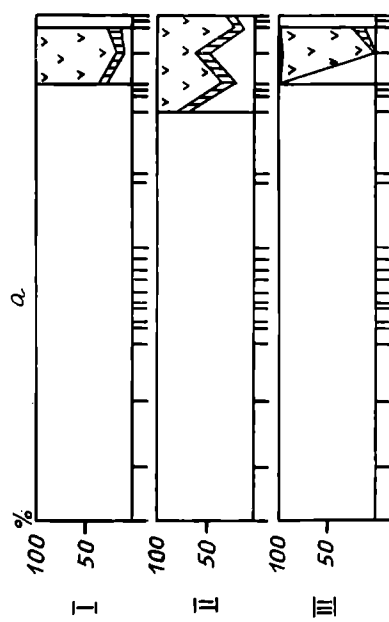
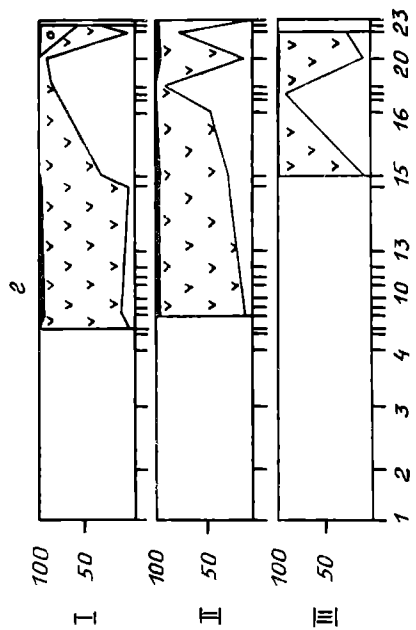
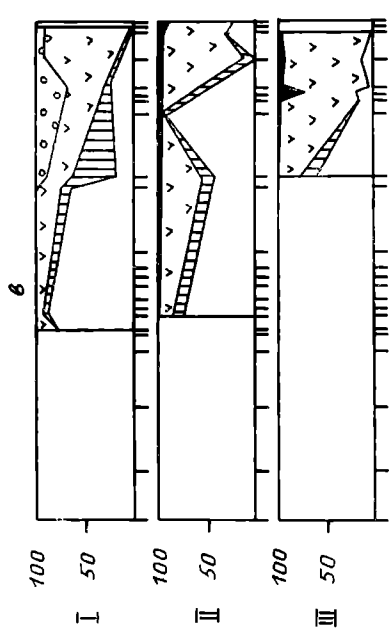


Рис. 27. Динамика соотношения численности водорослей разных систематических отделов (%) в позднелетний и осенний биологический сезоны.
а - 12-14 октября 1981 г.; б - 3-5 октября 1988 г.; в - 9-11 октября 1989 г.; г - 30 сентября - 3 октября 1991 г.; д - 7-9 октября 1992 г.; е - 16-18 октября 1980 г.; ж - 2-4 октября 1990 г.; з - 8-10 октября 1990 г. Остальные обозначения те же, что и на рис. 14, 25.



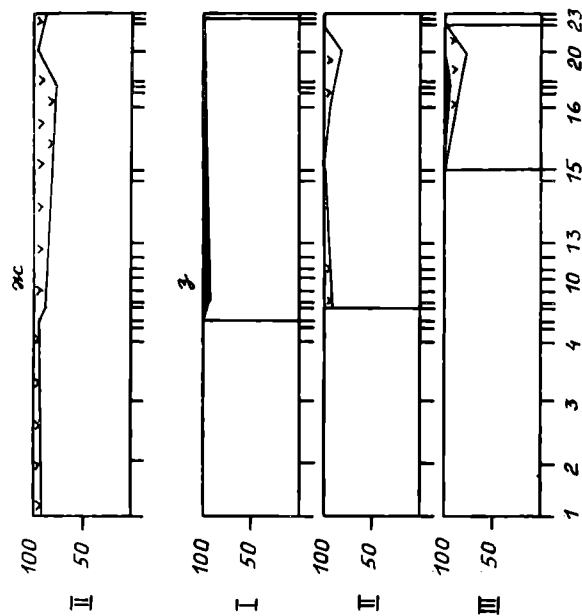
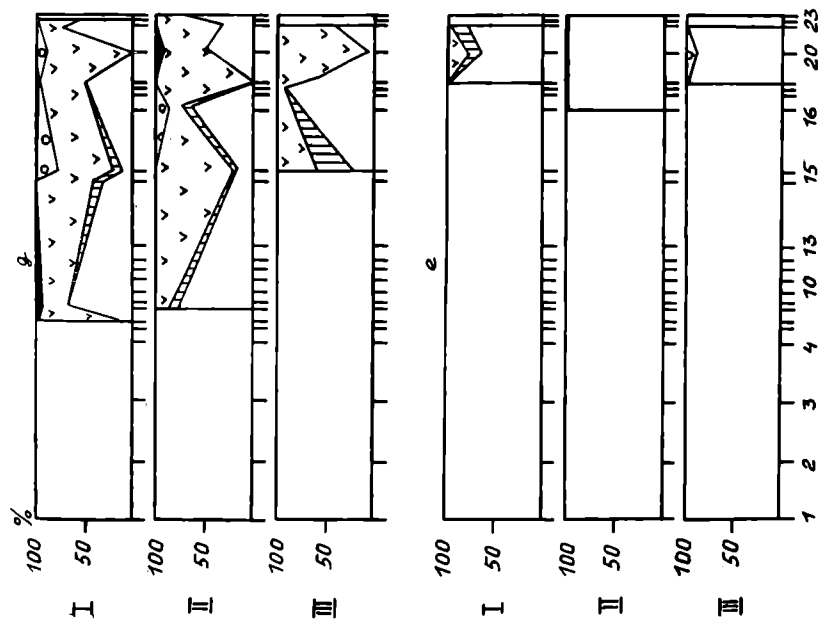


Рис. 28. Динамика соотношения между биомассой водорослей разных систематических отделов (%) в осенний биологический сезон.

Обозначения те же, что и на рис. 14, 27.

Т а б л и ц а 25

Состав и средняя биомасса (г/м³) преобладающих видов
фитопланктона в осенний сезон

Дата, год	Район					
	речной			озерный		
Позднее лето - ранняя осень						
12-14. X 1981	-			St. bin.	0,5; Aphan.	0,3
3-5. X 1988	Aphan.	1,4; St. bin.	0,7	St. bin.	1,8; Aphan.	1,5
	M. var.	0,1		M. var.	0,6; A. isl.	0,5
9-11. X 1989	St. bin.	0,8; A. isl.	0,2	Aphan.	1,7; A. isl.	0,6
	Aphan.	0,2		St. bin.	0,2	
30. IX-3. X 1991	Aphan.	2,6; A. isl.	0,1	A. isl.	5,1; Aphan.	1,8
				St. bin.	0,9; M. var.	0,2
				A. amb.	0,1	
7-9. X 1992	Mic. aer.	0,2; A. isl.	0,1	A. isl.	1,1; Aphan.	0,5
	Aphan.	0,1		St. bin.	0,1	
Осень						
16-18. X 1980	-			St. bin.	3,3; M. var.	0,7
				Aphan.	0,1	
2-4. X 1990	A. isl.	3,9; Aphan.	0,3	A. isl.	3,7; Aphan.	0,3
	M. var.	0,1				
8-10. X 1990	A. isl.	7,4; St. bin.	0,2	A. isl.	8,8; St. bin.	0,4
	Aphan.	0,2; St. hant.	0,1	Aphan.	0,3	
	M. var.	0,1				

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

Возрастание обилия диатомовых водорослей (средняя по районам численность составляла 32-42% общей, биомасса - 93-94,3%) произошло на фоне постепенного выпадения синезеленых из планктона (со-

ответственно, 50-62 и 5-5,6%), фитоценотическая роль зеленых невелика (рис. 27 и 28).

Таким образом, протекание сезонных изменений фитоценотической структуры планктона и обилия водорослей в нем с конца 60-х годов, по-видимому, остается неизменным. По-прежнему развитие водорослей в водоеме остается трехвершинным (рис. 29-34). Величина пиков и участие в их формировании различных групп водорослей в разные годы были неодинаковыми, но, как правило, летний подъем численности водорослей за счет преобладания синезеленых превышал весенний и осенний. В предплотинном участке озерного района водоема он развивался в разные годы в период с июля по сентябрь, но чаще всего регистрировался в августе - начале сентября. Весенние и осенние пики численности, как правило, были ниже, чем летние, в некоторые годы не регистрировались вовсе. Трехвершинный характер сезонных изменений обилия лучше прослеживается по биомассе водорослей, чем по их численности. Обычно летний подъем биомассы фитопланктона за счет синезеленых водорослей был выше весеннего и осеннего, но в более холодные и многоводные годы, например в 1990 г., весенние и осенние подъемы обилия фитопланктона за счет диатомовых превысили летнее его содержание (рис. 29, В). Довольно стабильно соотношение водорослей разных отделов в сложении численности и биомассы сообществ, но в последние годы имеющегося ряда наблюдений заметнее стало участие в формировании количественных показателей фитоценозов криптофитовых водорослей, особенно в период поздней весны и раннего лета.

По-прежнему основу комплекса доминирующих видов фитопланктона создают центрические диатомовые родов *Aulacosira* и *Stephanodiscus*, но роль последних несколько снизилась в сравнении с концом 60-х - серединой 70-х годов. Значение синезеленых (*Aphanizomenon*, *Microcystis*) в трофодинамике водохранилища, как и раньше, высоко. В последние годы (особенно в 1988-1992 гг.) их участие в речном районе водохранилища составляло 21,8%, а в озерном - 34,1% от средней за вегетационный период биомассы фитопланктона. Для диатомей эти показатели достигали, соответственно, 73,5 и 61,6%.

Сезонность появления и исчезновения преобладающих видов в фитопланктоне (табл. 26) в 80-х - начале 90-х годов, по-видимому, оставалась довольно стабильной. Состав доминантов, характерных для отдельных сезонов, из года в год повторяется с небольшими вариациями при варьирующих гидроклиматических условиях. Резкие колебания обилия фитопланктона с поздней весны до осени определяют

ся гетерогенностью условий существования водорослей в планктоне в этот период. Признаками снижения устойчивости сообществ в водохранилище, в сравнении с речными условиями, являются заметные различия максимальных и средних за вегетационный период величин биомассы фитопланктона (в 3,3–9,5 раз). Возрастание размаха этих показателей в ходе сезонных перестроек структуры сообществ является следствием прогрессирующего евтрофирования и приводит к снижению их устойчивости, отражая закономерность реакции альгоценозов на нестабильность среды обитания. Указанные характеристики состояния планктонных сообществ для водохранилищ (если судить по Горьковскому) в 2 с лишним раза выше, чем для озер различного трофического статуса от олиготрофных до высокoeвтрофных (Трифенова, 1994). Водохранилища, в которых природные факторы, определяющие специфику состава и обилия фитопланктона, сочетаются с антропогенными (регулирование стока, влияние сточных вод и прочее) как тип водных экосистем менее стабильны, чем озера.

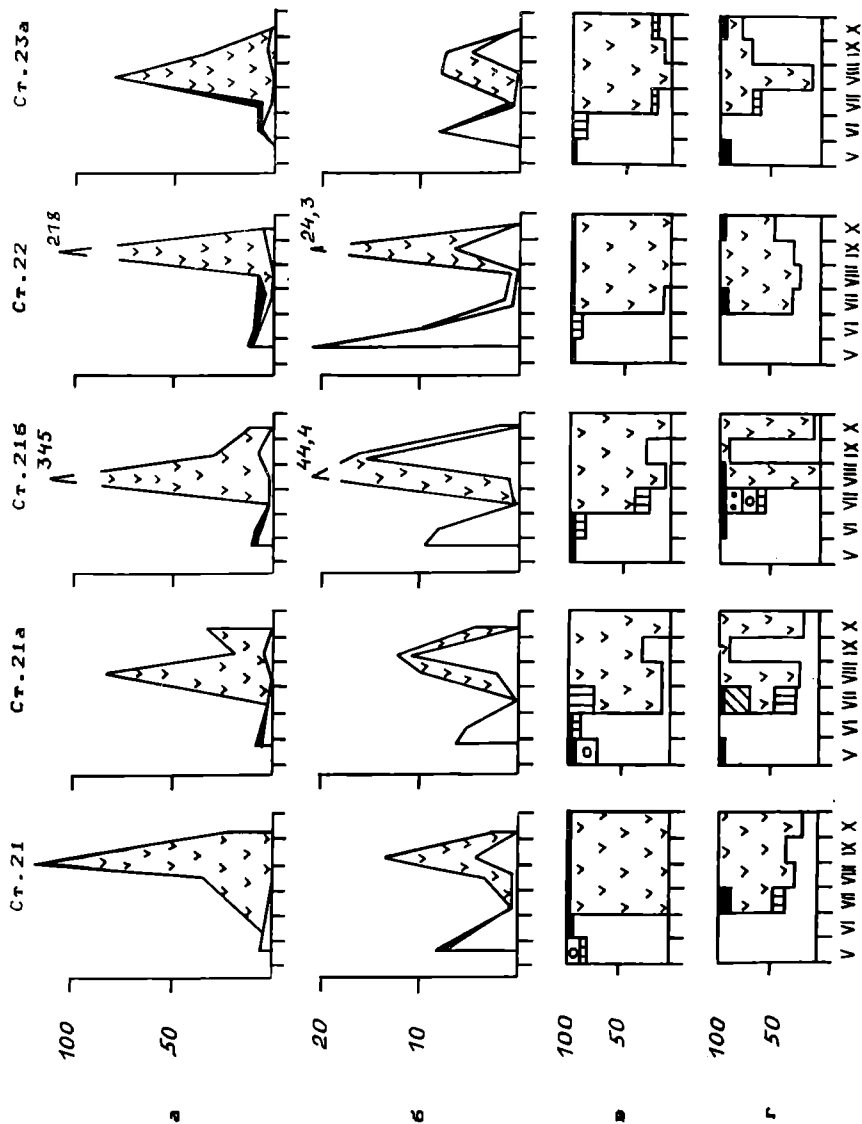
Продукционные характеристики фитопланктона

Создание автохтонного органического вещества в водоеме происходит в результате фотосинтетической деятельности водорослей, высших растений, а также бактериального хемосинтеза. Однако основной фонд первичной продукции в большинстве крупных озер и водохранилищ создается за счет фотосинтеза фитопланктона. Изучение первичной продукции фитопланктона Горьковского водохранилища проводилось на незначительном числе станций во время экспедиций ИБВВ РАН по водохранилищам Волжского каскада в 1957, 1959, 1965, 1969–1970 и 1974 гг. Кроме того, в первый год его существования, затем в 1967 г. и 70-х годах разными авторами наблюдения проводились в нижней озеровидной части водоема. Наши исследования относятся к 1988–1992 гг. и охватывают всю акваторию. Они дают воз-

Рис. 29. Сезонная динамика численности и биомассы фитопланктона предплотинного участка водохранилища в 1988–1992 гг.

А – 1988 г., Б – 1989 г., В – 1990 г., Г – 1991 г., Д – 1992 г.; а – численность (млн кл./л), б – биомасса (г/м³), в, г – соотношение водорослей разных систематических групп (соответственно % от общей численности и общей биомассы фитопланктона). Остальные обозначения те же, что и на рис. 14.

A



Б

Ст. 21

Ст. 21а

Ст. 21б

Ст. 22

Ст. 23а

375
178

100

50

а

214

38,7

20

10

б

100

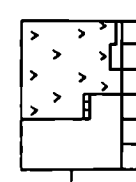
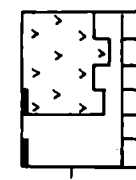
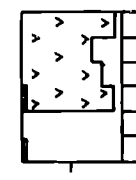
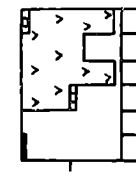
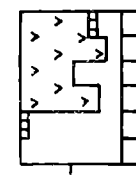
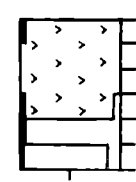
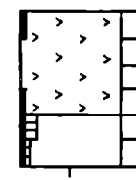
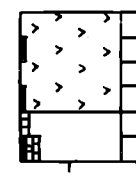
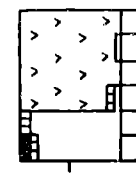
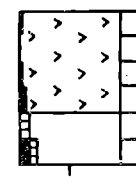
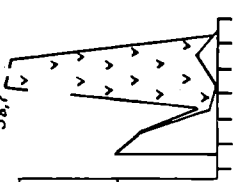
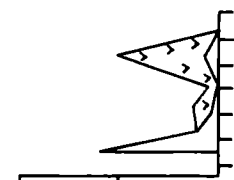
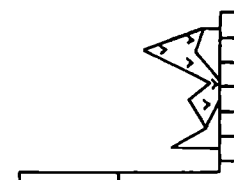
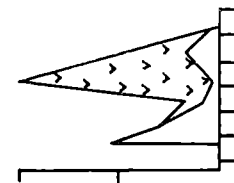
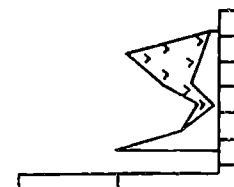
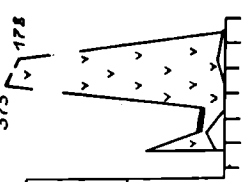
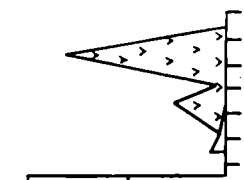
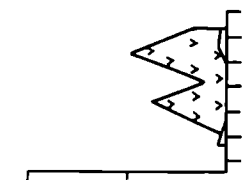
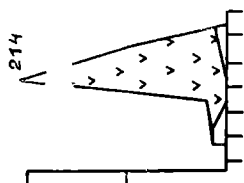
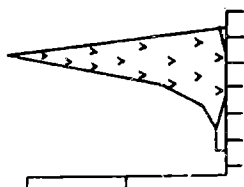
50

в

100

50

г



V VI VII VIII IX X

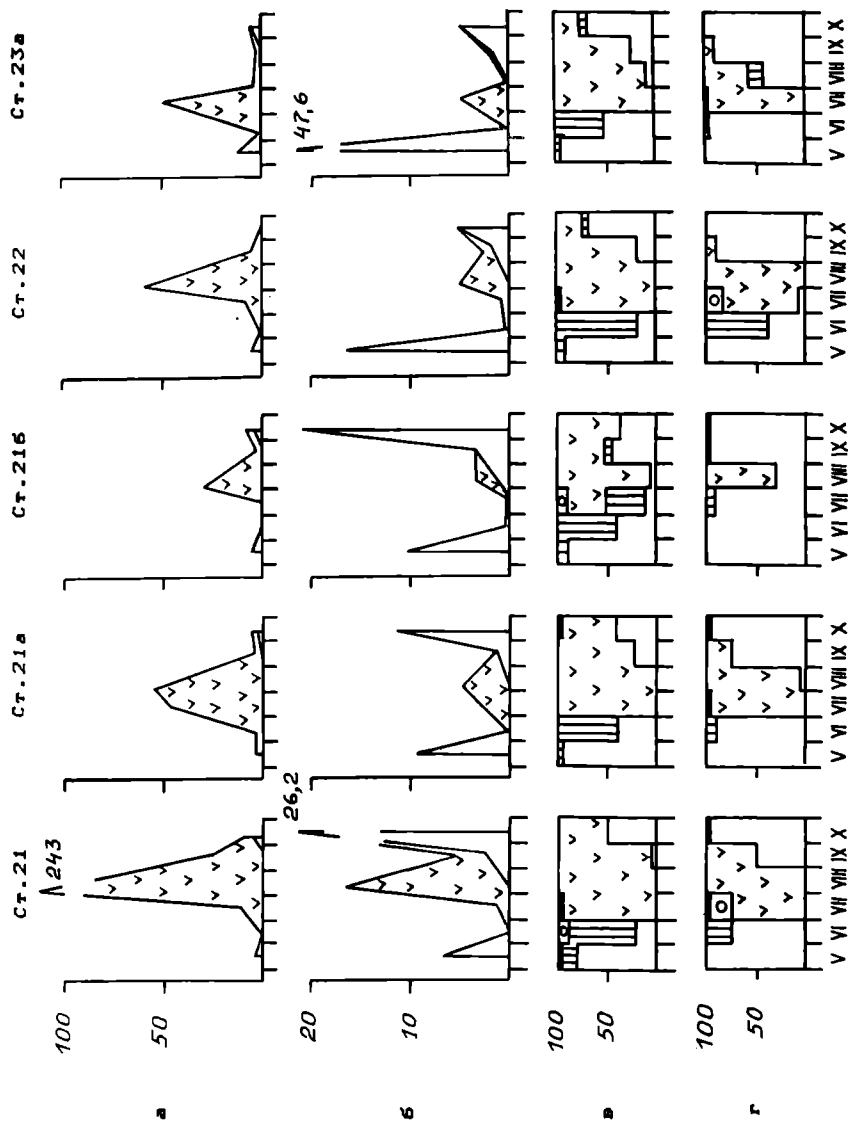
V VI VII VIII IX X

V VI VII VIII IX X

V VI VII VIII IX X

V VI VII VIII IX X

B



Г

Ст. 21

162

Ст. 21а

Ст. 21б

Ст. 22

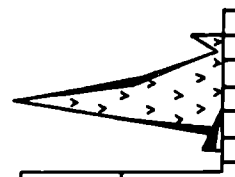
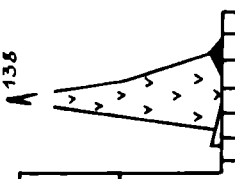
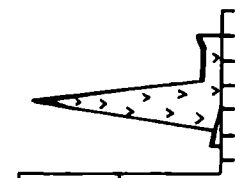
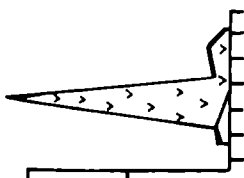
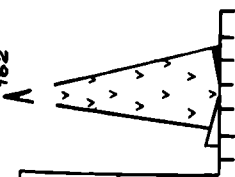
136

Ст. 23а

100

50

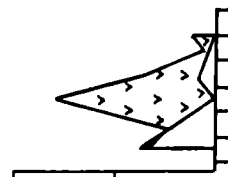
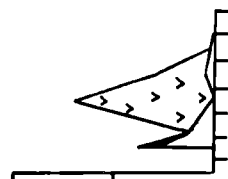
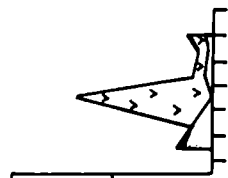
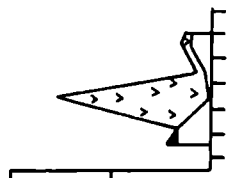
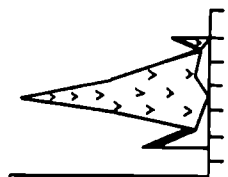
а



20

10

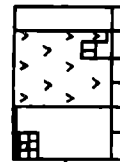
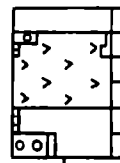
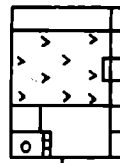
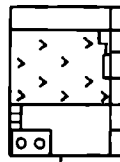
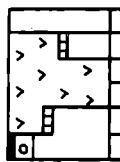
б



100

50

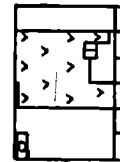
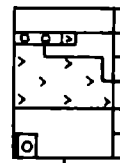
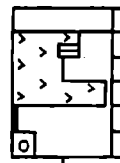
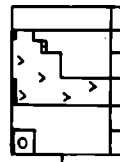
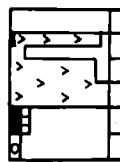
а



100

50

б



V VI VII VIII IX X

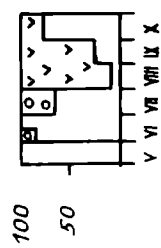
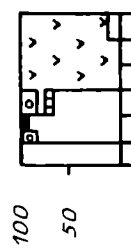
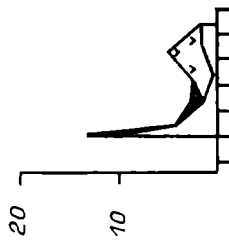
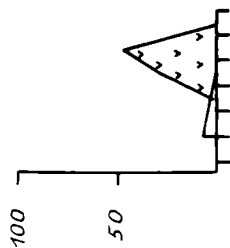
V VI VII VIII IX X

V VI VII VIII IX X

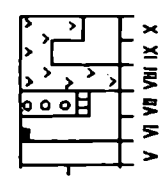
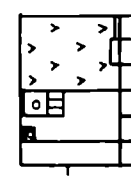
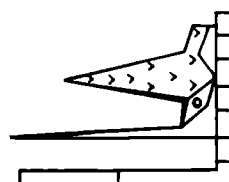
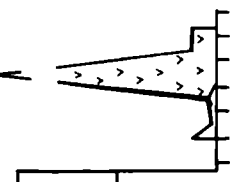
V VI VII VIII IX X

V VI VII VIII IX X

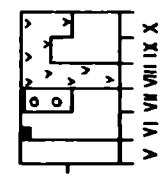
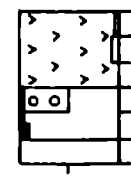
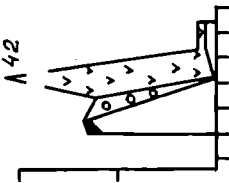
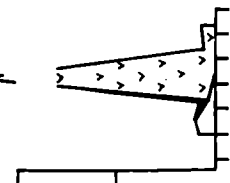
Ст. 21



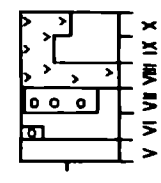
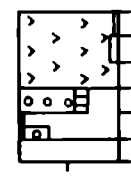
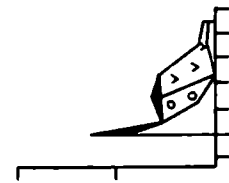
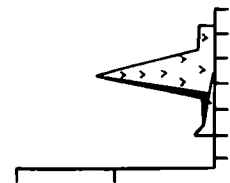
Ст. 21а



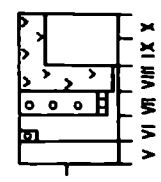
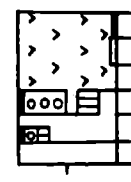
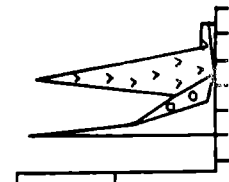
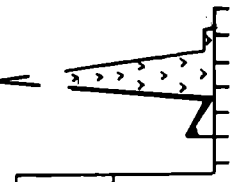
Ст. 21б



Ст. 22



Ст. 23а



Т а б л и ц а 26

Обобщенная схема сезонной сукцессии состава фитопланктона Горьковского водохранилища

Зима	Весна		Лето			Осень
	ранняя	поздняя	раннее	середина	позднее	
1	2	3	4	5	6	7
Aulacosira islandica, A. ambigua, Stephanodiscus bindera- cus hantzshii	Aulacosira islandica, Stephanodiscus bindera- cus hantzshii, Dia- toma tenuis, A. ambigua, Asterionella formosa, Melosira vari- ans, S. minu- tulus, A. su- barctica, Sy- ndra acus	Aulacosira islandica, Stephanodiscus hantz- schii, Aste- rionella for- mosa, S. bin- deranus, A. ambigua, Asterionella formosa, Melosira vari- ans, S. minu- tulus, A. su- barctica, Sy- ndra acus	Aulacosira ambigua, Cryptomonas sp.sp., Sce- letonema sub- salsum, Ste- phanodiscus hantzschii, S. agassizen- sis, Chlamy- domonas sp., Pandori- binderanus, na morum, Mi- croptomonas crocystis ae- ruginosa, baena sp.sp.,	Aphanizomenon flos-aquae, Microcystis aeruginosa, Aulacosira granulata, M. sira islandi- ca, Melosira varians, Micro- cystis aeruginosa, A.	Aphanizomenon flos-aquae, Stephanodiscus bindera- cus hantzschii	Aulacosira islandica, Aphanizomenon flos-aquae, Melosira varians, Micro- cystis aeruginosa, A.

Т а б л и ц а 26 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7
		Stephanodis-	Anabaena	Asterionella		
		cus sp.sp.,	flos-aquae,	formosa, S.		
		Melosira va-	A. granulata,	hantzschii,		
		rians, Syned-	S. bindera-	M. viridis		
		ra acus, A.	nus, A. is-			
		subarctica,	landica			
		Sceletonema				
		subsalsum				

возможность получить современные представления о состоянии автотрофного звена и масштабах первичного продуцирования в экосистеме Горьковского водохранилища, а также проследить эволюцию его трофического состояния.

Пигменты фитопланктона. В современных продукционных исследованиях традиционно рассматриваются пигментные характеристики фитопланктона. Содержание основного пигмента зеленых растений - хлорофилла "а" служит показателем обилия и продукционных возможностей планктонных водорослей и используется в оценке трофического статуса водоема. Растительные пигменты определяются инструментально и дают емкую и объективную информацию о пространственном распределении и состоянии альгоценозов, формировании в водоеме зон с различной продуктивностью.

На всех исследованных участках водохранилища содержание хлорофилла изменялось в широких пределах - от 3 до 88 мкг/л, при наиболее часто встречаемых 10-20 мкг/л - и достигало своих максимальных значений и наибольшего диапазона величин в августе, в период летнего пика в сезонном развитии фитопланктона (табл. 27, рис. 30). Рассматривая динамику пигментов в толще воды, необходимо отметить довольно тесную связь их содержания с температурными условиями в водоеме. Наблюдения весеннего сезона были выполнены в диапазоне температур 8,7-12,8°С (средние для водоема). К сожалению, они не охватили начальных этапов прогревания водной массы, а относились лишь к завершающей стадии развития весенних альгоценозов. Содержание хлорофилла в пределах исследованных участков в это время изменялось в 2-4 раза, самые высокие из полученных величин (13-18 мкг/л) были ниже, чем показатели, зарегистрированные в период весеннего максимума в Рыбинском водохранилище (Минеева, 1987), где они достигали 20-30 мкг/л. В июне в Рыбинском водохранилище обычно происходит сезонная смена сообществ, во время которой отмечается снижение показателей обилия фитопланктона (так называемый "период чистой воды"). Вероятно, именно эта стадия в развитии фитопланктона и происходила в период наших наблюдений в Горьковском водохранилище при температуре воды около 16°С: содержание хлорофилла в это время сократилось, а минимальные (4-6 мкг/л) и максимальные (6-18 мкг/л) концентрации различались незначительно.

В середине летнего сезона в водохранилище отмечены самые высокие концентрации хлорофилла, достигающие 60-88 мкг/л. Они сопоставимы с содержанием пигмента в Рыбинском водохранилище и сви-

Т а б л и ц а 27

Содержание хлорофилла "а" в водохранилище

Год	Дата	Участок	Число стан- ций	Темпе- ратура воды, °С	Хлорофилл, мкг/л		CV, %
					пределы	среднее	
1989	23-26 VIII	все водо- хранилище	9	18,1	15,0-60,5	33,8±3,3	29
1990	29-30 V	то же	10	11,5	2,7-13,2	6,2±1,3	66
	2-3 VIII	"-	8	18,9	4,1-47,8	17,1±3,4	56
	2-3 X	"-	9	7,5	5,3-19,5	12,5±1,3	31
1991	8-9 VI	"-	8	16,2	4,3-6,4	5,8±0,2	10
	7-9 VIII	"-	8	20,3	10,7-88,2	17,0±1,5	25
1992	14-21 V	речная часть	26	8,7	7,8-17,1	11,3±0,7	31
	28 V	ниже шлюза	12	12,6	6,7-17,6	10,6±1,0	32
	5-13 VIII	речная часть	25	20,9	7,2-80,0	26,8±3,1	58
	26 VIII	ниже шлюза	8	15,7	7,6-19,8	13,0±1,3	29
	29 X	то же	7	1,0	3,8-5,9	4,7±0,3	6
1993	5 VI	"-	9	16,0	6,3-13,6	8,9±0,8	26
	9 VIII	"-	9	19,8	3,4-40,0	9,0±3,7	124
	2-3 X	"-	14	5,3	7,4-14,6	10,5±0,6	22

детельствуют о ежегодном, несмотря на существенные межгодовые различия температурных условий, формировании летнего максимума фитопланктона. В данный период отмечен и наибольший диапазон величин, самые низкие из которых наблюдались в верховьях речного участка ниже шлюза. Этот участок, расположенный в зоне влияния Рыбинского гидроузла и промузла, характеризуется сложной гидродинамической ситуацией. Сюда поступают водные массы Волжского (через шлюзовые камеры) и Главного (через плотину ГЭС) плесов Рыбинского водохранилища. Это обуславливает высокие скорости течения и формирование разнонаправленных потоков воды. Содержание хлорофилла весной и осенью представлено такими же величинами, как и в Рыбинском водохранилище, когда в составе фитопланктона в основном развиваются диатомовые водоросли. Концентрация хлорофилла заметно снижается летом, когда, при сезонном уменьшении количества диатомовых из-за высокой скорости течения ограничено и развитие синезеленых водорослей.

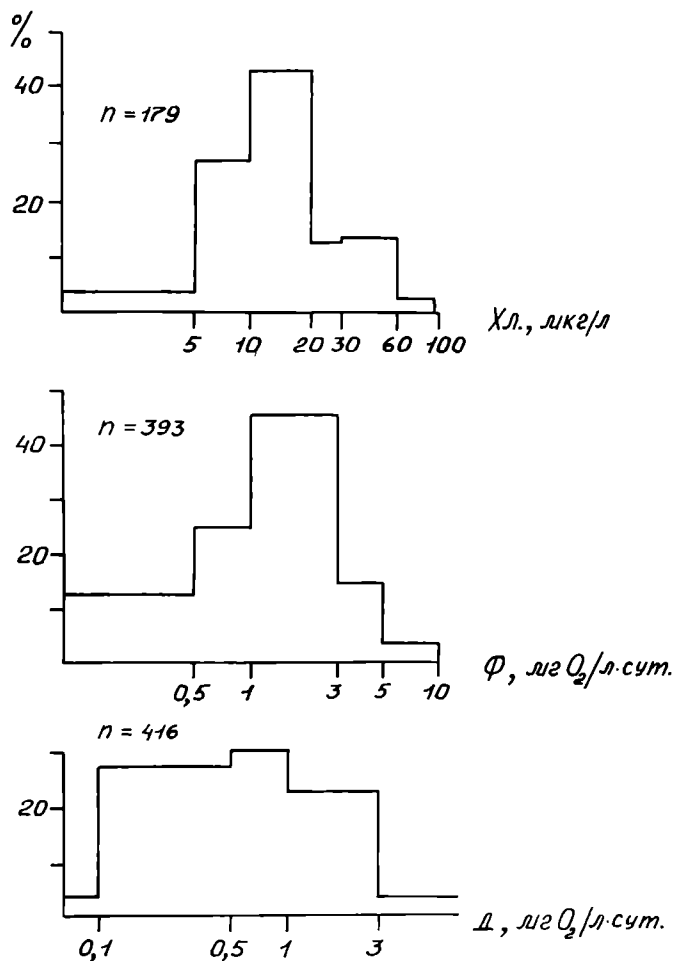


Рис. 30. Частота встречаемости концентраций хлорофилла (Хл.), интенсивности фотосинтеза (Ф) и деструкции органического вещества (Д).

Осенние концентрации хлорофилла также получены в широком температурном диапазоне (табл. 27). Они достигают 15-20 мкг/л, что связано с формированием осеннего максимума фитопланктона при температуре воды 5-7°C. Близкие величины характерны для данного периода сезонного цикла фитопланктона Рыбинского водохранилища

(Минеева, 1987).

Судя по содержанию пигментов, горизонтальное распределение фитопланктона (рис. 31) характеризуется крупномасштабной неоднородностью, особенно в период летнего максимума. Это наглядно подтверждают величины коэффициентов вариации средних концентраций, которые составляли 25-124% в разгар лета и 6-66% в остальные сезоны (табл. 27).

При анализе особенностей распределения хлорофилла по акватории водохранилища следует помнить о сезонной периодичности фитопланктона. Опыт работы на Рыбинском водохранилище показывает, что формирование сезонных пиков и депрессий в развитии фитопланктона (по содержанию хлорофилла) не всегда отмечается одновременно на всех станциях, даже в пределах одного плеса – Волжского или Главного (Минеева, 1987). Такая асинхронность может быть присуща и фитопланктону Горьковского водохранилища, которое имеет значительную протяженность, морфометрически неоднородные участки и принимает речные воды различного генезиса. Полученные данные позволяют проследить некоторые тенденции пространственного распределения фитопланктона.

Повышенные концентрации хлорофилла (рис. 31), как правило, отмечаются на станциях, расположенных вблизи городов, в том числе промышленных центров – Рыбинска, Ярославля, Костромы, Кинешмы (разрезы 1, 3, 6, 7, 15), а также ниже поступления подогретых вод Костромской ГРЭС (11). Можно предположить, что формирование зон с высоким содержанием хлорофилла (зон повышенной продуктивности) связано с антропогенным воздействием. Содержание хлорофилла в верхней части зависит от непосредственного влияния Рыбинского водохранилища и определяется обилием фитопланктона этого водоема. Лишь в те периоды, когда в Рыбинском водохранилище в массе развиваются синезеленые водоросли, наблюдается значительное снижение концентраций пигмента на станциях, расположенных ниже Рыбинского гидроузла. Увеличение концентраций хлорофилла часто происходит и в озеровидном приплотинном расширении, что может быть результатом как замедления скорости течения, так и поступления водных масс притоков – рек Елнати, Немды, Унжи.

Существенное влияние на горизонтальное распределение фитопланктона оказывают гидродинамические условия и морфометрические особенности участков. К такому заключению приводит картина распределения хлорофилла на поперечных разрезах в речной части (рис. 31). Различия между его концентрациями на правобережной и левобе-

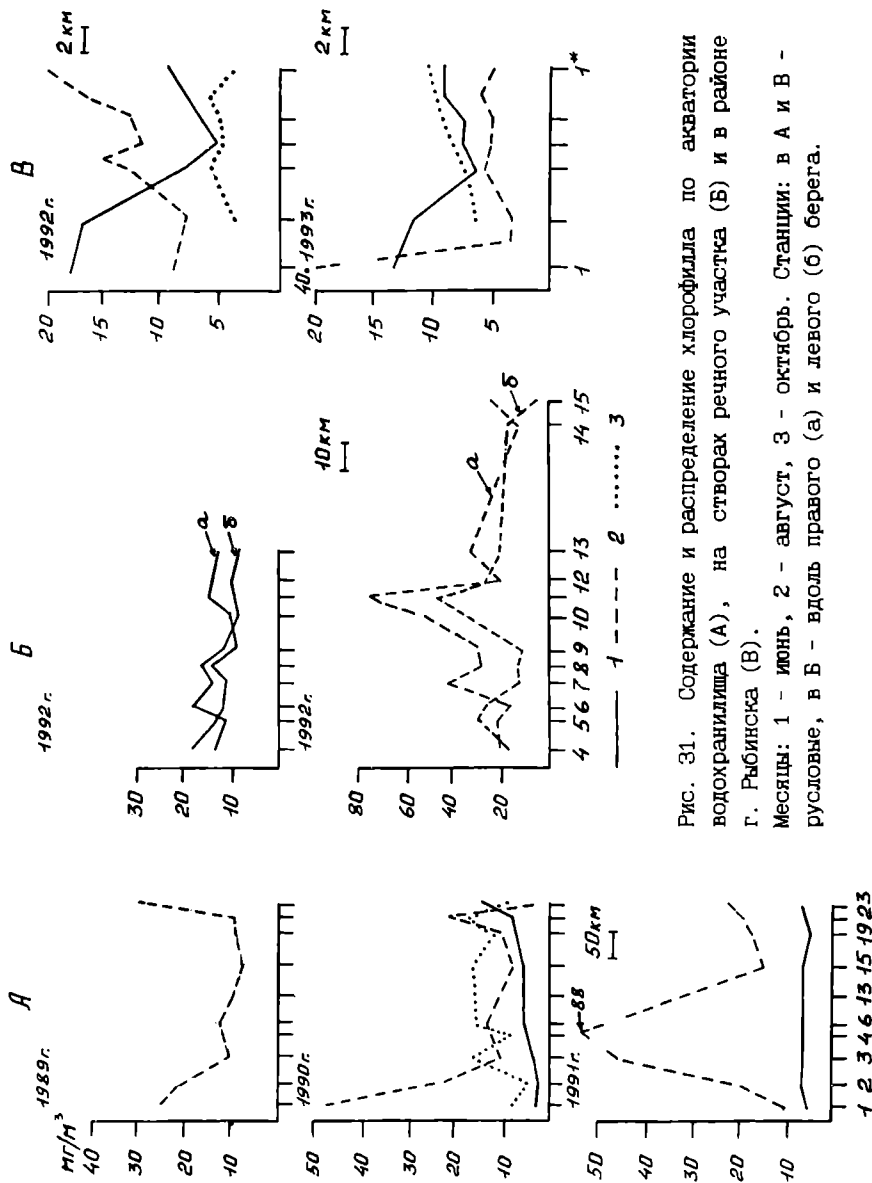


Рис. 31. Содержание и распределение хлорофилла по акватории водохранилища (А), на створах речного участка (Б) и в районе г. Рыбинска (В).
Месяцы: 1 — июнь, 2 — август, 3 — октябрь. Станции: в А и В — русловые, в Б — вдоль правого (а) и левого (б) берега.

режной станциях одного разреза составляли на разных участках водохранилища 20-70% в мае 1992 г. и увеличились до 3,5 раз в августе.

Распределение водорослей по вертикали, по-видимому, довольно однородное, так как для всего водоема различия между концентрациями хлорофилла в верхнем 2-метровом слое и во всем столбе воды – от поверхности до дна – незначительны (табл. 28). На отдельных станциях эти различия не превышали 10-30% весной и осенью, но возрастали до 80-90% в разгар лета при вегетации синезеленых водорослей, которые в силу своих физиологических особенностей в это время поднимаются к поверхности воды. Следует особо отметить случаи снижения концентраций хлорофилла в евфотной зоне в сравнении с тотальной пробой, наблюдаемые также в других водохранилищах Волжского каскада (Минеева, 1995).

Т а б л и ц а 28

Распределение содержания хлорофилла в толще воды водохранилища

Год	Дата	Число станций	Хлорофилл, мкг/л	
			0-2 м	0 м - дно
1989	23-26.VIII	9	33,6±6,3	33,8±3,3
1990	29-30.V	10	5,9±1,2	6,2±1,3
	2-3.VIII	8	18,2±2,1	17,1±3,4
	2-3.X	9	12,3±1,3	12,5±1,3
1991	8-9.VI	8	5,4±0,3	5,8±0,2
	7-9.VIII	6	20,0±3,8	17,0±1,5
1992	14-21.V	26	11,9±0,6	11,3±0,7
	5-13.VIII	25	25,5±2,4	26,8±3,1

П р и м е ч а н и е. В 1989-1991 гг. наблюдения проводились по всей акватории водохранилища, в 1992 г. – в речной части между Костромским расширением и г. Плесом. Из расчета средних значений по данным наблюдений 7-9.VIII 1991 г. исключены где пробы отбирались только в слое 0-2 м.

Пигментный состав фитопланктона водохранилища, так же как и других водоемов, характеризуется преобладанием хлорофилла "а" в

Т а б л и ц а 29
Пигментный состав фитопланктона водохранилища

Год	Месяц	Хлорофиллы, % в общем фонде			Феопигменты,		Каротиноиды, мкгSPU/л	E ₄₈₀ /E ₆₆₄
		a	b	c	мкг/л	%		
1989	23-26. VIII	89±1	-	10±1	4,6±0,8	15±2	24,5±4,2	0,80±0,07
1990	29-30. V	58±2	17±1	25±1	2,8±0,3	36±4	7,6±0,7	1,33±0,06
	2-3. VIII	82±2	4±2	14±2	2,7±0,5	17±5	15,7±2,3	1,03±0,02
1991	2-3. X	85±2	3±1	12±1	4,5±0,6	35±6	10,9±0,9	1,01±0,04
	8-9. VI	60±3	14±2	26±2	2,0±0,4	26±6	7,5±0,3	1,45±0,06
1992	7-9. VIII	82±2	4±1	14±1	3,2±0,5	19±4	23,8±5,3	1,0 ±0,06
	14-21. V	85±1	3±1	14±1	3,9±0,2	28±1	9,9±0,3	0,98±0,02
	5-13. VIII	92±1	2±0,4	8±1	5,5±0,6	21±2	24,0±2,0	1,05±0,02

общем фонде зеленых пигментов (табл. 29). Его доля несколько снижается в конце мая – начале июня и возрастает в августе. В первом случае отмечается максимальное содержание дополнительных хлорофиллов – хлорофилла "b", содержащегося в клетках зеленых водорослей, и хлорофилла "c", присущего диатомовым, динофитовым и криптофитовым, что может быть связано с возрастанием их доли в составе фитопланктона. В остальные сроки содержание дополнительных пигментов ниже и достаточно стабильно.

Содержание продуктов распада хлорофилла – феопигментов типично для пресных вод (Бульон, 1983), их относительное количество (15-36% от суммы с хлорофиллом "a" в среднем для водоема; табл. 29) представлено такими же величинами, как и в других водохранилищах каскада (Минеева, 1995). Концентрации хлорофилла "a" (Хл.) и феопигментов (Ф) изменяются параллельно, коэффициент корреляции (в скобках) между ними, по данным, полученным в разных рейсах, чаще достаточно высок:

1990 г.	VI	$\Phi = 1,42 + 0,23\text{Хл.}$	(0,58)
	VIII	$\Phi = 0,29 + 0,14\text{Хл.}$	(0,75)
	X	$\Phi = 1,63 + 0,23\text{Хл.}$	(0,49)
1991 г.	VI	$\Phi = 6,58 - 0,80\text{Хл.}$	(-0,39)
	VIII	$\Phi = 1,99 + 0,05\text{Хл.}$	(0,55)
1992 г.	V	$\Phi = 0,66 + 0,28\text{Хл.}$	(0,64)
	VIII	$\Phi = 3,32 + 0,08\text{Хл.}$	(0,29)

Такая связь подтверждает, что одним из основных источников феопигментов служит сестон, в том числе клетки водорослей. Лишь в июне 1991г. на фоне раннелетнего спада в развитии фитопланктона эта связь была отрицательной. Источником феопигментов в данный период могли служить фекалии растительноядного зоопланктона, который, как показано на примере Рыбинского водохранилища (Пырина, Сигарева, 1986), формирует в это время свой максимум (Ривьер и др., 1982). Количественное выражение связи "хлорофилл-феопигменты", по-видимому, в определенной мере зависит от состава фитопланктона, так как величины углового коэффициента в уравнениях регрессии резко снижаются в августе при развитии синезеленых водорослей.

Синхронно с хлорофиллом (Хл.) при более высоких коэффициентах корреляции (в скобках) изменяются и растительные каротиноиды (К):

1990 г.	VI	$K = 2,85 + 0,78Xл.$	(0,91)
	VIII	$K = 1,72 + 0,79Xл.$	(0,99)
	X	$K = 2,46 + 0,69Xл.$	(0,94)
1991 г.	VI	$K = 3,54 + 0,71Xл.$	(0,42)
	VIII	$K = -0,53 + 0,96Xл.$	(0,78)
1992 г.	V	$K = 2,99 + 0,58Xл.$	(0,85)
	VIII	$K = 1,01 + 0,90Xл.$	(0,92)

Меньшая теснота этой связи отмечалась лишь в июне 1991г. Концентрации желтых пигментов в сравнении с хлорофиллом были немного ниже, а коэффициенты регрессии в уравнениях колебались в пределах 0,58-0,96, уменьшаясь в весенний (май 1992 г.) и осенний (октябрь 1990 г.) сезоны и возрастая летом (август 1991 и 1992 гг.). Пигментное отношение E_{480}/E_{664} , которое рассматривают как показатель обеспеченности водорослей минеральным питанием и их состояния (Watson, Osborne, 1979), значительно возрастает в июньских пробах (табл. 29). Преобладание каротиноидов над хлорофиллом считается признаком ухудшения физиологического состояния фитопланктона. Кроме того, оно типично для вод с невысоким содержанием хлорофилла (Mineeva, 1995), а также может отражать преобладание гетеротрофных процессов в суммарном балансе органического вещества в водоеме (Одум, 1975).

При обсуждении пигментных характеристик фитопланктона традиционно обращают внимание на ряд экологических аспектов. Это, в первую очередь, характер связи между содержанием хлорофилла, как показателем биомассы, и биогенных элементов.

В период комплексных исследований ИБВВ РАН содержание общего азота в воде составляло 0,8-1,1 мг/л, общего фосфора - 28-168 мкг/л (табл. 30). Эти величины характерны для вод евтрофного типа (Vollenweider, 1979). В сравнении с водохранилищами Верхней Волги Горьковское отличается пониженными концентрациями общего фосфора (Былинкина, 1989). Судя по соотношению концентраций азота и фосфора (Forsberg et al., 1978), можно предположить, что фитопланктон водохранилища испытывал азотное лимитирование в августе 1990 г. (отношение общего азота и фосфора меньше 10) и фосфорное лимитирование в мае и августе 1992 г. (отношение минерального азота и фосфора больше 12)

Характер связи между содержанием хлорофилла и биогенными элементами изменяется как в течение вегетационного сезона, так и в разные годы. Это показывают коэффициенты корреляции между соде-

ржанием хлорофилла и биогенных веществ:

		n	N _{мин}	N _{общ}	P _{мин}	P _{общ}
1990 г.	VIII	5	-0,80	0,8	-	-0,56
1991 г.	VI	5	-0,51	-0,2	-	-0,49
1991 г.	VIII	5	-0,75	0,6	-0,60	-0,69
1992 г.	V	25	-0,28	-	-0,52	<0,1
1992 г.	VIII	20	0,35	-	<0,1	0,38

Чаще тесная корреляция отмечалась между хлорофиллом и азотом (как общим, так и суммой минеральных форм NO_2^- , NO_3^- , NH_4^+), реже – между хлорофиллом и фосфором. Отрицательные величины коэффициентов корреляции свидетельствуют о вероятном потреблении биогенов фитопланктоном.

Т а б л и ц а 30

Содержание общего (1) и минерального (2) азота и фосфора в водохранилище в период исследований

Период наблюдения	Азот, мг/л		Фосфор, мкг/л		N : P	
	1	2	1	2	1	2
1990. VIII	<u>0,25-0,42</u> 0,36	<u>0,82-1,11</u> 0,94	-	<u>94-117</u> 108	-	<u>7-11</u> 9
1991. VI	<u>0,28-0,52</u> 0,43	<u>0,90-1,02</u> 0,98	-	<u>60-92</u> 82	-	<u>11-15</u> 12
1991. VIII	<u>0,10-0,27</u> 0,20	<u>0,80-1,02</u> 0,94	<u>24-44</u> 35	<u>62-100</u> 82	<u>3-10</u> 6	<u>10-16</u> 12
1992. V	<u>0,41-1,04</u> 0,66	-	<u>12-35</u> 20	<u>28-131</u> 63	<u>19-65</u> 34	-
1992. VIII	<u>0,13-0,44</u> 0,31	-	<u>9-42</u> 18	<u>41-168</u> 66	<u>7-33</u> 19	-

П р и м е ч а н и е. Над чертой – пределы, под чертой – среднее, прочерк – отсутствие данных. Содержание биогенов определялось в лаборатории гидрохимии (1990-1991 гг.) и микробиологии (1992 г.) ИБВВ РАН.

Неоднократно упоминалось (Минеева, 1994; 1995; Минеева, Ра-
143

згулин, 1995), что количественное выражение зависимости между содержанием хлорофилла и биогенных элементов в водохранилищах отличается от аналогичных показателей для озер (Nicholls, Dillon, 1978). Для Горьковского водохранилища соотношение между содержанием хлорофилла и биогенами лучше всего описывается линейными уравнениями, хотя коэффициенты корреляции в них невысоки. По данным, полученным летом 1990–1991 гг. они имеют вид:

$$\begin{aligned}\text{Хл.} &= 27,8 - 0,14 P_{\text{обц}} \quad (n = 15, r = -0,21) \\ \text{Хл.} &= -36,4 + 54,3 N_{\text{обц}} \quad (n = 15, r = 0,42),\end{aligned}$$

в мае и августе 1992 г.:

$$\text{Хл.} = 11,1 + 0,13 P_{\text{обц}} \quad (n = 51, r = 0,24)$$

Представленное в логарифмической форме, уравнение зависимости "хлорофилл - общий фосфор" существенно отличается от классического уравнения Дилона-Риглера:

$$\begin{aligned}\ln \text{Хл.} &= 3,64 - 0,26 \ln P_{\text{обц}} \quad (\text{наши данные}) \\ \ln \text{Хл.} &= -2,61 + 1,45 \ln P_{\text{обц}} \quad (\text{Dillon, Rigler, 1974}).\end{aligned}$$

Напомним, что более низкие угловые коэффициенты в аналогичном уравнении получены и по данным наблюдений в других водохранилищах Волжского каскада (Минеева, 1995), в частности в Чебоксарском:

$$\ln \text{Хл.} = -0,59 + 0,60 \ln P_{\text{обц}} \quad (\text{Минеева, 1994}).$$

При среднем для водохранилища содержании общего фосфора 63–108 мкг/л (табл. 30) средние концентрации хлорофилла, рассчитанные по уравнению Дилона-Риглера, составляют 30–65 мкг/л, что значительно выше измеренных (табл. 27). Рассчитанные же для среднего содержания общего азота 0,94–0,98 мг/л по уравнению

$$\lg \text{Хл.} = 1,31 + 0,83 \lg N_{\text{обц}} \quad (\text{Hoyer, Jones, 1983}),$$

они в меньшей степени отличаются от фактических и составляют около 20 мкг/л. Можно предположить, что развитие фитопланктона в водохранилище лимитируется фосфором, значительная часть которого

недоступна для водорослей.

Известно, что теснота и характер связи между хлорофиллом и биогенными элементами зависят от действия многих факторов среды, в том числе от пресса зоопланктона, светового режима, динамики водных масс (Pridmore et al., 1985). Коэффициент множественной корреляции между хлорофиллом, общим азотом и общим фосфором, по данным 1990-1991 гг., составил 0,48, а при вводе в модель величины прозрачности увеличился до 0,54. Относительно низкая величина и этого коэффициента означает, что с содержанием биогенных веществ, а также с биогенами и прозрачностью воды связана лишь невысокая доля изменчивости содержания (23 и 29% соответственно), и предполагает существенное влияние других факторов. Имеющиеся в литературе сведения (Экология фитопланктона., 1989; Минеева, 1994; 1995; Litvinov, Mineeva, 1994) позволяют считать, что развитие фитопланктона в водохранилищах р. Волги контролируется прозрачностью и (в конкретные периоды наших наблюдений) повышенной водностью. Последнее было продемонстрировано при анализе многолетних данных для Рыбинского водохранилища (Минеева, 1987).

Характер связи хлорофилла с прозрачностью воды отражает особенности формирования подводного светового режима и роль фитопланктона в поглощении и рассеянии световой энергии в водной толще. Изучение этого вопроса принципиально важно, так как именно световые условия определяют глубину распространения процессов фотосинтеза или, другими словами, масштабы новообразования органического вещества в водоеме. Особенности гидрооптического режима характеризуют такие взаимосвязанные показатели, как прозрачность и цветность воды, первый из которых зависит также от содержания минеральной и биогенной взвеси.

Прозрачность воды в Горьковском водохранилище тесно связана с содержанием взвешенного вещества, но мало зависит от содержания хлорофилла. Существенная роль в формировании гидрооптических условий принадлежит также цветности, повышенные величины которой связаны с присутствием гуминовых и фульвокислот. По мере введения в расчет новых переменных корреляция усиливается: взвешенное вещество определяет 59% вариации прозрачности, общая взвесь и хлорофилл – 64%, взвесь, хлорофилл и цветность – 84%. Ниже приводятся коэффициенты корреляции разных показателей условий формирования светового поля в водохранилище по данным наблюдений в августе 1991 г.:

взвесь - хлорофилл	0,20
прозрачность - хлорофилл	0,03
прозрачность - взвесь	-0,78
прозрачность - (хлорофилл + взвесь)	0,80
прозрачность - (хлорофилл + взвесь + цветность)	0,92

Оценить долю фитопланктона во взвешенном веществе можно косвенным путем. Для этого, например, рассчитывают гипотетическую прозрачность (Z_p), обусловленную только наличием фотосинтезирующих организмов (Хл. - концентрация хлорофилла) по формуле (Измествева и др., 1990): $Z_p = 5,7 \text{Хл.}^{-0,44}$, и полученную величину сравнивают с прозрачностью, измеренной по диску Секки (Z). Отношение Z/Z_p приближается к единице, если в составе взвешенного вещества преобладает фитопланктон, и снижается при преобладании терригенной взвеси. Для Горьковского водохранилища это отношение изменялось от 0,28 до 1 (минимальное - в июне и октябре, максимальное - в августе). Ниже приведены средние для водохранилища величины этого отношения в разные сроки наблюдений:

1989 г.	1990 г.	1990 г.	1990 г.	1991 г.	1991 г.
август	июнь	август	октябрь	июнь	август
0,69±0,08	0,42±0,03	0,65±0,06	0,32±0,03	0,40±0,02	0,77±0,14

Изменение отношения Z/Z_p наглядно демонстрирует увеличение доли фитопланктона в составе взвешенного вещества в период летнего максимума. Согласно фактическим данным (август 1991 г.), содержание хлорофилла во взвешенном веществе изменялось от 0,11 до 1,1% (при среднем 0,39%), и было более высоким, чем в других водохранилищах каскада, где оно варьировало от 0,14 до 0,25% (средние величины).

Содержание фотосинтетических пигментов, в частности хлорофилла "а", традиционно рассматривают как характеристику трофического состояния водоема. Полученные для Горьковского водохранилища величины так же, как и содержание биогенных веществ, свидетельствуют о его принадлежности к евтрофному типу. В каскаде водохранилищ Волги оно занимает положение, близкое к другим евтрофным по содержанию хлорофилла водохранилищам - Ивановскому, Рыбинскому и Чебоксарскому (табл. 31).

Фотосинтез и деструкция органического вещества. Скорость ноб-
вообразования органического вещества в Горьковском водохранилище
146

Т а б л и ц а 31

Содержание хлорофилла "а" (мкг/л) в водохранилищах
Волжского каскада в августе 1989-1991 гг.

(по: Минеева, 1995)

Водохранилище	Максимальное	Среднее
Иваньковское	66-96	23,9-25,6
Угличское	11-32	6,3-12,2
Рыбинское	20-52	10,6-15,8
Горьковское	32-88	17,0-33,8
Чебоксарское	18-78	8,4-28,7
Куйбышевское	39-152	10,5-16,2
Саратовское	15-56	5,1-11,6
Волгоградское	11-17	6,0- 7,7

в период наших наблюдений изменялась в широком диапазоне и составила 0,3-9,3 мг O_2 /(л·сут) (табл. 32) при наиболее часто встречаемых значениях 0,5-2 (рис. 32). В единичных случаях фотосинтез не улавливался в осенних пробах. Зарегистрированные величины значительно выше полученных ранее (Сорокин и др., 1959; Сорокин, 1961; Романенко, 1967а, б; Тарасова, 1973; Баранов, 1974; Кудрявцев, 1974а, б; Лаврентьева, 1977; Шмелев, Субботина, 1983), но сопоставимы с данными, относящимися к экстремально жаркому и маловодному 1972 г. (Тарасова, 1977).

Сезонные изменения фотосинтеза, определяемые обилием фитопланктона и гидроклиматическими условиями, те же, что и в 70-х годах (Шмелев, Субботина, 1983) и выражены довольно четко (рис. 32). Самые низкие величины отмечаются осенью при ограниченном поступлении в водную толщу солнечной энергии и снижении температуры воды, максимальный фотосинтез приурочен к летним месяцам. Сезонный ход фотосинтеза в разные годы не остается неизменным. На примере более подробных съемок, выполненных в озерной части водохранилища (табл. 32), в 1988 и 1989 гг. прослеживаются весенний (май) и летний (июль) подъемы, в 1991 г. более отчетливо выражен весенний максимум, в экстремально многоводном 1990 г. сезонные изменения фотосинтеза были незначительными. По наблюдениям 70-х годов, несущественными сезонными флуктуациями фотосинтеза выделялся также холодный и многоводный 1978 г.

Т а б л и ц а 32

Фотосинтез и деструкция (A_{\max} и R , мг $O_2/(л \cdot сут)$)
органического вещества в водохранилище

Год	месяц	Речной район			Озерный район		
		A_{\max}	R	A_{\max}/R	A_{\max}	R	A_{\max}/R
1	2	3	4	5	6	7	8
1988	V	<u>0,96-3,32</u>	<u>0,64-2,24</u>		<u>0,64-4,20</u>	<u>0,32-2,24</u>	
		2,19±0,41	1,44±0,20	1,52	2,21±0,33	0,89±0,24	2,48
	VI	-	-	-	<u>0,88-1,28</u>	<u>0-1,1</u>	
					1,15±0,12	0,53±0,26	2,17
	VII	<u>0,96-5,44</u>	<u>1,28-2,88</u>		<u>0,96-4,16</u>	<u>0,64-2,88</u>	
		2,58±0,49	1,44±0,56	1,79	3,09±1,26	1,73±0,70	1,78
	VIII	-	-	-	<u>0,27-2,50</u>	<u>0-2,39</u>	
					1,14±0,49	0,80±0,61	1,42
	IX	-	-	-	<u>0,64-1,22</u>	<u>0,21-0,72</u>	
					1,02±0,23	0,48±0,20	2,12
1989	X	<u>0,32-0,96</u>	<u>0-0,84</u>		<u>0-2,24</u>	<u>0-0,64</u>	
		0,67±0,09	0,31±0,12	2,16	0,85±0,53	0,24±0,07	3,54
	V	<u>0,32-3,52</u>	<u>0-0,64</u>		<u>0,47-3,52</u>	<u>0-0,96</u>	
		1,73±0,40	0,41±0,10	4,21	1,63±0,27	0,43±0,08	3,79
	VI	-	-	-	<u>2,05-4,61</u>	<u>0,85-3,35</u>	
					3,03±0,52	2,15±0,45	1,41
	VII	<u>2,88-5,76</u>	<u>0,32-2,23</u>		<u>1,92-9,28</u>	<u>0,32-3,52</u>	
		4,57±0,31	1,23±0,23	3,71	3,97±0,55	1,47±0,28	2,70
	VIII	-	-	-	<u>0,91-2,25</u>	<u>0,70-1,70</u>	
					1,48±0,57	1,15±0,41	1,29
1990	IX	-	-	-	<u>0,46-1,21</u>	<u>0,72-1,03</u>	
					0,83±0,14	0,95±0,10	0,87
	X	<u>0,32-1,60</u>	<u>0-0,32</u>		<u>0-1,28</u>	<u>0-0,64</u>	
		0,82±0,32	0,10±0,05	8,2	0,57±0,10	0,30±0,08	1,90
	V	<u>0,64-1,92</u>	<u>0-1,28</u>		<u>0,32-3,84</u>	<u>0-0,96</u>	
		1,23±0,16	0,59±0,16	2,08	1,26±0,27	0,59±0,08	2,14
	VI	-	-	-	<u>1,30-1,98</u>	<u>0,33-1,22</u>	
					1,53±0,13	0,91±0,20	1,68
	VII	<u>1,28-2,56</u>	<u>0,32-0,96</u>		<u>0,32-2,56</u>	<u>0,32-1,92</u>	
		1,69±0,31	0,59±0,08	2,86	1,22±0,19	0,57±0,14	2,14

Т а б л и ц а 32 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
VIII	-	-	-		<u>1,0-2,25</u>	<u>0,68-1,32</u>	
					1,73±0,27	1,07±0,15	1,62
IX	-	-	-		<u>0,32-1,22</u>	<u>0,06-0,18</u>	
					0,71±0,20	0,10±0,05	7,10
1990 X	<u>0-2,88</u>	<u>0-0,32</u>			<u>0-1,60</u>	<u>0-0,64</u>	
	1,05±0,32	0,32±0,06	3,28		0,76±0,14	0,25±0,06	3,0
1991 V	<u>0,96-1,92</u>	<u>0,64-1,60</u>			<u>1,60-3,52</u>	<u>0,96-2,24</u>	
	1,51±0,16	0,96±0,13	1,57		2,68±0,15	1,52±0,12	1,76
VI	-	-	-		<u>0,80-3,28</u>	<u>0,97-2,75</u>	
					2,21±0,50	1,73±0,35	1,28
VII	<u>0,96-2,24</u>	<u>0,32-2,24</u>			<u>0,32-3,84</u>	<u>0-1,92</u>	
	1,55±0,18	0,73±0,26	2,12		1,80±0,32	0,69±0,16	2,61
VIII	-	-	-		<u>1,43-2,02</u>	<u>0-0,68</u>	
					1,74±0,20	0,28±0,18	6,21
IX	-	-	-		<u>0,04-0,24</u>	не улавл.	
					0,13±0,05		
X	<u>0-0,96</u>	<u>0-0,64</u>			<u>0-1,60</u>	<u>0-1,28</u>	
	0,60±0,12	0,28±0,08	2,14		0,69±0,15	0,40±0,08	1,72
1992 VI	<u>0,32-2,88</u>	<u>0,32-0,96</u>			<u>0-3,84</u>	<u>0-1,39</u>	
	1,78±0,34	0,73±0,16	2,44		0,94±0,32	0,47±0,17	2,0
VII	<u>0,64-5,12</u>	<u>0,32-3,52</u>			<u>1,28-8,0</u>	<u>0,32-5,76</u>	
	2,52±0,47	1,56±0,44	1,62		4,21±0,52	2,78±0,45	1,51
VIII	-	-	-		<u>1,14-4,60</u>	<u>0,96-1,98</u>	
					2,22±0,90	1,37±0,25	1,62
IX	-	-	-		<u>1,90-2,66</u>	<u>0,01</u>	
					2,27±0,20	0,01	
1992 X	<u>0,32-0,96</u>	<u>0-0,32</u>			<u>0,32-1,92</u>	<u>0-1,60</u>	
	0,60±0,12	0,13±0,05	4,61		0,64±0,13	0,43±0,20	1,49

П р и м е ч а н и е. Над чертой - пределы, под чертой - среднее, отношение A_{\max}/R рассчитано по средним значениям.

При анализе средних величин, полученных в измерениях на речном и озерном участках водоема, выявлена корреляция фотосинтеза с температурой воды (1) и прозрачностью (2):

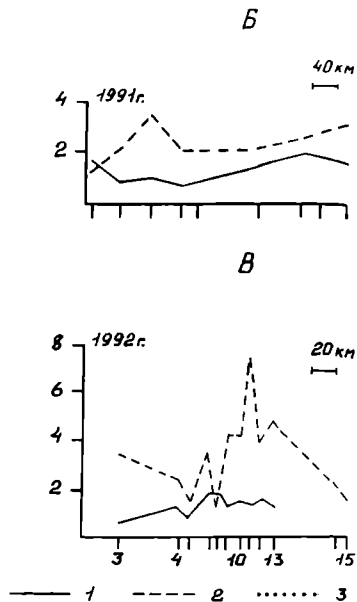
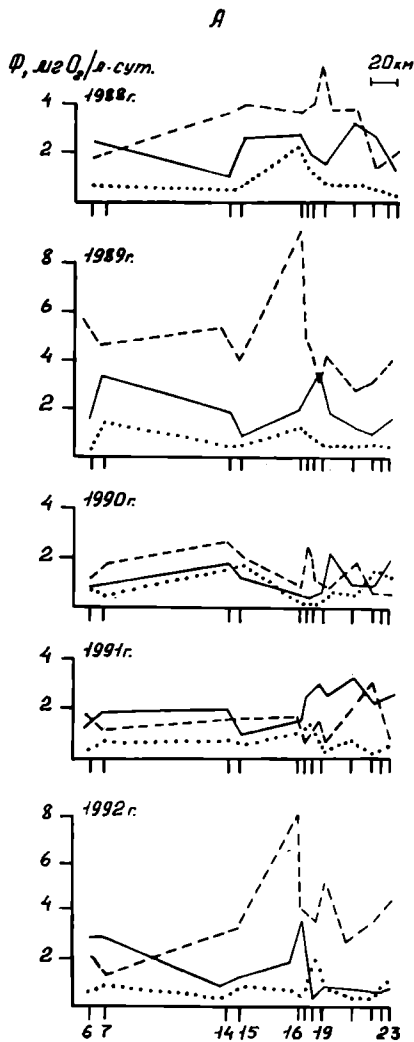


Рис. 32. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в водохранилище. А - по всей акватории водохранилища в экспедициях Верхневолжского управления по гидрометеорологии

и мониторингу окружающей среды в 1989-1992 гг.; Б - то же ИБВВ РАН в 1991 г.; В - на речном участке между городами Ярославль и Кинешма в 1992 г. 1 - май и июнь; июль и август; октябрь.

Год	1	2
1988	0,61	0,28
1989	0,62	0,24
1990	0,40	0,0
1991	0,31	0,0
1992	0,74	0,23
1988-1992	0,43	0,10

Связь фотосинтеза и температуры воды отмечалась и предыдущими исследователями (Тарасова, 1977; Шмелев, Субботина, 1983). Более высокие коэффициенты корреляции получены в годы, когда регистрировался летний подъем фотосинтеза (1988, 1989 и 1992 гг.) на фоне длительного прогрева водной толщи и более интенсивного поступления солнечной энергии. В эти же годы отмечались максимальные летние (август) значения биомассы в озерной части. Более тесно эта связь (табл. 33) выражена при температуре до 10°C. Рассчитанные по уравнению регрессии величины коэффициента Q_{10} при низких температурах значительно выше, а в диапазоне температур 15-25°C сопоставимы с приводимыми в литературе: 1,1-1,2 - для фотохимических реакций фотосинтеза (Гэлстон и др., 1983) и 2-3 - для темновых (Тарчевский, 1977). По данным исследований фотосинтетической активности пресноводного фитопланктона Q_{10} изменяется от 1,2 до 2,5 (Bindloss, 1974; Терешенкова, 1983; Сигарева, 1984; Минеева, 1987). Судя по снижению Q_{10} , температурный оптимум фотосинтеза фитопланктона в Горьковском водохранилище приближается к 30°C. Это представляется вполне реальным, если ориентироваться на верхнюю температурную границу ассимиляции углекислоты у водорослей (80°C - у синезеленых и 60°C - у зеленых), а также на фотосинтетический оптимум высших растений умеренной зоны - 25-30°C (Тарчевский, 1977).

Динамика интенсивности фотосинтеза по акватории водохранилища так же, как и в предыдущие годы (Шмелев, Субботина, 1983), была менее выражена весной и четко - летом (рис. 32). Чаше повышенной фотосинтетической активностью фитопланктона характеризовались участки, расположенные в зонах влияния притоков с их своеобразным гидрохимическим и солевым составом (Шмелева, 1975), а также у крупных городов. Наиболее интенсивный фотосинтез, по данным И.В. Баранова (1974), зарегистрирован на мелководных станциях. По нашим наблюдениям, разница между минимальной и максимальной величинами на станциях одного поперечного разреза зачастую достигала

Т а б л и ц а 33

Характеристика температурной зависимости фотосинтеза (А) и деструкции (R) в водохранилище.

Интервал температуры, °C	Температурный коэффициент Q_{10}	
	фотосинтеза	деструкции
5-10	(13,4)	(50)
10-15	3,7	4,4
15-20	2,9	3,1
20-25	2,6	2,7
25-30	2,5	2,5
10-30	2,9	3,2
5-15	(12,4)	(44)
10-20	2,7	3,4
15-25	1,9	2,1
20-30	1,6	1,7
10-30	2,1	2,4

П р и м е ч а н и е. Коэффициенты Q_{10} рассчитаны по уравнениям регрессии:

$$A = (-0,658 \pm 0,212) + (0,160 \pm 0,014)t, \quad r^2 = 0,976;$$

$$R = (-0,563 \pm 0,157) + (0,096 \pm 0,011)t, \quad r^2 = 0,960.$$

2-5 раз. Изменения величин фотосинтеза по акватории водоема связаны с особенностями распределения фитопланктона и регулируются влиянием притоков, а также гидродинамическими условиями, в частности особенностями формирования течений в речных участках (Лаврентьева, 1977) и сгонно-нагонных ветровых воздействий в предплотинном расширении. Первичная продукция речной и озерной части представлена близкими величинами (табл. 32), разница между ними колеблется в пределах 10-70%, и повышенные значения (в отдельные сроки и в среднем за сезон) могут отмечаться как на том, так и на другом участке.

Деструкция органического вещества изменялась от следовых значений до 3,5-5,8 мг O_2 /(л·сут) (табл. 32). Границы чаще встречаемых величин выражены нечетко и охватывают диапазон от 0,5 до 3 мг O_2 /(л·сут) (рис. 30), довольно часто, в 16% случаев, деструкция не улавливается. Пониженные величины, как правило, приурочены

к весеннему и осеннему сезонам, а подъем - к периоду максимального прогрева водохранилища. При этом летний пик деструкции отмечается не всегда. В период наших наблюдений он отмечался по всей акватории в 1988 и 1992 гг., в 1989 г. - в озерном районе, в 1990 и 1991 гг. летний подъем деструкции (так же, как и фотосинтеза) не прослеживался. По-видимому, скорости новообразования и окисления органического вещества в эти годы были ограничены повышенной водностью (Литвинов, персональное сообщение), а не температурными условиями, которые в эти годы различались незначительно. В большинстве предыдущих работ (Марголина, 1967; 1971; Романенко, 1967б; Баранов, 1974; Кудрявцев, 1974а, б; Лаврентьева, 1977; Шмелев, Субботина, 1983) приводятся более низкие величины деструкции, лишь в 1972 г. (Тарасова, 1977) получены аналогичные нашим значения.

Коэффициент корреляции скорости деструкции с фотосинтезом (1) выше, чем с температурой воды (2):

Год	1	2
1988	0,92	0,67
1989	0,32	0,36
1990	0,79	0,29
1991	0,46	0,0
1992	0,72	0,54
1988-1992	0,51	0,31

Связь деструкции и фотосинтеза может свидетельствовать об интенсивном бактериальном потреблении свежесинтезированного органического вещества. Связь деструкции с температурой воды слабее и проявляется не всегда, достоверные коэффициенты корреляции между этими показателями получены лишь по данным 1988 и 1992 гг. Характер температурной зависимости деструкции, так же как и фотосинтеза, меняется в исследованном диапазоне температуры (табл. 33). Как следует из уравнения регрессии, деструкция практически не улавливается при температуре ниже 6°C, а рассчитанные коэффициенты Q_{10} наглядно демонстрируют, что наиболее сильно температурная зависимость деструкционных процессов проявляется при температуре до 10-15°C, которую можно рассматривать как лимитирующую. Температурный оптимум деструкции в природных условиях, по-видимому, приближается к 30°C, что совпадает с экспериментальными данными В.И. Романенко (Романенко, 1982), согласно которым оптимум бакте

риальной гетеротрофной активности летом составляет 29-30°C. Осредненные величины температурных коэффициентов показывают, что деструкция более чутко реагирует на изменения температуры среды, чем фотосинтез. Расхождения величин Q_{10} в интервале температуры 5 и 10°C связаны с процедурой расчета, существенно не меняют интерпретацию полученных результатов, хотя и предполагают возможность различной количественной оценки зависимости деструкции от температуры. По-видимому, более корректными следует считать величины, полученные для интервала 10°C, которые приближаются к литературным данным.

Интегральные величины первичной продукции и деструкции на разных станциях составили, соответственно, 0,1-8,8 и 0,1-35 г O_2 / (м²·сут) и демонстрировали те же тенденции сезонных, межгодовых и пространственных изменений, что и концентрационные характеристики этих процессов.

Соотношение фотосинтеза и деструкции в единице объема воды, как правило, выше 1 (табл. 32) и свидетельствует, что скорость новообразования органического вещества в среднем за сезон в 1,7-5,4 раза выше, чем скорость его биохимического окисления. Лишь в одном случае (сентябрь 1989 г.) фотосинтез был ниже, чем деструкция органического вещества.

Противоположная картина наблюдается по соотношению интегральных величин первичной продукции и деструкции, отражающих масштабы продукционно-деструкционных процессов в водоеме. Скорость окисления в большинстве случаев превышает скорость новообразования органического вещества в столбе воды, и баланс органического вещества в водохранилище устойчиво отрицательный (табл. 34). При этом количественное выражение баланса оказывается зависимым от разных метода расчета. В результате простого осреднения величин, полученных на всех станциях наблюдения, получается, что автохтонное органическое вещество составляет (в среднем за сезон) лишь 24-54% в общем фонде органического вещества, используемого в гетеротрофных процессах в речной части, и 14-43% - в озерной. Расчеты ΣA и ΣR с учетом соответствующих объемов водной толщи представляются более корректными. Величины деструкции с использованием этого метода значительно ниже, отношение $\Sigma A / \Sigma R$ увеличивается и в среднем за сезон (0,56-1,05) указывает на более значительную сбалансированность первичной продукции и деструкции речного участка. В озерной части водохранилища баланс органического вещества остается отрицательным (что характерно для глубоководных участков).

Т а б л и ц а 34

Интегральные величины первичной продукции (ΣA) и деструкции (ΣR) ($\text{г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) и их отношение

Год	Месяц	ΣA		ΣR		$\Sigma A/\Sigma R$	
		1	2	1	2	1	2
1	2	3	4	5	6	7	8
Речная часть							
1988	V	2,06	2,14	5,27	9,94	0,39	0,22
	VII	3,86	3,43	7,80	12,62	0,49	0,27
	X	1,22	0,91	1,14	1,81	1,07	0,50
	среднее	2,38	2,16	4,74	8,12	0,50	0,27
1989	V	2,14	1,72	1,69	3,59	1,27	0,48
	VII	4,08	3,29	4,53	8,54	0,90	0,38
	X	0,90	0,86	0,93	1,58	0,97	0,54
	среднее	2,37	1,95	2,38	5,67	0,99	0,34
1990	V	1,23	1,0	2,44	4,71	0,50	0,21
	VII	1,83	1,44	2,64	5,31	0,69	0,27
	X	1,18	0,95	1,06	2,06	1,11	0,46
	среднее	1,41	1,13	2,05	4,03	0,69	0,28
1991	V	2,16	1,27	4,10	7,14	0,53	0,18
	VII	1,97	1,80	2,52	6,04	0,48	0,30
	X	1,16	1,01	1,71	4,12	0,68	0,24
	среднее	1,76	1,36	2,78	5,77	0,63	0,24
1992	VI	2,31	2,22	2,56	3,70	0,90	0,60
	VII	4,83	3,83	9,69	23,6	0,49	0,16
	X	1,10	1,01	0,69	1,93	1,59	0,52
	среднее	2,75	2,35	4,31	9,74	0,64	0,24
Озерная часть							
1988	V	2,80	2,08	6,09	5,83	0,46	0,36
	VI	2,23	1,76	4,24	2,37	0,52	0,74
	VII	3,88	2,49	13,6	15,3	0,28	0,16
	VIII	1,81	1,19	6,28	3,25	0,29	0,37
	IX	1,92	1,35	3,76	4,81	0,51	0,28
	X	1,31	0,83	2,04	2,54	0,64	0,35
	среднее	2,32	1,62	6,0	5,68	0,39	0,28

Т а б л и ц а 34 (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
1989	V	2,60	1,26	3,12	4,80	0,83	0,26
	VI	4,95	4,55	26,3	23,1	0,19	0,20
	VII	3,54	2,30	12,9	12,2	0,28	0,19
	VIII	2,63	2,22	9,03	15,3	0,29	0,14
	IX	1,41	0,89	7,45	11,2	0,19	0,08
	X	0,87	0,55	1,80	1,88	0,48	0,29
	среднее	2,66	1,96	10,1	11,4	0,26	0,18
1990	V	2,42	1,35	4,29	5,29	0,57	0,26
	VI	2,59	2,22	7,13	11,3	0,36	0,20
	VII	1,07	1,12	3,76	4,17	0,28	0,27
	VIII	2,48	2,33	8,40	12,7	0,30	0,18
	IX	1,27	1,06	0,78	1,06	1,63	1,0
	X	2,32	1,56	2,88	2,27	0,80	0,69
	среднее	2,02	1,60	4,54	6,13	0,44	0,26
1991	V	3,69	2,90	12,3	13,2	0,30	0,22
	VI	4,02	3,03	13,6	18,5	0,30	0,16
	VII	3,01	2,05	6,04	7,76	0,50	0,26
	VIII	3,75	2,95	2,98	3,24	1,26	0,91
	XI	0,24	0,19	не улавл.		-	-
	X	0,91	0,36	2,27	2,63	0,40	0,14
	среднее	2,60	1,91	6,19	7,55	0,42	0,25
1992	VI	1,16	0,64	3,76	4,41	0,31	0,14
	VII	3,38	4,46	18,8	24,2	0,18	0,18
	VIII	3,37	2,02	10,8	13,9	0,31	0,14
	IX	5,38	4,38	0,08	0,11	67	39
	X	3,38	0,88	5,34	9,25	0,63	0,10
	среднее	3,32	2,48	7,76	10,4	0,43	0,24

П р и м е ч а н и е. Величины рассчитаны с учетом объемов соответствующих слоев воды (1) и простым осреднением по станциям (2)

однако отношение $\Sigma A/\Sigma R$ увеличивается и составляет в среднем 0,36-0,66. При этом в сезонной динамике продукционно-деструкционных процессов выделяется автотрофная фаза ($\Sigma A/\Sigma R > 1$), которая может быть приурочена к любому сезону в более мелководной речной

части, но отмечается только в единичных случаях (сентябрь 1990 г., август 1991 г.) в глубоководном приплотинном расширении.

Отрицательная направленность баланса органического вещества в Горьковском водохранилище отмечалась и ранее (Романенко, 1967б; Тарасова, 1973; 1977; Кудрявцев, 1974а; Шмелев, Субботина, 1983). В последней работе делается подтвержденный расчетами вывод о значительном поступлении в водоем аллохтонного органического вещества с речным стоком. Приведенные выше данные, а также результаты оценки удельной фотосинтетической активности фитопланктона дают основание предполагать, что интенсивность фотосинтеза в водохранилище меньше потенциально возможной. Масштабы первичного продуцирования (интегральная первичная продукция), по-видимому, ограничены еще и световыми условиями, к показателям которых, наряду с прозрачностью, относится цветность воды. Отметим, что фотосинтезирующий слой, нижняя граница которого определяется утроенной прозрачностью, невелик и колеблется в основном пределах 2-4 м, тогда как деструкционные процессы охватывают всю водную толщу.

Анализ имеющихся литературных данных (табл. 35) выявляет тенденцию роста интенсивности фотосинтеза в 70-х годах в сравнении с 60-ми, продолжающуюся и в настоящее время. Это можно рассматривать в качестве дополнительного аргумента в пользу утверждения об устойчивом повышении уровня трофии водохранилища. На основании анализа непрерывного многолетнего ряда данных по содержанию хлорофилла в Рыбинском водохранилище (Минеева, 1987; Пырина, 1991), можно констатировать, что "вспышка" содержания хлорофилла (следовательно, обилия и продуктивности фитопланктона) отмечается в годы с преобладанием устойчивой жаркой солнечной погоды (1972 и 1981 гг.). В последующие годы концентрации пигмента снижаются, но, как правило, сохраняются на более высоком уровне по сравнению с предыдущим периодом, и в целом уровень трофии Рыбинского водохранилища повышается. Данную ситуацию, по-видимому, можно рассматривать как аналоговую и для Горьковского водохранилища.

В 70-е годы первичная продукция Горьковского водохранилища была сопоставима с масштабами новообразования органического вещества в других мезотрофных водоемах каскада - Угличском, Куйбышевском, Саратовском, Волгоградском и значительно ниже, чем в Рыбинском (табл. 36). Горьковское водохранилище относили к разряду мезотрофных (Тарасова, 1973; Кудрявцев, 1974а) или мезотрофных с чертами евтрофии (Лаврентьева, 1977). В настоящее время интенсивность фотосинтеза также представлена в основном величинами, ти-

пичными для мезоевтрофных вод, т.е. оценка трофического статуса водохранилища по скорости новообразования органического вещества несколько отличается от оценок, основанных на содержании хлорофилла и биогенных веществ. По наблюдениям, выполненным в августе 1991 г. (табл. 36), близкие значения фотосинтеза получены в Чебоксарском и Саратовском водохранилищах.

Т а б л и ц а 35

Средние за вегетационный сезон первичная продукция и деструкция (суточные величины) в водохранилище в разные годы

Год	Первичная продукция		Деструкция		Литературный источник
	мг O_2 /л	г O_2 /м ²	мг O_2 /л	г O_2 /м ²	
1	2	3	4	5	6
1956	-	0,88	-	-	Сорокин и др., 1959
1967	-	2,22	-	6,23	Тарасова, 1973
1967-1968	0,87	-	0,94	-	Баранов, 1974
1972	-	2,42	-	6,67	Тарасова, 1977
1974	1,9	1,77	0,87	4,14	Шмелев,
1975	2,1	2,55	0,70	3,36	Субботина, 1983
1976	1,4	1,14	0,52	2,76	там же
1977	1,8	1,95	0,56	3,60	-"-
1978	0,9	0,93	0,42	2,85	-"-
1979	1,3	1,32	0,31	1,86	-"-
1988	2,0	2,35	0,84	5,36	наст. данные
1989	2,17	2,52	0,83	6,23	то же
1990	1,17	1,83	0,54	3,29	-"-
1991	1,55	2,18	0,72	5,10	-"-
1992	1,84	3,04	0,91	6,03	-"-

П р и м е ч а н и е. В цитируемых работах интегральная первичная продукция и деструкция за 1956 г. и 1974-1979 гг. приведены в углероде, пересчет выполнен нами (1 мгС принят равным 0,3 мг O_2); суточные величины ΣA и ΣR за 1967 и 1972 гг. рассчитаны для условной продолжительности безледного периода 180 дней; фотосинтез и деструкция в 1 л за 1974-1979 гг. рассчитаны на основании данных, приведенных в статье Шмелева и Субботиной (1983) на графиках.

Т а б л и ц а 36

Показатели первичной продукции и деструкции в водохранилищах
р. Волги

Водохранилище	Первичная продукция			Деструкция	
	$\frac{\text{мг } O_2}{\text{л} \cdot \text{сут}}^1$	$\frac{\text{г } O_2}{\text{м}^2 \cdot \text{сут}}^1$	$\frac{\text{г С}}{\text{м}^2 \cdot \text{год}}^2$	$\frac{\text{г } O_2}{\text{м}^2 \cdot \text{сут}}^1$	$\frac{\text{г С}}{\text{м}^2 \cdot \text{год}}^2$
	(л · сут)	(м ² · сут)	(м ² · год)	(м ² · сут)	(м ² · год)
Иваньковское	3,98	3,88	170	4,29	160
Угличское	3,44	3,17	123	2,73	144
Рыбинское	1,73	1,95	76	3,05	129
Горьковское	2,27	2,31	112	3,76	185
Чебоксарское	2,38	2,62	198	2,02	240
Куйбышевское	1,64	2,05	127	2,03	315
Саратовское	2,38	3,71	110	4,11	205
Волгоградское	1,63	3,12	126	3,02	219

П р и м е ч а н и е. 1 - данные наблюдений в августе 1991 г.;
2 - по: В.И. Романенко (1985).

Интегральная первичная продукция в Горьковском водохранилище сопоставима с величинами, полученными в Чебоксарском и Куйбышевском. Однако характеризовать трофический статус водоемов с помощью этого показателя возможно лишь при условии сходства показателей подводного светового режима (цветности и прозрачности воды). Именно повышенная прозрачность обуславливает довольно высокую интегральную первичную продукцию в мало окрашенных водах водохранилищ Нижней Волги, несмотря на более низкое содержание хлорофилла и скорость фотосинтеза (табл. 31, 36). Судя по устойчивой отрицательной направленности баланса органического вещества, характер функционирования экосистемы водохранилища не претерпел существенных изменений за годы его существования.

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ, ЭТАПЫ СУКЦЕССИИ ФИТОПЛАНКТОНА И СОВРЕМЕННЫЙ ТРОФИЧЕСКИЙ СТАТУС ВОДОХРАНИЛИЩА

Как известно, основой изучения структурно-функциональной организации любого сообщества является анализ компонентов его видовой структуры, интегральная мера выражения которой – биологическое разнообразие. Интерес к изучению проблем формирования и поддержания разнообразия природных сообществ, как наземных, так и водных, в последнее время чрезвычайно вырос в связи с активизацией антропогенной нагрузки на природные экосистемы (Мэгарран, 1992; Алимов, 1994; Соколов и др., 1994; Patrick, 1988). Как правило, возрастание интенсивности воздействия человека на природу приводит к снижению разнообразия биоты во всех его формах – от генотипического до функционального (Patrick, 1988). Закономерно меняется разнообразие планктонных растительных сообществ и в ходе сукцессии, связанной с зарегулированием речного стока и созданием водохранилищ – водоемов с менее устойчивым режимом основных абиотических факторов среды, существование которых полностью зависит от деятельности человека (Охапкин, 1994; 1995а, б). Оценка направленности и скорости изменения основных компонентов биоразнообразия при этом является довольно слабо изученным вопросом современной водной экологии.

Различают инвентаризационное и дифференцирующее разнообразие (Мэгарран, 1992). Инвентаризационное разнообразие характеризуется набором видов и соотношением численностей их популяций в различных природных выделах – от микроместообитания до крупных биогеографических областей. Оно включает точечное разнообразие (свойственное микроместообитанию или выборке), альфа-разнообразие (всего местообитания в целом), гамма-разнообразие (характеризует более крупные единицы типа острова или ландшафта) и эpsilon-разнообразие (разнообразие группы территорий – крупные биогеографические области).

Дифференцирующее разнообразие определяется как разнообразие внутри точечного, альфа- и гамма-разнообразия и дает представление о степени различия или сходства природных выделов разного масштаба. В свою очередь оно делится на мозаичное, бэтта-разнообразие и дельта-разнообразие. Первое отражает различия между выборками в пределах однородного местообитания, второе характеризует разницу в местообитаниях, биотопическую неоднородность системы. Дельта-разнообразие показывает различия видового состава и обилия между территориями гамма-разнообразия в пределах области эпсилон-разнообразия. Данный подход к выделению масштабов областей отдельных категорий разнообразия часто модифицируется в конкретных экологических исследованиях.

Различные формы разнообразия оценивают по нескольким параметрам видовой структуры сообществ. Для этого среди других используют индексы доминирования Бергера-Паркера и Симпсона, индексы видового разнообразия Маргалефа и Шеннона-Уивера, равномерность распределения обилий видов в сообществах оценивают выровненностью по Шеннону (Мэгарран, 1992). Особенно популярен, как у отечественных (Лаврентьева, 1977; 1986; Корнева, 1983; 1993а, б; 1994; Кузнецова и др., 1988; 1991; Трифонова, 1990; Алимов, 1994; Охупкин, 1994; 1995а и др.), так и у зарубежных водных экологов (Amblard, 1988; Klapwijk, 1988; Pieterse, van Zyl, 1988 и др.), индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера, обладающий свойствами аддитивности, что позволяет использовать его в сравнительном анализе иерархического строения различных экологических систем (Терещенко и др., 1994).

Анализ соответствия между вышеперечисленными показателями видовой структуры планктонных растительных сообществ Горьковского водохранилища показал, что между ними существует определенная взаимосвязь. Так, коэффициент корреляции между индексами доминирования Бергера-Паркера и Симпсона по данным, полученным в 1988-1992 гг., равен 0,96-0,98 и 0,95-0,97 (соответственно, в расчете индексов по численности и биомассе), между показателями видового разнообразия Маргалефа и Шеннона-Уивера - 0,72-0,92 (по численности). Кроме того, оказалось, что между величинами каждого индекса, рассчитанными по численности и биомассе также проследживается довольно тесная связь, с достаточно высокими коэффициентами линейной корреляции.

Это позволяет характеризовать состояние фитоценотической структуры планктонных водорослей с использованием только одного

из индексов. Мы остановились на индексе Симпсона, как показателе степени доминирования, индексе Шеннона-Уивера, как мере видового разнообразия, и оценке выровненности (степени равномерности распределения обилий отдельных видов в сообществе) по Шеннону. Характеризуя видовую структуру планктонных альгоценозов, больше ориентировались на значения индексов, рассчитанные по величине биомассы, адекватнее отражающей вклад видов в трофодинамику сообщества.

Видовое богатство и видовое разнообразие. Сезонную и межгодовую изменчивость видового богатства фитопланктона на современном этапе существования водоема можно рассмотреть по данным наблюдений в озерной зоне водоема. Оказалось, что в предплотинном его участке в 90-е годы видовая насыщенность альгоценозов водорослями стала несколько ниже, чем в начале 80-х годов. Общее видовое богатство фитопланктона на этом участке водохранилища снижается от весны к осени (рис. 33). Что касается отдельных систематических групп водорослей, то видовое богатство диатомовых максимально весной (май, июнь), в середине летнего сезона оно достоверно снижается при смене доминирующего комплекса водорослей и преобладании синезеленых. В 1989-1992 гг. наблюдалось незначительное возрастание этого показателя в конце лета - начале осени (сентябрь), но позднее состав диатомовых обеднялся и преимущество получали лишь немногие виды (*Aulacosira islandica*, *Stephanodiscus binderanus* и *S. hantzschii*). Состав зеленых водорослей (в основном, хлорококковых), как правило, более разнообразен в конце весны - первой половине лета, причем в период формирования весеннего пика фитопланктона их разнообразие ниже, чем у диатомовых. Различие разнообразия диатомовых и зеленых водорослей становится менее заметным при переходе от весны к лету. Роль синезеленых в формировании видового богатства сообществ максимальна в июле-сентябре, т.е. в периоды их наибольшего обилия и прогрева воды.

Динамика показателей альфа-разнообразия отличается в разных районах водохранилища и отражает специфику условий формирования фитоценотической структуры планктона. При постоянной турбулентности, мелкомасштабной неоднородности водных масс и ярко выраженном воздействии антропогенных факторов в речном районе создаются условия, способствующие поддержанию более высокого уровня разнообразия сообществ, чем в пределах озерного. Свойства среды озерного района отличаются большей монотонностью, периоды нарушения стабильности водных масс, негативно влияющие на лимнофильные элементы альгофлоры, имеют вероятностный характер. Это снижает разномас-

162

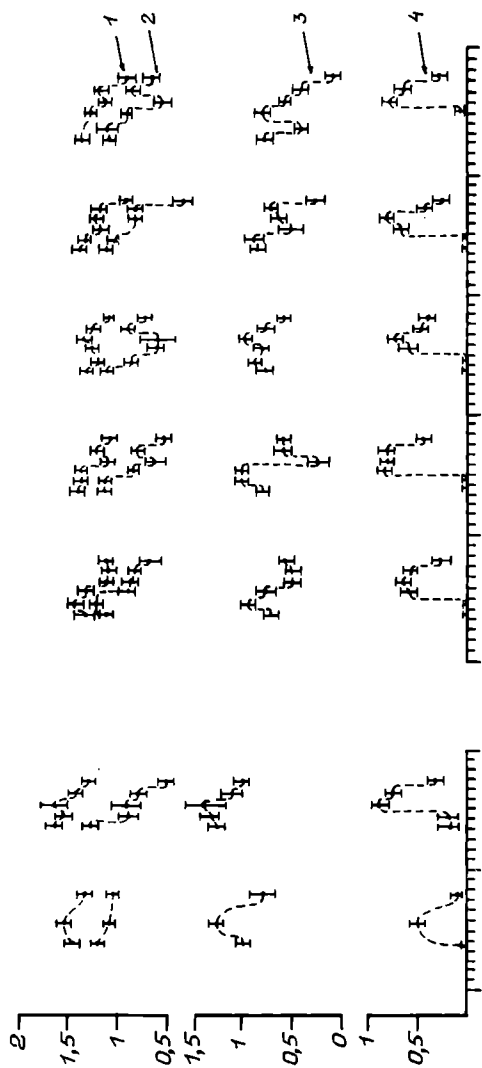


Рис. 33. Сезонная и межгодовая динамика видового богатства фитопланктона предл-
лотинного участка водохранилища.

1 - весь фитопланктон; 2 - диатомовые; 3 - зеленые; 4 - синезеленые водоросли.
По оси ординат: число видов в пробе, в десятичных логарифмах. По оси абсцисс:
годы наблюдений, слева направо 1980, 1981, 1988-1992 и месяцы с января по де-
кабрь.

разие сообществ в сравнении с речным районом, способствует более четкому доминированию одного (немногих) эдификаторов, которые при недонасыщении видами сообществ захватывают имеющиеся в нишевом пространстве местообитания ресурсы, достигая высокой продуктивности. В результате, индекс доминирования возрастает, а выровненность и видовое разнообразие в озеровидном расширении водохранилища снижаются. В речном районе выше не только показатели альфа-разнообразия фитопланктона, но и их сезонная изменчивость (рис. 34). Более заметный разброс показателей разнообразия фитопланктона речного района водоема, в сравнении с озерным, отражает также достаточно высокий уровень компенсаторных возможностей фитопланктона в реофильных условиях его развития.

Индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера в речном районе возрастает летом (как и в Чебоксарском водохранилище, где водообмен происходит 19-21 раз в год). На предплотинном участке водохранилища, где наблюдения проводились чаще, индекс видового разнообразия, как и видовое богатство, максимален в период поздней весны - раннего лета, когда формируются относительно более насыщенные видами олиго- или полидоминантные сообщества с достаточно высокой эквивалентностью (рис. 35). В эти периоды доминирование выражено менее четко, чем ранней весной, в середине лета или осени, т.е. во время массового развития одного (немногих) видов-доминантов.

Как известно, уровень разнообразия сообществ определяется видовым богатством и равномерностью распределения обилий отдельных видов. В условиях Горьковского водохранилища высокое видовое разнообразие фитопланктона, по-видимому, в большей мере определяется выровненностью отдельных видов, чем их числом в сообществах и размерной структурой альгоценозов. Если значения коэффициентов корреляции индекса Шеннона-Уивера (по биомассе водорослей) с показателем выровненности по Шеннону по данным отдельных лет наблюдений варьируют от 0,87 до 0,96, то с числом видов водорослей в пробе - от 0,46 до 0,54, а с разнообразием объемов клеток по индексу Шеннона-Уивера - от 0,25 до 0,64 (коэффициенты достоверны при уровне значимости 0,001-0,0001). Максимизация разнообразия за счет возрастания выровненности является одним из механизмов компенсации изменений условий среды на уровне сообщества при его недонасыщении видами.

Интересна связь видового разнообразия с ресурсной обеспеченностью продукционного процесса (потенциальной продуктивностью) и

164

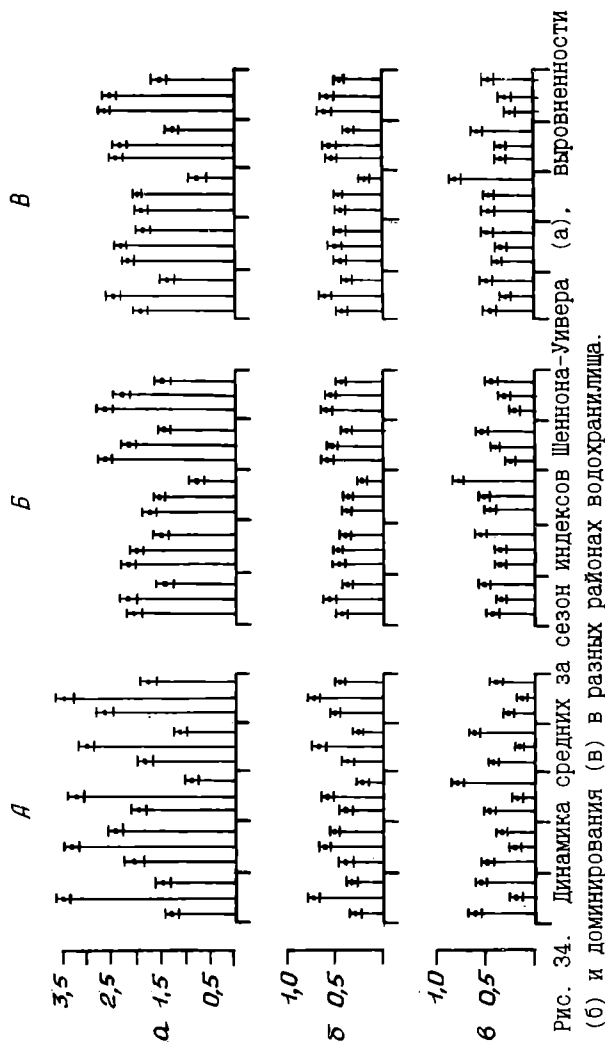


рис. 34. Динамика средних за сезон индексов Шеннона-Уивера (а), выровненности (б) и доминирования (в) в разных районах водохранилища.
 Районы: А - речной, Б - озерный, В - водохранилище в целом. По оси абсцисс: годы с 1988 по 1992 и сезоны (весна, лето, осень).

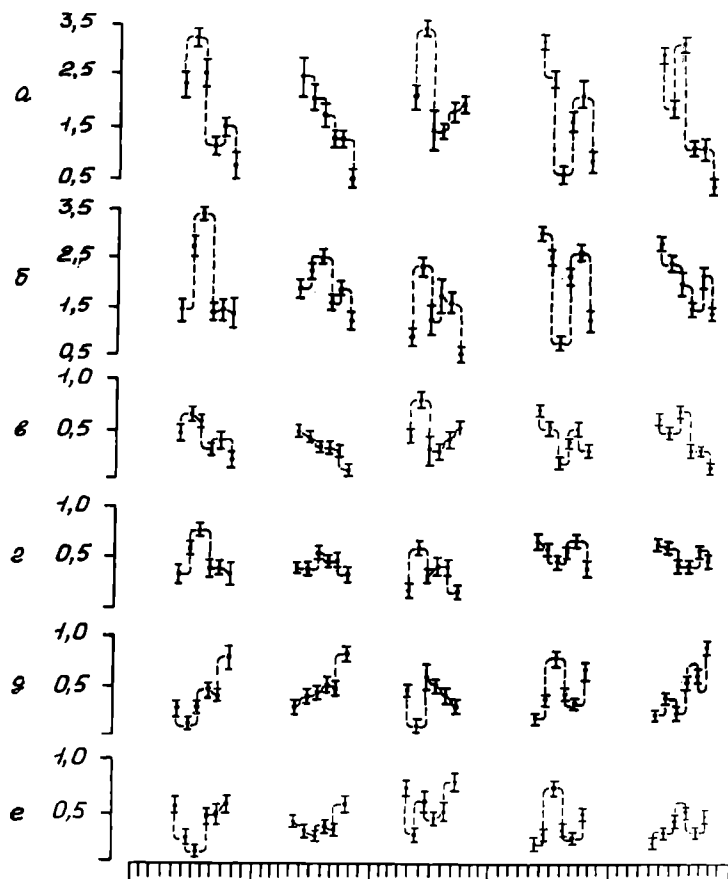


Рис. 35. Сезонная и межгодовая динамика некоторых показателей инвентаризационного разнообразия фитопланктона предплотинного участка водохранилища.

а - индекс Шеннона-Уивера по численности видов; б - то же по биомассе; в - выровненность по численности; г - то же по биомассе; д - индекс доминирования Симпсона по численности; е - то же по биомассе. По оси абсцисс: годы наблюдений с 1988 по 1992 и месяцы января по декабрь.

обилием фитопланктона, которое в определенной мере отражает реализованную продуктивность сообщества. На примере Чебоксарского водохранилища было показано возрастание видового разнообразия планктонных сообществ с ростом обеспеченности водорослей биогенными элементами (минеральный азот, общий фосфор). Его связь с реализованной продуктивностью (биомассой) лучше аппроксимируется параболической зависимостью. Максимум разнообразия соответствует биомассе, характерной для мезотрофно-евтрофных вод. Индекс Шеннона-Уивера снижается при гиперпродукции биомассы (Охалкин, 1995а). Для Горьковского водохранилища эта зависимость также отражает снижение разнообразия планктонных фитоценозов с ростом их биомассы (рис. 36). Эта закономерность является общей для многих водоемов и часто регистрируется при изучении структуры водных сообществ (Ogawa, Ishimura, 1984; Корнева, 1993; 1994; Алимов, 1994).

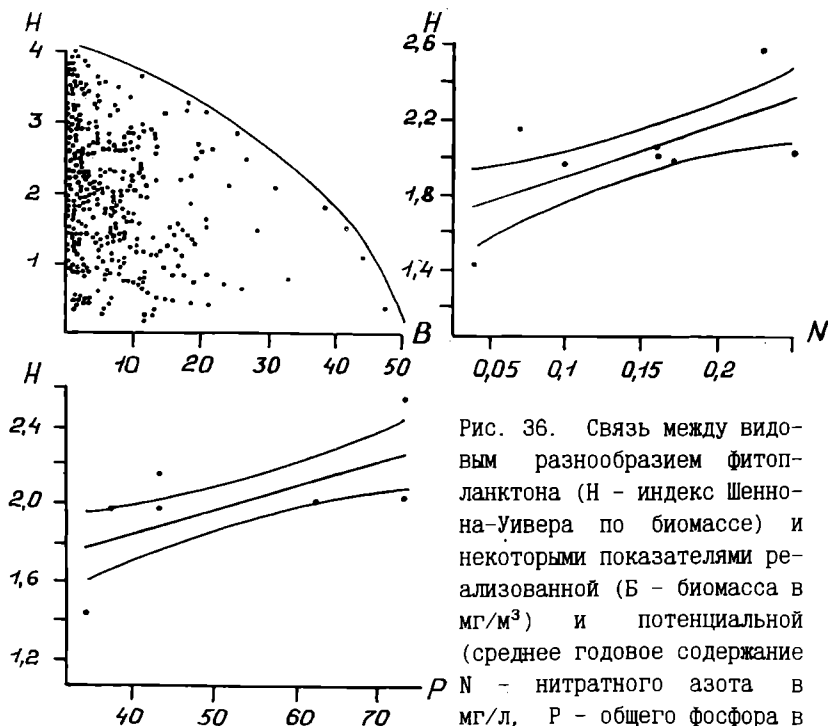


Рис. 36. Связь между видовым разнообразием фитопланктона (H – индекс Шеннона-Уивера по биомассе) и некоторыми показателями реализованной (B – биомасса в мг/м^3) и потенциальной (среднее годовое содержание N – нитратного азота в мг/л , P – общего фосфора в мкг/л) продуктивности.

Зависимость видового разнообразия от содержания биогенных элементов так же положительна. Для средних за вегетационный период величин индекса Шеннона-Уивера по биомассе (H) и среднегодовых концентраций общего фосфора ($P_{\text{общ.}}$, мкг/л) и азота нитратов ($N_{\text{NO}_3^-}$, мг/л), рассчитанных для речного и озерного районов водохранилища, эта связь линейна и достоверна:

$$H = 1,35 + 0,01 P_{\text{общ.}}; r = 0,65; p < 0,05;$$

$$H = 1,63 + 2,59 N_{\text{NO}_3^-}; r = 0,63; p < 0,05.$$

По-видимому, несмотря на достаточные для фитопланктона концентрации фосфора и азота в обоих водохранилищах, разнообразие планктонных фитоценозов при лучшей обеспеченности водорослей элементами минерального питания возрастает.

Размерная структура фитопланктона – важнейший показатель, отражающий связь видового и функционального аспектов разнообразия сообществ, закономерно меняющийся при евтрофировании водоемов (Reynolds, 1984; Михеева, 1992 и др.). В предплотинной части водохранилища весной и осенью формируются ценозы более крупноклеточных диатомовых водорослей (рис. 37). Доля нанопланктонных компонентов (размер клеток, ценобиев, колоний равен или меньше 30 мкм) в большинстве случаев так же максимальна весной. В 1988, 1989 и 1991 гг. вслед за летним минимумом доли мелкоклеточной фракции фитопланктона, связанным с господством колониальных сине-зеленых, отмечался новый ее подъем. В целом сезонные изменения показателей размерной структуры альгоценозов в разных районах водохранилища оказались идентичными, за небольшим исключением (рис. 38). В реофильных участках, более соответствующих условиям г-отбора, преимущество получают формы, более мелкоклеточные, с большим отношением поверхности к объему, что четко видно по относительному вкладу этой фракции в общую биомассу автотрофной компоненты планктона. Лимнические условия, по-видимому, способствуют селективному преимуществу крупноклеточной фракции фитопланктона или видам с колониальной морфологической структурой таллома, достигающим конкурентного преимущества по типу интерференции (сине-зеленые).

По-видимому, видовое разнообразие планктонных сообществ, как интегральная характеристика видовой структуры, возрастает при снижении размеров видов. Связь видового разнообразия планктонных сообществ в Горьковском водохранилище (индекс Шеннона-Уивера по 168

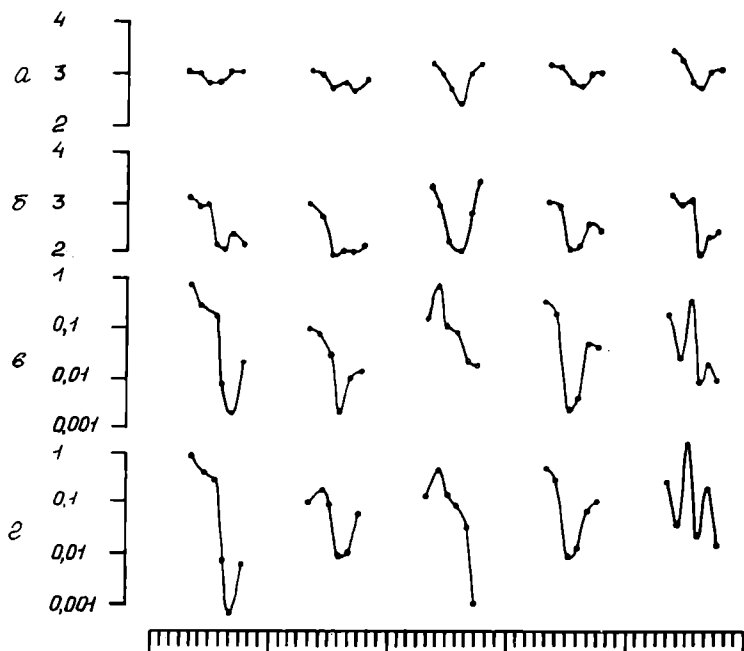


Рис. 37. Сезонная и межгодовая динамика некоторых показателей размерно-весовой структуры фитопланктона предплотинного участка водохранилища.

а - средний арифметический объем клетки водорослей в пробе, $\lg \mu\text{м}^3$; б - средний взвешенный по численности объем клетки водорослей в пробе, $\lg \mu\text{м}^3$; в - доля нанопланктона (размер клеток, ценобиев или колоний равен или меньше 30 $\mu\text{м}$) в общей численности фитопланктона; г - то же в биомассе. По оси абсцисс: годы наблюдений - с 1988 по 1992, месяцы - с января до декабрь.

биомассе - Н) с показателями размерной структуры фитопланктона (средний арифметический объем клетки - $V_{\text{с.а.}}$, средневзвешенный по численности объем клетки - отношение биомассы фитопланктона к его численности - V_n) достоверна ($p < 0,01-0,001$), но теснота ее незначительна (для каждого года наблюдений $n = 78$):

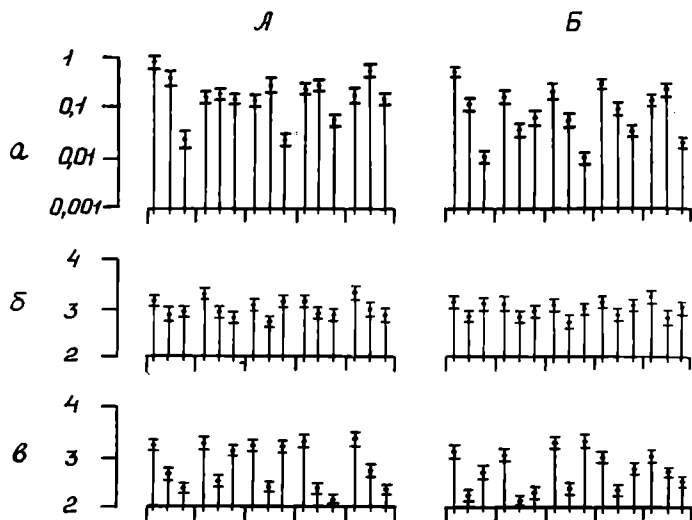


Рис. 38. Сезонная и межгодовая динамика показателей размерно-весовой структуры фитопланктона речного (А) и озерного (Б) районов водохранилища.

а - доля нанопланктона в биомассе фитопланктона; б - средний арифметический объем клетки водорослей в пробе, $\lg \text{мкм}^3$; в - средний взвешенный по численности объем клетки водорослей в пробе, $\lg \text{мкм}^3$. По оси абсцисс: годы наблюдений - с 1988 по 1992 и сезоны - весна, лето, осень.

Годы	Уравнения регрессии	
1988	$H = 5,30 - 1,11 \lg V_{ca};$	$r = 0,25$
	$H = 13,1 + 12,1 \lg V_n - 2,4 \lg V_n^2;$	$r = 0,36$
1989	$H = 2,37 - 2 \cdot 10^{-4} V_{ca};$	$r = 0,16$
	$H = 1,96 + 10^{-3} V_n - 4 \cdot 10^{-7} V_n^2;$	$r = 0,37$
1990	$H = 1,93 + 6 \cdot 10^{-5} V_n - 8 \cdot 10^{-7} V_n^2;$	$r = 0,46$
1991	$H = -21,2 + 17,5 \lg V_n - 3,2 \lg V_n^2;$	$r = 0,60$
1992	$H = -10,2 + 7,33 \lg V_{ca} - 1,04 \lg V_{ca}^2;$	$r = 0,35$
	$H = -9,38 + 8,02 V_n - 1,33 V_n^2;$	$r = 0,61$

В большинстве случаев она оказалась нелинейной. Линейная связь

разнообразия и объема клетки меняется на параболическую при доминировании колониальных синезеленых и нанопланктонных диатомовых (например, *Stephanodiscus hantzschii*), формирующих олигодоминантные фитоценозы.

Линейная зависимость наблюдается между видовым разнообразием и опосредованным показателем средней массы клетки – отношением количества хлорофилла "а" к биомассе (Ch/V). Ниже приведено уравнение их связи по данным наблюдений 1988-1992 гг. ($n = 87$):

$$H = 1,21 + 1,08 \text{ Ch/V}; r = 0,48; p < 0,0001.$$

При этом содержание хлорофилла в биомассе фитопланктона достоверно нарастает при снижении средних размеров клеток водорослей:

$$\text{Ch/V} = 0,74 - 1,84 V_{ca}; r = 0,4; p < 0,003.$$

Таким образом, прослеживается четкая связь структурного разнообразия фитопланктона с его функциональной активностью. Незначительная величина тесноты связи разнообразия и объема клеток водорослей отражает многофакторность воздействия среды на такой сложный комплекс, как фитопланктон, состоящий из компонентов, имеющих разную морфологическую организацию таллома и различные требования к сочетанию факторов среды.

Связь разнообразия с долей нанопланктонных водорослей аппроксимировалась параболической зависимостью (рис. 39), его максимум соответствовал содержанию мелкоклеточной фракции в биомассе – около 40-60%. При ее возрастании (преобладание монодоминантных сообществ с высокой продуктивностью, образованных мелкоклеточными диатомовыми) и снижении (доминирование колониальных *Aphanizomenon* и *Microcystis*) структура сообществ упрощается, а индекс Шеннона-Уивера уменьшается. Это подтверждается наличием связи между показателями разнообразия (H) и "участия" водорослей основных таксономических отделов (C – % синезеленых, D – % диатомовых) в общей биомассе фитопланктона (рис. 40). Для всего ряда наблюдений (1988-1992 гг., $n = 389$) эта зависимость также лучше аппроксимируется уравнением параболы:

$$H = 2,11 + 2,42 C - 3,67 C^2; r = 0,46; p < 0,001;$$

$$H = 1,11 + 5,99 D - 5,43 D^2; r = 0,52; p < 0,001.$$

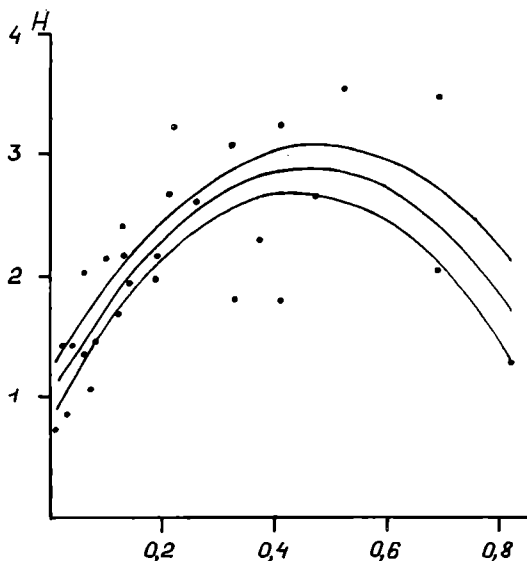


Рис. 39. Связь между видовым разнообразием (индекс Шеннона-Уивера по биомассе, ось ординат) и долей нанопланктона в общей биомассе фитопланктона (ось абсцисс).

По-видимому, оптимальным для условий водохранилища является сочетание в биомассе фитопланктона 30-40% синезеленых и 50-60% диатомовых. Возрастание "участия" как тех, так и других, снижает возможности сообщества максимизировать уровень разнообразия.

Обращает внимание синхронное увеличение и инвентаризационного, и дифференцирующего разнообразия от Горьковского водохранилища к Чебоксарскому. Об этом можно судить как по более низким показателям индекса Шеннона-Уивера, рассчитанного для водохранилищ в одни годы исследований, в первом, так и по коэффициентам флористического сходства Серенсена, имеющим меньшие значения в Чебоксарском водохранилище (Охупкин, 1994). Вероятной причиной большего разнообразия фитопланктона в Чебоксарском водохранилище может быть его меньший возраст (15 лет) и характер боковой приточности. В Горьковском водохранилище влияние притоков, в основном рек Унжи и Немды, приносящих свои воды в озерный район, заметно сказывается на величине разнообразия только весной. Кроме того, Горьковское водохранилище, в сравнении с Чебоксарским, давно уже прошло период краткосрочных сукцессионных изменений видовой

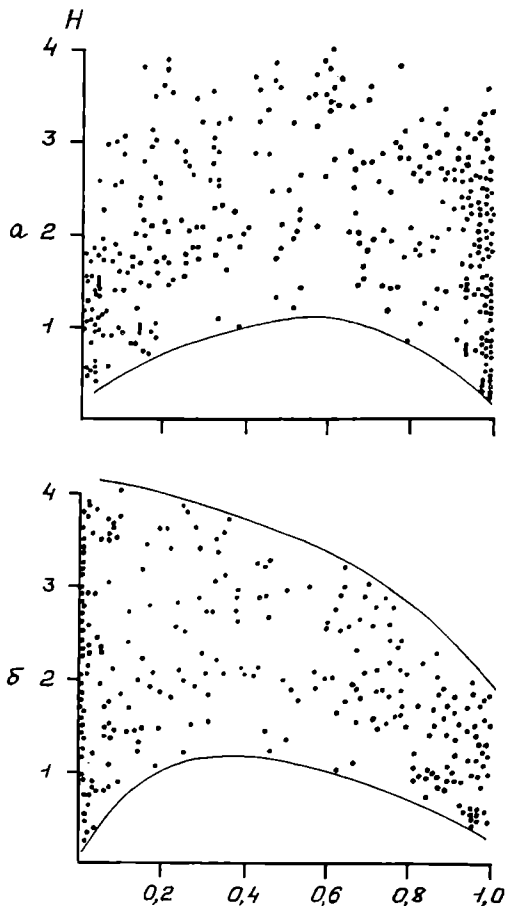


Рис. 40. Связь между видовым разнообразием (Индекс Шеннона-Уивера по биомассе, ось ординат) и долей в общей биомассе фитопланктона (ось абсцисс) диатомовых (а) и синезеленых (б) водорослей.

структуры планктонных сообществ, когда происходят основные перестройки реофильного комплекса планктона на лимнические. Сейчас оно находится в стадии медленного евтрофирования, обусловленного как воздействием человека, так и изменениями основных абиотических (главным образом, климатических) факторов.

Трофический статус и этапы сукцессии фитопланктона. Характеризуя современное трофическое состояние водоема с использованием структурных показателей, в частности биомассы фитопланктона, мож-

но отметить, что, как и по содержанию хлорофилла, водохранилище в 80-х – начале 90-х годов являлось устойчиво евтрофным. Ориентируясь на известные трофодинамические шкалы, основанные на биомассе, где нижняя граница евтрофного типа озера соответствует $4-5 \text{ г/м}^3$ в среднем за период вегетации (Китаев, 1984; Трифонова, 1990), можно отметить, что Горьковское водохранилище в одни годы исследований можно отнести к олиготрофным ($0,72 \text{ г/м}^3$ – 1956 г.), в другие – к евтрофным ($11,7 \text{ г/м}^3$ – 1972 г.). В 1980–1992 гг. по данным предыдущих исследований (Охупкин, Кузнецова, 1983; Охупкин, Субботина, 1987; Пушина, 1990) и наших наблюдений, средняя за вегетационный период биомасса колебалась от 1,4 (1982 г.) до $7,05 \text{ г/м}^3$ (1989 г.). За время существования водохранилища подъемы биомассы фитопланктона происходили в годы с антициклональным типом погоды (например, в 1972, 1973 и 1984 гг.), когда повышенная продуктивность планктонных фитоценозов регистрировалась и в других водоемах – Рыбинском водохранилище, оз. Плещеево и других. (Пырина, 1995).

Таким образом, на фоне высокого содержания биогенных элементов (среднегодовые концентрации общего фосфора составляли в 80-х годах $53-70 \text{ мкг/л}$, суммы минерального азота – $0,53-0,8 \text{ мг N/л}$) в водохранилище в период многоводной фазы гидрологического цикла р. Волги формируется высокая продуктивность фитопланктона, обусловленная "цветением" воды при развитии диатомовых весной, синезеленых – летом, тех и других – осенью. Ежегодное "цветение" – признак типично евтрофного состояния водоема, и как критерий стадии евтрофирования приводится целым рядом авторов (Паутова, Номоконова, 1994). Устойчивый переход водоема в евтрофную стадию, по-видимому, произошел в конце 70-х годов после значительного подъема продуктивности фитопланктона в антициклональные 1972 и 1973 гг. Аналогичный вывод о современном трофическом статусе водохранилища можно сделать и на основании функциональных характеристик фитопланктона, в частности по содержанию хлорофилла (максимальные концентрации – до 88 мкг/л , наиболее часто встречающиеся – $10-20 \text{ мкг/л}$). Интенсивность же фотосинтеза в водохранилище представлена в основном величинами, характерными для мезоевтрофных вод.

Связь биомассы фитопланктона с видовым богатством в целом и числом доминирующих и сопутствующих видов отражена на рис. 41. Весной и осенью биомасса возрастает до определенного предела одновременно с увеличением видового богатства, которое вскоре выходит на плато и с ростом продуктивности альгоценозов почти не ме-

174

няется. Летом насыщение видами сообществ при возрастании биомассы фитопланктона снижается. Относительно связи продуктивности сообщества и числа доминантных и сопутствующих форм можно сказать, что максимальная биомасса формируется при вегетации одного-двух видов (и незначительном участии в этом процессе остальных).

Тенденции межгодовых изменений биомассы фитопланктона при рассмотрении всего имеющегося ряда наблюдений, начиная с 1936 г. (р. Волга до зарегулирования стока) или с 1956 г. (первый год существования водоема), показаны на рис. 42. Для периода с 1980 по 1992 г. установлено достоверное возрастание средней за безледный период биомассы фитопланктона в озеровидном расширении водоема ($B_{общ.}$) и биомассы диатомовых водорослей ($B_{диат.}$) в 1980-1992 гг. Связь описывается уравнениями регрессии (x - порядковый номер года исследований):

$$B_{общ.} = 2,62 + 0,41 x; r = 0,94; p < 0,001;$$

$$B_{диат.} = 0,71 + 0,33 x; r = 0,87; p < 0,001.$$

Увеличение биомассы зеленых водорослей было недостоверно. Недостоверны изменения биомассы синезеленых, а также во всем водохранилище общей биомассы в 1956-1992 гг. Интересна динамика криптофитовых, в последние годы достигающих более высокого обилия, чем обычно, причем одновременно с ростом их численности и биомассы, усиливается также и фитоценотическое значение этой группы планктонных организмов.

Возрастание продуктивности вследствие прогрессирующего эвтрофирования водоема в 80-х - начале 90-х годов сопровождается снижением общего числа видов в пробе ($S_{общ.}$), количества таксонов диатомовых ($S_{диат.}$, 1980-1992 гг., $S^1_{диат.}$, 1988-1992 гг.) и зеленых водорослей ($S_{зел.}$, 1980-1992 гг.; рис. 43). Эти изменения описываются уравнениями линейной регрессии (x - порядковый номер года):

$$S_{общ.} = 1,61 - 0,04 x; r = 0,97; p = 0,01;$$

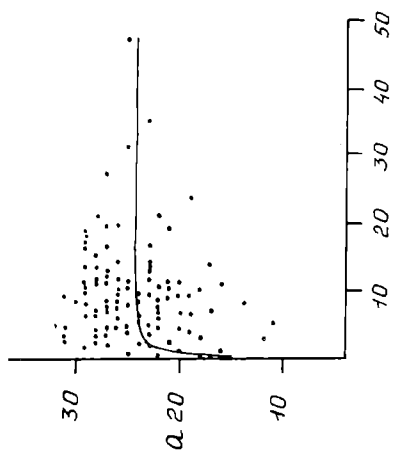
$$S_{диат.} = 1,10 - 0,01 x; r = 0,77; p < 0,01;$$

$$S^1_{диат.} = 1,01 - 0,02 x; r = 0,87; p < 0,05;$$

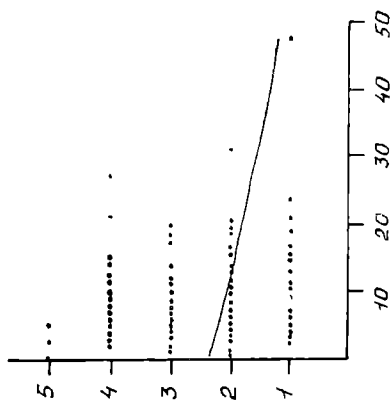
$$S_{зел.} = 1,29 - 0,05 x; r = 0,92; p < 0,01.$$

Изменения числа видов других систематических групп и общего количество видов в отдельных пробах в 1988-1992 гг. имело скорее

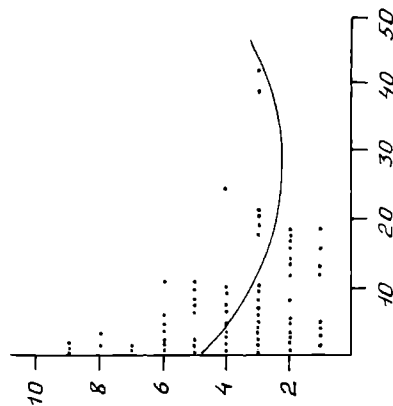
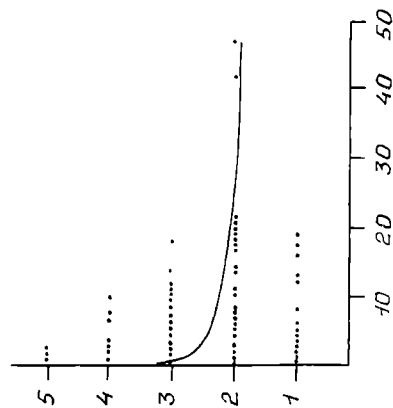
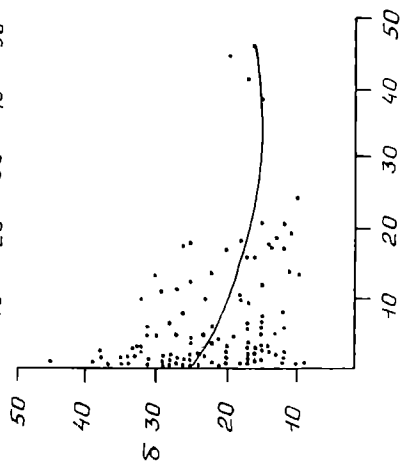
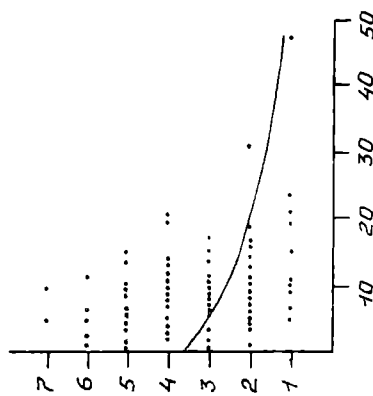
A



B



B



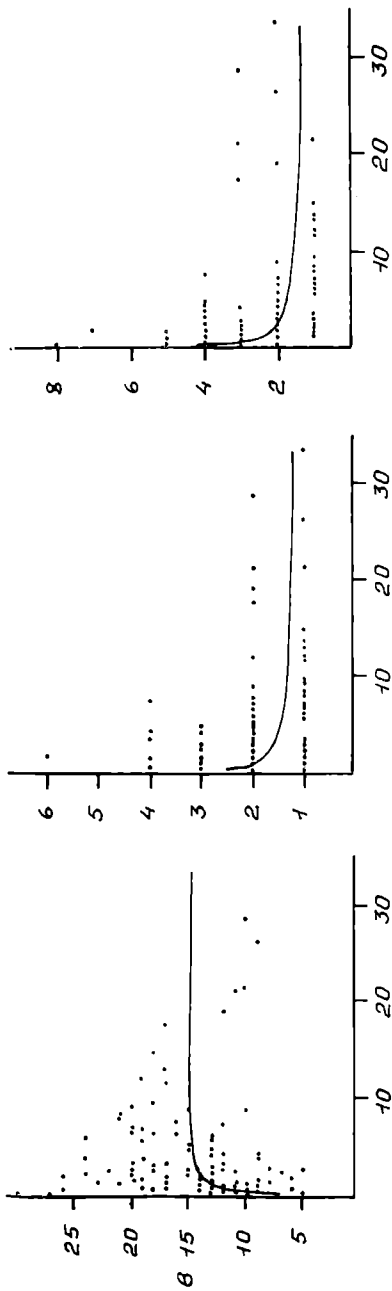


Рис. 41. Связь видового богатства, числа доминирующих и сопутствующих видов с биомассой фитопланктона.

По оси абсцисс: биомасса фитопланктона весной (а), летом (б) и осенью (в), г/м^3 . По оси ординат: А - число видов в пробе; Б - число видов с биомассой больше или равной 10% общей; В - число видов с биомассой больше или равной 5% общей. Линии регрессии проведены с использованием пакета статистических прикладных программ STADIA.

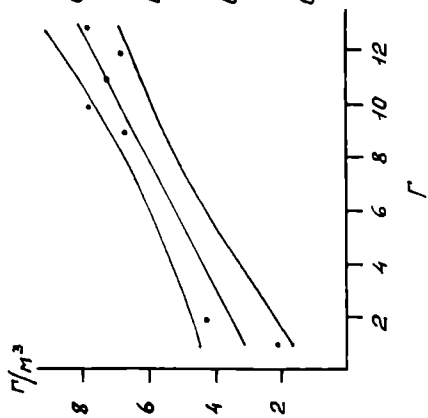
флуктуационный характер, что, вероятно, можно считать признаком относительной стабилизации этих компонентов.

Стадии сукцессии фитопланктона в Горьковском водохранилище за весь период его существования можно охарактеризовать лишь в самом общем виде, вследствие недостаточной изученности состояния альгоценозов в первые годы его становления. До зарегулирования стока фитопланктон р. Волги отличался значительным видовым богатством с преобладанием диатомовых (виды рода *Aulacosira*) по биомассе с достаточной флористической насыщенностью представителями отдела *Chlorophyta*. В первые два года после зарегулирования стока в водоеме отмечается фаза депрессии разнообразия и продуктивности фитопланктона, отличавшаяся низким видовым богатством и биомассой. Фаза флористического взрыва, отчетливо проявившаяся в Шекунинском и Чебоксарском водохранилищах в первые годы после зарегулирования стока (Кузьмин, 1971; Охапкин, 1994; 1995а, б) в Горьковском либо отсутствовала, либо, что более вероятно, не была четко зафиксирована вследствие недостаточной изученности процессов трансформации альгофлоры в ходе лимногенеза.

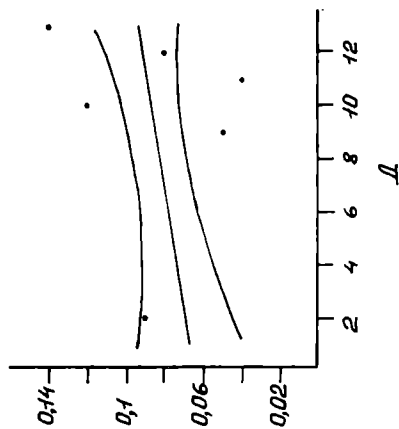
Вслед за фазой депрессии разнообразия и обилия фитопланктона в конце 60-х – начале 70-х годов отмечалась фаза повышенной продуктивности планктонных фитоценозов, обусловленная воздействием в основном климатических факторов в период антициклональных лет (1972 и 1973 гг.) на фоне прогрессирующего евтрофирования и, по-видимому, снижения негативного воздействия гуминовых веществ, поступивших с площади водосбора водоема в первые годы существования водохранилища и, вероятно, послуживших фактором, сдерживающим вегетацию водорослей (Приймаченко, 1960; 1961; 1966а, б; Лаврентьева, 1977). Ресурсы, освободившиеся при выпадении ряда видов из планктона в первую фазу сукцессионных изменений, стали потребляться немногими видами-доминантами, достигающими при низком уровне, более высокой температуры воды, пониженного режима вод-

Рис. 42. Межгодовая динамика общей биомассы фитопланктона (г/м^3). А – средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в озерном районе водохранилища; Б – то же зеленых водорослей; В – диатомовых; Г – синезеленых; Д – средняя за вегетационный период биомасса фитопланктона в водохранилище; Е – то же за летний биологический сезон. По оси абсцисс: порядковый номер года наблюдений: А-Г – с 1980 по 1992 г.; Д – с 1956 по 1992 г.; Е – с 1936 по 1992 г.

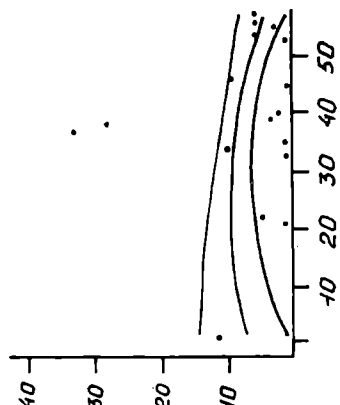
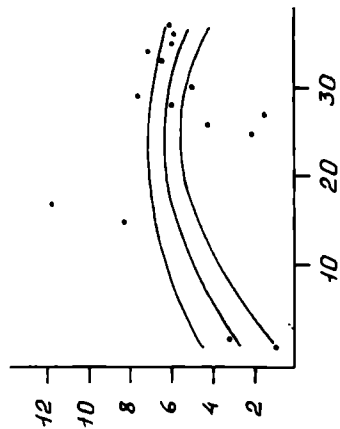
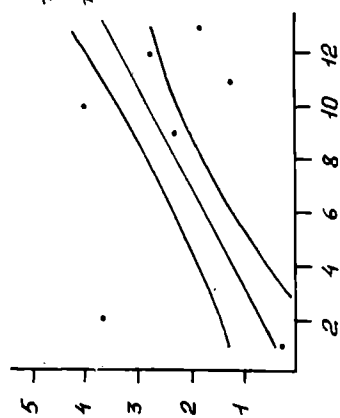
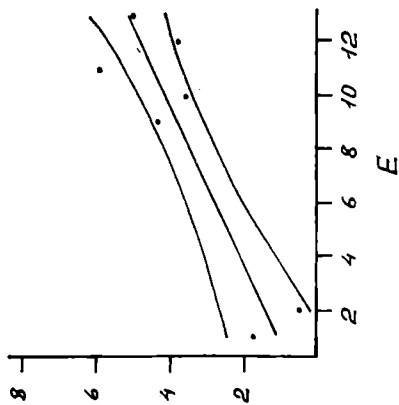
A



B



B



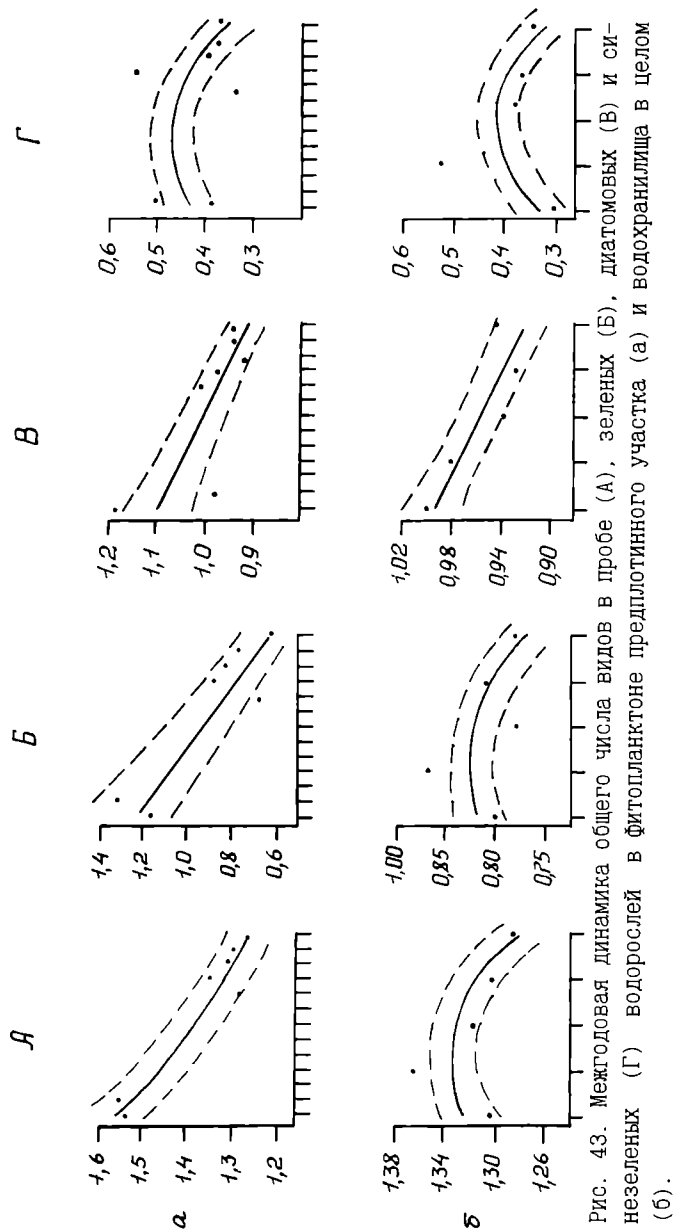


Рис. 43. Межгодовая динамика общего числа видов в пробе (А), зеленых (В), диатомовых (В) и синезеленых (Г) водорослей в фитопланктоне предплотинного участка (а) и водохранилища в целом (б).

По оси ординат: число видов в десятичных логарифмах. По оси абсцисс: а - годы с 1980 по 1992; б - с 1988 по 1992.

ности на фоне прогрессирующего евтрофирования, интенсивного "цветения". При этом в период первых двух фаз сукцессии фитопланктона соотношение в альгофлоре флористически более насыщенных отделов водорослей – диатомовых и зеленых – испытывало закономерные изменения: участие первых в формировании видового богатства фитоценозов снижалось, вторых – возрастало и стабилизировалось как у первых, так и у вторых, в период третьей фазы сукцессии, связываемой с наступлением многоводного периода гидрологического цикла р. Волги.

Примерно в эти же годы (конец 60-х – начало 70-х) основу планктонных фитоценозов в водохранилищах Волжского каскада, в том числе и в Горьковском, начинают создавать мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus*, в ряде случаев оттеснившие виды рода *Aulacoseira* на второй план, что связывалось с процессами прогрессирующего евтрофирования р. Волги и усиления влияния антропогенных факторов (Волга и ее жизнь, 1978; The River Volga..., 1979). В конце 70-х – начале 80-х годов и по настоящее время в водохранилище наблюдается фаза медленного евтрофирования, характеризующаяся постепенным повышением продукционных характеристик планктонных фитоценозов при относительной стабилизации общего видового состава фитопланктона, относительно низкой видовой насыщенности сообществ и преобладании моно- и олигодоминантных ценозов.

В последние годы (начало 90-х) в состоянии фитопланктона волжских водохранилищ регистрируются другие признаки продолжающейся трансформации видовой структуры: появление новых, ранее не отмечавшихся компонентов – каспийских элементов (*Actinocyclus variabilis*), рафидофитовых водорослей – индикаторов закисления среды обитания (Ветрова, Охапкин, 1990; Корнева, 1994), усиление ценотической роли криптофитовых – показателей высокой сапробности, трофности среды (интенсивно развивающихся также в кислых и высокоцветных водах). Все это еще раз свидетельствует о неустойчивости состояния водных сообществ в волжских водохранилищах, следствием которого является упрощение их структуры при возрастании продуктивности немногих видов, толерантных к факторам среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Горьковское водохранилище существует уже более 40 лет. Особенности абиотических условий формирования видовой структуры и разнообразия планктонных растительных фитоценозов на современном этапе существования водоема являются его относительная мелководность (средняя глубина – 5,5 м), незначительный водообмен (6 раз в год) и достаточно высокая ресурсная обеспеченность продукционного процесса: среднегодовые концентрации общего фосфора – 53-70 мкг Р/л, суммы минеральных форм азота – 0,53-0,8 мг N/л. Фитопланктон развивается в условиях более высокой, чем в 60-х – начале 70-х годов, водности р. Волги.

До образования Горьковского водохранилища фитопланктон реки на этом участке отличался достаточно высокой флористической насыщенностью с преобладанием диатомовых (56%) и зеленых (28%). Основу фитоценотической структуры планктона создавали диатомовые (виды родов *Aulacosira*, *Asterionella*). Синезеленые (*Anabaena*, *Coleosphaerium*, *Gloeocapsa*) выступали в качестве субдоминантов и сопутствующих компонентов фитопланктона. В середине 50-х годов, после образования Иваньковского (1937 г.), Угличского (1940 г.) и Рыбинского (1941 г.) водохранилищ, в фитопланктоне р. Волги вниз по течению от г. Ярославля вниз по течению заметно возросла роль синезеленых водорослей, в основном *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. Продуктивность планктонных фитоценозов находилась на уровне мезотрофных водоемов, максимальные показатели отмечались летом.

Видовое богатство альгоценозов на первых стадиях сукцессии, связанной с зарегулированием р. Волги плотиной Горьковской ГЭС, сократилось, особенно резко у водорослей из отделов синезеленых и диатомовых. Основными тенденциями изменения пропорций альгофлоры водохранилища на уровне крупных таксономических категорий (отделов) являются: снижение значимости диатомовых и синезеленых (в первые два года существования водоема) и постепенное возрастание относительного видового богатства золотистых, зеленых (из порядка хлорококковых) и эвгленовых водорослей. Значение синезеленых в

182

формировании видового богатства фитопланктона водохранилища после окончания периода краткосрочных структурных преобразований планктонных сообществ (первые три-пять лет после заполнения водоема) в 60-70-х годах также возрастало, а затем с конца 70-х до настоящее время снижалось.

Основу флористического разнообразия водоема составили планктонные виды (62,7%), второе место после них занимают обитатели литорали и бентали. В эколого-географическом отношении альгофлора сформирована в основном космополитами (87,4%), обитающими в пресных водах и имеющими оптимум в нейтральной или слабощелочной среде и видами-показателями средней, β -мезосапробной степени загрязнения воды. Основу комплекса доминантов фитопланктона создают не более 15-20 видов (2% состава); в основном это диатомовые (виды родов *Aulacosira*, *Stephanodiscus*); из синезеленых (как и в 60-70-х годах) - *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*. В формировании ценотической структуры фитопланктона усиливается значение жгутиковых форм: среди зеленых - различных хламидомонад, среди криптофитовых - криптомонад.

Сезонная динамика состава и обилия альгоценозов, установившаяся в водохранилище в 60-70-х годах, не изменилась и в настоящее время. Как правило, развитие водорослей имеет трехвершинный характер с наличием весеннего, летнего и осеннего максимумов биомассы. Величина пиков в отдельные сезоны и годы различна и зависит от конкретных гидрометеорологических условий года. По сравнению с началом 70-х годов в настоящее время интенсивность "цветения" воды синезелеными водорослями, по-видимому, несколько ниже. В речном районе водохранилища они составляли 22% общей биомассы водорослей, а в озерном - 34% средней за вегетационный период биомассы, диатомовые - соответственно, 74 и 62%. Заметные различия максимальных и средних за вегетационный период значений биомассы фитопланктона (в 3,3-9,5 раз) являются признаками снижения устойчивости планктонных растительных сообществ в водохранилище вслед за возрастанием нестабильности среды их обитания.

Содержание хлорофилла "а" (до 88 мкг/л при наиболее часто встречаемых 10-20 мкг/л) позволяет отнести Горьковское водохранилище к водоемам евтрофного типа, но интенсивность фотосинтеза представлена, в основном, величинами, типичными для мезо-евтрофных вод. Водохранилище отличается устойчивой отрицательной направленностью баланса органического вещества, характер функционирования экосистемы не претерпел существенных изменений за годы

его существования.

Особенностью современного состояния фитоценотической структуры планктона является его низкое видовое разнообразие в сравнении с речными экосистемами или с теми водохранилищами, где роль боковой приточности, как фактора поддержания высокого разнообразия, ярче выражена (Чебоксарское). Разнообразие сообществ в речном районе водоема заметно выше, чем в озерном, его максимум в первом наблюдается летом, во втором – весной. Индекс Шеннона-Уивера, по-видимому, снижается с ростом размеров клеток, ценобиев или колоний, отражающих их потребность в энергии. Высокое разнообразие планктонных фитоценозов соответствует содержанию нанопланктонной фракции 40–60% и доле синезеленых – не больше 30–40% в общей биомассе фитопланктона. В целом в условиях недонасыщения видами сообществ индекс Шеннона-Уивера, подсчитанный по биомассе, теснее связан с величиной эквивалентности видов в сообществе и менее – с разнообразием размерной структуры. Видовое разнообразие сообществ в водоеме возрастает с ростом концентрации биогенных элементов и заметно снижается при гиперпродукции биомассы.

Установлена связь точечного разнообразия (удельное видовое богатство, число доминирующих и сопутствующих видов в сообществе) с уровнем продуктивности фитопланктона. Как правило, максимальная биомасса (до 40–50 г/м³) формируется при вегетации одного-двух видов-доминантов, роль остальных в этом процессе незначительна.

В 80-х – начале 90-х годов продуктивность планктонных фитоценозов водохранилища продолжает достоверно увеличиваться. Сукцессия фитопланктона в водоеме проходила в несколько стадий: фаза депрессии разнообразия и обилия (1956–1957 гг.), фаза повышенной продуктивности (начало 70-х годов), связанная с антициклональными условиями этих лет наблюдений, и фаза медленного евтрофирования (80-е годы – начало 90-х). Эти стадии отличались определенными особенностями состава, структуры и продуктивности фитопланктона, связанными с динамикой абиотических факторов среды.

Судя по показателям оценки трофического статуса водоема, а именно: биомассе фитопланктона (средняя за вегетационный период составляла в 1988–1992 гг. 5–7 г/м³), содержанию хлорофилла (наиболее часто встречающиеся концентрации 10–20 мкг/л) и содержанию биогенных элементов, Горьковское водохранилище является устойчиво евтрофным.

В современный период существования каскада волжских водохранилищ появление в планктоне новых компонентов, не встречавшихся

ранее (каспийские вселенцы, рафидофитовые – индикаторы закисления среды), усиление роли хламидомонад и криптофитовых водорослей очевидно свидетельствуют о вступлении фитопланктона р. Волги в новую фазу сукцессии. Продолжительность и особенности ее протекания будут зависеть как от направленной деятельности человека на водосборе, так и от долгосрочных изменений климатических условий, которые определяют долговременную динамику водности в регионе и влияют дополнительно как факторы евтрофирования.

Авакян А.Б. Водохранилища Волжско-Камского каскада и их значение для народного хозяйства // Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Часть II. Тольятти, 1992. С. 152-156.

Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с.

Алимов А.Ф. Разнообразие, сложность, стабильность, выносливость экологических систем // Журн. общ. биол. 1994. Т. 55, N 3. С. 285-302.

Асаул З.І. Визначник звгленових водоростей Української РСР. Київ: Наукова Думка, 1975. 408 с.

Баранов И.В. Гидрохимический режим мелководий Горьковского водохранилища // Рыбохозяйственное значение мелководий (Изв. ГосНИОРХ. Т. 89). Л, 1974. С. 21-29.

Бульон В.В. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. Л.: Наука, 1983. 150 с.

Буторин Н.В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада. М.: Наука, 1969. 320 с.

Былинкина А.А. Особенности круговорота фосфора в водохранилищах Волги и проблема эвтрофирования // Водн. ресурсы. 1989. N 6. С. 62-69.

Ветрова З.И. Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР. Эвгленофитовые водоросли. Вып. I. Часть I. Киев: Наукова Думка, 1986. 348 с.

Ветрова З.І., Охупкін О.Г. Під Goniostomum Dies. (Raphidophyta) в альгофлорі Радянського Союзу // Укр. бот. журн. 1990а. Т. 47, N 2. С. 31-35.

Ветрова З.И., Охупкин А.Г. Представители Raphidophyta в водоемах Советского Союза // Бот. журн. 1990б. Т. 75, N 5. С. 631-636.

Водоросли. Справочник / Вассер С.П., Кондратьева Н.В., Масяк Н.П. и др. - Киев: Наукова Думка, 1989. 608 с.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 352 с.

Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение). Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1977. 222 с.

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

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

Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. - новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Журн. Биол. внутр. вод. 1996. №1. С.92-93.

Генкал С.И., Королева Н.Л., Попченко И.И., Буркова Т.Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биол. внутр. вод.: Информ. бюл. ИБВВ РАН. 1992. № 94. С. 14-17.

Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Водохранилища Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 291 с.

Государственный водный кадастр. Раздел 1. Поверхностные воды. Серия 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1980 г. Часть 2. Озера и водохранилища. Том 4. Выпуск 1-3. (Бассейн Каспийского моря). Горький, 1982. 111 с.

Государственный водный кадастр. Раздел 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т.1. РСФСР. Вып. 23. Бассейн Волги (верхнее течение). Горький, 1983. 106 с.; 1984. 115 с.; Обнинск, 1986. 121 с.; 1987. 120 с.; 1988. 93 с. 1989а. 90 с.; 1989б. 83 с.; 1990. 81 с.; Н. Новгород, 1994. 90 с.

Государственный водный кадастр. Раздел 1. Поверхностные воды. Сер. 2. Ежегодные данные. Ежегодные данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. 1983 г. Ч. 2. Озера и водохранилища. Т. 1. Вып. 23. (Бассейн Каспийского моря). Горький, 1985. 123 с.

Гусева К.А., Приймаченко А.Д. Фитопланктон Волги от верховьев до Волгограда // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-I. Куйбышев, 1971. С. 98-107.

Гусева К.А., Приймаченко А.Д., Кузьмин Г.В. Фитопланктон р. Волги от верховьев до Волгограда // Волга-I: Тез. докл. I конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти, 1968. С. 81-83.

Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 552 с.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли - индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Л., 1985. 244 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 1. Л.: Наука. 1988. 116 с.

Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Т. II. Вып. 2. СПб.: Наука. 1992. 125 с.

Ежегодник качества поверхностных вод по территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1983 год. Ч. I. Горький, 1984. 179 с.; 1985. 196 с.; 1986. 200 с.; 1987. 206 с.; 1988. 246 с.; 1990. 160 с.; Н. Новгород, 1991. 182 с.

Есырева В.И. Флора водорослей р. Волги от г. Рыбинска до г. Горького // Тр. Бот. сада МГУ. 1945. Кн. 5, вып. 82. С. 10-90.

Есырева В.И. Материалы к изучению мелководий Горьковского водохранилища // Морфология растений. М.: Наука, 1967. С. 139-148.

Есырева В.И. Фитобентос Горьковского водохранилища // Биологические основы повышения продуктивности и охраны лесных, луговых и водных фитоценозов Горьковского Поволжья. Вып. 3. Горький, 1975. С. 65-74.

Есырева В.И., Юлова Г.А. Растительный планктон Горьковского водохранилища и незарегулированного участка р. Волги (Chlorophyta) // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1978. С. 106-111.

Есырева В.И., Юлова Г.А. Растительный планктон Горьковского водохранилища и незарегулированного участка р. Волги (Cyanophyta, Chrysophyta, Bacillariophyta, Xanthophyta, Pyrrophyta, Euglenophyta) // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький, 1980. С. 84-89.

Есырева В.И., Петрова М.А., Тухсанова Н.Г., Шахматова Р.А. Изучение гидрохимии, планктона и бентоса нижней части Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьковского ун-та. Вып. 90. Сер. биол. 1968. С. 72-75.

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

Измestьева Л.Р., Кожова О.М., Усенко Н.Б. Динамика хлорофилла "а" в сестоне Иркутского водохранилища // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, N 1. С. 7-14.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 207 с.

Кожевников Г.П. Значение мелководий в биологическом режиме

водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С.

Кондратьева Н.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Частина 2. Клас Гормогонієви – Hormogoniophyceae. Київ: Наукова Думка. 1968. 523 с.

Корнева Л.Г. Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 38-51.

Корнева Л.Г. Сравнительный анализ структуры и динамики фитопланктона Главного и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1988. С. 63-78.

Корнева Л.Г. Структура и функционирование фитопланктона водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1989. 20 с.

Корнева Л.Г. Структура и динамика фитопланктона водоемов Северо-Двинской водной системы // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 159-175.

Корнева Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993а. С. 50-113.

Корнева Л.Г. Некоторые закономерности изменения структурных показателей фитопланктона в зависимости от уровня трофии вод // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти, 1993б. С. 87.

Корнева Л.Г. Фитопланктон как показатель кислотных условий в небольших лесных озерах // Структура и функционирование экосистем кислотных озер. СПб.: Наука, 1994. С. 65-98.

Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Фитопланктон Горьковского водохранилища // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тезисы докл. Борок, 1995. С. 97-99.

Корнева Л.Г., Соловьева В.В. Структура и распределение фитопланктона водохранилищ Волги // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 50-53.

Коршиков О.А. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Підклас Протококові (Protococcineae). Київ, 1953. Т. 5. 437 с.

Косинская Е.К. Флора споровых растений СССР. Конъюгаты или Сцеплянки (I). Мезотениевые и гонатозиговые водоросли. Т. II. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 163 с.

Косинская Е.К. Флора споровых растений СССР. Десмидиевые водоросли. Т. 4, вып. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1960. 706 с.

Кравченко А.А., Охапкин А.Г., Тухсанова Н.Г. и др. Гидробиологическая и гидрохимическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Материалы Всесоюзн. научн. конф. по проблемам комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Вып. II. Качество и охрана вод. Пермь, 1975. С. 53-54.

Кудрявцев В.М. Продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и численность бактерий в Волге и ее водохранилищах (июль 1969 г.) // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974а. С. 19-27.

Кудрявцев В.М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Волге и ее водохранилищах в 1970 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974б. С. 35-45.

Кузнецова М.А., Шурганова Г.В., Охапкин А.Г. Оценка состояния водных масс водохранилища с помощью индекса видового разнообразия планктона // Формирование экосистем Чебоксарского водохранилища и его береговой зоны. Горький, 1988. С. 46-51. Деп. в ВИНТИ 31.08.88, № 6788-В88.

Кузнецова М.А., Шурганова Г.В., Черников А.А. Анализ процесса трансформации зоопланктоценозов при зарегулировании стока с помощью показателей видового разнообразия // Экология. 1991. № 4. С. 68-72.

Кузнецов С.И. Микробиологическое исследование Горьковского водохранилища // Бюл. Института биологии водохранилищ. 1959. № 3. С. 2-4.

Кузьмин Г.В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1971. 19 с.

Кузьмин Г.В. Современное состояние фитопланктона Волги // Тез. докл. второй конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-2. Борок, 1974. С. 85-90.

Кузьмин Г.В. Биомасса и структура планктонных фитоценозов Горьковского водохранилища // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев: Наукова Думка, 1980. С. 68-75.

Кузьмин Г.В., Балонов И.М. О подледном цветении воды Рыбинс-

190

кого водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1974. N 21. С. 21-26.

Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.

Лаврентьева Г.М. Фитопланктон Горьковского водохранилища (по материалам 1968 г.) // Изв. ГосНИОРХ. 1972. Т. 77. С. 137-139.

Лаврентьева Г.М. Фитопланктон мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974а. Т. 89. С. 37-40.

Лаврентьева Г.М. Фитопланктон мелководий трех водохранилищ Волжского каскада // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Сб. N 12. Л., 1974б. С. 50-54.

Лаврентьева Г.М. Трофическая оценка фитопланктона Горьковского водохранилища (по материалам 1973 г.) // Изв. ГосНИОРХ. 1976а. Т. 110. С. 115-123.

Лаврентьева Г.М. Характеристика фитопланктона озерного участка Горьковского водохранилища в годы с резко различающимся гидрометеорологическим режимом // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1976б. N 29. С. 28-31.

Лаврентьева Г.М. Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. 166 с.

Лаврентьева Г.М. Некоторые аспекты развития фитопланктона Горьковского водохранилища // Горьковское водохранилище. Л., 1979. С. 36-48.

Лаврентьева Г.М. Особенности развития зимнего фитопланктона в малых озерах Северо-Запада СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1981. Т. 162. С. 89-103.

Лаврентьева Г.М. Фитопланктон малых удобряемых озер. М.: Агропромиздат, 1986. 103 с.

Лаврентьева Г.М., Романова А.П. Сравнительная характеристика фито- и бактериопланктона озерной части Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 95. С. 61-66.

Литвинов А.С. Многолетняя и сезонная изменчивость водообмена водохранилищ Волжского каскада // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. международн. конф. Тольятти, 1993. С. 93-94.

Литвинов А.С., Рошупко В.Ф. Термическая характеристика водохранилищ Волжского каскада // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 3-24.

Марголина Г.Л. Интенсивность распада органического вещества в водохранилищах Волги и Дона // Микрофлора, фитопланктон и выс-

шая водная растительность. Л.: Наука, 1967. С. 45-53.

Марголина Г.Л. Микробиологическая характеристика Горьковского водохранилища и интенсивность распада органического вещества в его воде // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 43-47.

Матвиенко А.М. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. М., 1954. 188 с.

Матвиенко О.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Золотисті водорості - Chrysophyta. Т. 3. Ч. 1. Київ. 1965. 365 с.

Матвиенко О.М., Литвиненко Р.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Пірофітові водорості - Pyrrophyta. Т. 3. Ч. 2. Київ. 1977. 384 с.

Матвиенко О.М., Догадіна Т.В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Жовтозелені водорості - Xanthophyta. Т. 10. Київ. 1978. 509 с.

Минеева Н.М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа. Дис. канд. биол. наук. Киев, 1987. 199 с.

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

Минеева Н.М. Продукционные характеристики фитопланктона // Охалкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. С. 207-213.

Минеева Н.М. Формирование первичной продукции водохранилищ Волжского каскада в современных условиях. Пигменты фитопланктона // Водн. ресурсы. 1995. Т. 22, N 6. С. 746-756.

Минеева Н.М., Митропольская И.В. Фитопланктон как показатель состояния водоема: структура, обилие, продуктивность (в печати).

Минеева Н.М., Разгулин С.М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водн. ресурсы. 1995. Т. 22, N 2. С. 218-223.

Михеева Т.М. Связь биомассы и численности фитопланктона // Мониторинг фитопланктона. Новосибирск, 1992. С. 41-55.

Мошкова Н.О. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Улотриксові водорості - Ulotrichales, Кладофорові водорості - Cladophorales. Т. 6. Київ, 1979. 496 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.:

Мир, 1992. 184 с.

Обзор состояния загрязненности поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1980 год. Горький, 1981. 342 с.

Обзор состояния загрязнения поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1981 год. Ч. I. Горький, 1982а. 268 с.

Обзор состояния загрязнения поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1981 год. Ч. II. Горький, 1982б. 149 с.

Обзор состояния загрязнения поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1982 год. Ч. I. Горький, 1983а. 278 с.

Обзор состояния загрязнения поверхностных вод на территории деятельности Верхне-Волжского УГКС за 1982 год. Ч. II. Горький, 1983б. 123 с.

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

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли / Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. М.: Госиздат. 1953. 651 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. Диатомовые водоросли / Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. М.: Сов. Наука. 1951. 619 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли. Xanthophyta / Дедусенко-Шеголева Н.Т., Голлербах М.М. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1962. 272 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. Пирофитовые водоросли / Киселев И.А. М.: Сов. Наука. 1954. 212 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. Эвгленовые водоросли / Попова Т.Г. М. 1955. 281 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые (Chlorophyta: Volvocineae) / Дедусенко-Шеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов А.А. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1959. 230 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). Зеленые водоросли. Класс Улотриксые. Chlorophyta: Ulotrichophyceae, Ulotrichales / Мошкова Н.А., Голлербах М.М. Л. 1986. 360 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11 (2). Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiaceae (2) / Паламарь-Мордвинцева Г.М.

Л. 1982. 624 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 13. Зеленые, красные и бурые водоросли / Виноградова К. Л., Голлербах М. М., Зауер Л. М., Сдобникова Н. В. Л.: Наука. 1980. 248 с.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г. Видовое разнообразие и сукцессия фитопланктона в эвтрофном водохранилище // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского севера: Тез. докл. международн. конф. Петрозаводск: Изд-во Петрозавод. ун-та, 1995а. С. 60-61.

Охапкин А. Г. К вопросу о трансформации видовой структуры планктонных растительных сообществ в ходе аллогенной сукцессии // Четвертая Всероссийская конференция по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995б. С. 112-114.

Охапкин А. Г., Кузьмин Г. В. Оценка сапробности волжских водохранилищ по фитопланктону // Водн. ресурсы. 1978а. N 1. С. 187-190.

Охапкин А. Г., Кузьмин Г. В. Общая характеристика сапробности Горьковского водохранилища по фитопланктону // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1978б. N 40. С. 20-24.

Охапкин А. Г., Кузьмин Г. В. Сравнительная характеристика сапробности каскада волжских водохранилищ // Круговорот веществ и биологическое самоочищение водоемов. Киев: Наукова Думка, 1980. С. 91-100.

Охапкин А. Г., Кузнецова Е. И. Фитопланктон Горьковского водохранилища в 1983 г. // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов: Тез. докл. третьей Поволжской конф. Казань, 1983. С. 196-198.

Охапкин А. Г., Субботина Е. В. Современное состояние фитопланктона Горьковского водохранилища // Структура и динамика растительных сообществ Волго-Вятского региона. Горький, 1987. С. 68-76.

Павлинова Р. М. Биологическое обследование р. Волги в районе от г. Городца до Собчинского затона в 1926 и 1927 гг. // Тр. Института сооружений (Центр. комитет водоохранения). 1930. Вып. 11. С. 3-164.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Випуск VIII. Кон'югати - Conjugatophyceae. Частина 2. Десмідії - Desmidiaceae. Київ. 1986. 319 с.

Паутова В. Н., Номоконова В. И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти, 1994. 188 с.

Попова Т.Г. Флора споровых растений СССР. Эвгленовые водоросли. Т. VIII. Вып. 1. М.-Л.: Наука. 1966. 412 с.

Попова Т.Г., Сафонова Т.А. Флора споровых растений СССР. Эвгленовые водоросли. Т. IX. Вып. 2. Л.: Наука. 1976. 287 с.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Сталинграда. 1. Состав и численность фитопланктона до образования водохранилищ // Тр. ИБВ АН СССР. 1959. Вып. 2(5). С. 52-65.

Приймаченко А.Д. Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР // Тр. ИБВ АН СССР. 1960. Вып. 3(6). С. 59-86.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон Горьковского водохранилища в первые годы его существования (1956-1957) // Тр. ИБВ АН СССР. 1961. Вып. 4(7). С. 3-19.

Приймаченко А.Д. Основные особенности развития волжского фитопланктона после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Гидробиол. журн. 1966а. Т. 2, N 2. С. 17-25.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Тр. ИБВ АН СССР. 1966б. Вып. 11(14). С. 3-35.

Приймаченко А.Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. Киев: Наукова Думка, 1981. 278 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли - показатели солености воды // Диатомовых сборник. Л. 1953. Вып. 1. С. 187-205.

Пушина Л.И. Состав, количественное развитие и распределение фитопланктона Горьковского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИИ ОРХ. 1990. N 318. С. 76-80.

Пырина И.Л. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах // Бюл. ИБВ АН СССР. 1959. N 3. С. 17-20.

Пырина И.Н. Многолетняя динамика хлорофилла и продуктивность фитопланктона Рыбинского водохранилища // Экологические аспекты регуляции роста и продуктивности растений. Ярославль, 1991. С. 253-259.

Пырина И.Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук (в форме научного доклада). СПб., 1995. 48 с.

Пырина И.Л., Сигарева Л.Е. Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972-1976) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 65-89.

Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Многолетняя ди-

намика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука, 1982. С. 69-87.

Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967а. С. 54-60.

Романенко В.И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967б. С. 61-74.

Романенко В.И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1973. N 19. С. 15-18.

Романенко В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 60-67.

Романенко В.И. Температурный оптимум бактериопланктона в Рыбинском водохранилище // Микробиология. 1982. Т. 51, N 5. С. 866-870.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.

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

Сигарева Л.Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1984. 19 с.

Соколов В.В., Чернов Ю.И., Решетников Ю.С. Национальная программа России по сохранению биологического разнообразия // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 4-12.

Сорокин Ю.И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. // Бюл. ИБВ АН СССР. 1961. N 11. С. 3-6.

Сорокин Ю.И., Розанова Е.П., Соколова Г.А. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением С-14 // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. 1959. Т. IX. С. 351-359.

Тарасова Т.Н. Первичная продукция, продукция бактериопланктона и деструкция органического вещества в Горьковском водохранилище // Гидробиол. журн. 1973. Т. IX. N 3. С. 5-11.

Тарасова Т.Н. Первичная продукция и участие бактерий в дест-

рукции органического вещества озерной части Горьковского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Элементы биотического круговорота: Тез. докл. Лиственичное-на-Байкале, 1977. С. 69-73.

Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. М.: Высш. шк., 1977. 250 с.

Терещенко В. Г., Терещенко Л. И., Сметанин М. М. Оценка различных индексов для выражения биологического разнообразия сообществ // Биоразнообразие. Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 86-98.

Терещенкова Т. В. Особенности продуцирования фитопланктона малых удобряемых прудов Северо-Запада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1983. 22 с.

Трифонов И. С. Фитопланктон и первичная продукция // Биологическая продуктивность оз. Красного. Л.: Наука, 1976. С. 69-104.

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

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

Трифонов И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Дис. ... докт. биол. наук (в форме научного доклада). СПб., 1994. 77 с.

Тухсанова Н. Г., Охапкин А. Г. Динамика биогенных элементов в связи с развитием водорослей в Горьковском водохранилище // Круговорот веществ и энергии в озерах и водохранилищах: Тез. докл. Лиственичное-на-Байкале, 1973. С. 82-83.

Унифицированные методы исследования качества вод: Часть III. Методы биол. анализа вод. М.: Наука. 1975. 176 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 227 с.

Царенко П. М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наукова Думка. 1990. 208 с.

Шахматова Р. А., Тухсанова Н. Г., Тарасова Т. Н. и др. Биосток Горьковского водохранилища // Сборник работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 12. Вопросы гидрологии. Л.: Гидрометеиздат, 1975а. С. 32-43.

Шахматова Р. А., Тухсанова Н. Г., Тарасова Т. Н. и др. Гидробиологическая характеристика речного участка Горьковского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 12. Вопросы гидрологии. Л.: Гид-

рометеиздат, 1975б. С. 44-51.

Шмелев Г. А., Субботина Е. В. Продукция фотосинтеза и деструкция органического вещества Горьковского водохранилища за 1974-1979 гг. // Сборник работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 16. Вопросы гидрологии и гидрохимии водных объектов Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1983. С. 51-59.

Шмелева Е. А. Прозрачность, цветность и окисляемость воды Горьковского водохранилища и его притоков // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 12. Вопросы гидрологии. Л.: Гидрометеиздат, 1975. С. 18-31.

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

Юлова Г. А. Фитопланктон Горьковского водохранилища и р. Юг по наблюдениям 1963 года // Тез. докл. к науч. конф. молодых ученых и специалистов сельского хозяйства. Горький, 1966. С. 69-71.

Юлова Г. А. Фитопланктон р. Волги от Городца до Чебоксар: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 25 с.

Ярославцев Н. А. Исследования переформирования берегов Горьковского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 12. Вопросы гидрологии. Л.: Гидрометеиздат, 1975. С. 106-128.

Amblard C. Seasonal succession and strategies of phytoplankton development in two lakes of different trophic states // J. Plankton. Res. 1988. V. 10, N 6. P. 1189-1208.

Bindloss M. E. Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross // Proceedings Royal Society of Edinburgh. 1974. V. 74. P. 157-181.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kung. Sven. Vet. Hand. Fjard. Ser. Stockholm. 1951. Bd. 2. N 1. 163 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kung. Sven. Vet. Hand. Fjard. Ser. Stockholm. 1952. Bd. 3. N 3. 153 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kung. Sven. Vet. Hand. Fjard. Ser. Stockholm. 1953a. Bd. 4. N 1. 158 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kung. Sven. Vet. Hand. Fjard. Ser. Stockholm. 1953b. Bd. 4. N 5. 255 s.

Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Kung. Sven. Vet. Hand. Fjard. Ser. Stokholm. 1955. Bd. 5. N 4. 232 s.

Dillon P.J., Rigler F.H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes // Limnol. Oceanogr. 1974. V. 19, N 5. P. 767-773.

Ettl H. Chlorophyta. I. Phytomonadina // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena. 1983. Bd. 9. 807 s.

Forsberg C., Rydings S.-O., Claesson A., Forsberg A. Water chemical analysis and/or algal assay.- Sewage effluent and polluted lakewater studies // Mitt. Internat. Verein. Limnol. 1978. V. 21. P. 352-363.

Genkal S.I. Large-celled, undulate species of genus *Stephanodiscus* Ehr. in USSR reservoirs: morphology, ecology and distribution // Diatom Research. 1993. V. 8, N 1. P. 45-64.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae) // Biol. (Bratislava). Pr. 1. 1977. V. 23. N 4. 190 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae) // Biol. (Bratislava). Pr. 2. 1980. V. 23. N 6. 195 p.

Hindak F. Studies on Chlorococcal algae (Chlorophyceae) // Biol. (Bratislava). Pr. 3. 1984. V. 30. N 1. 308 p.

Hoyer M.V., Jones J.R. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll "a" in midwestern reservoirs // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1983. V. 40, N 2. P. 192-199.

Huber-Pestalozzi G. Das Phytoplankton des Susswassers. Systematik und Biologie // Thienemanns Binnengewasser. II. Diatomeen. 1942. Bd. 16. H. 2. 549 s.

Jeffrey S.W., Humphrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanzen. 1975. Bd. 167, N 2. S. 191-194.

Karayeva N.I., Genkal S.I. The diatoms of genus *Navicula* Bory (Bacillariophyta) in the Volga river // Limnol. 1993. V. 23, N 4. P. 309-321.

Klapwijk S.P. Biological assessment of the water quality in South-Holland (The Netherlands) // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1988. V. 73, N 5. P. 481-509.

Komarek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen) Ordnung: Chlorococcales // Die Binnengewasser Einzeldarstellungen aus der Limnologie und ihren Nachbargebieten. Stuttgart. 1983. Bd. 16: Das

Phytoplankton Susswassers. Systematik und Biologie. T. 7. H. 1. 1044 s.

Korneva L.G. Some regularities in variations of phytoplankton structure indices in water of different trophic state // Sym. on monitoring of water pollution. Borok, 1994. P. 18.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena. 1986. 876 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Jena. 1988. 596 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Susswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. Jena. 1991a. 576 s.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamliteraturverzeichnis. Teil 1-4 // Susswasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart. Jena. 1991b. 437 s.

Likens G.E. Primary production of inland aquatic ecosystems. In.: Primary Productivity of Biosphere. Berlin, Heidelberg, New York.: Springer-Verlag. 1975. P. 187-215.

Litvinov A.S., Mineeva N.M. Characteristics of the summer hydrological regimen and chlorophyll distribution in the Volga River reservoirs // Int. Revue ges. Hydrobiol. 1994. V. 79, N 2. P. 229-234.

Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr. 1967. V. 12, N 2. P. 343-346.

Mineeva N.M. Variations of phytoplankton pigments in large multipurpose reservoirs in response of the trophic state changes // Water Sci. and Technol. (in press).

Nicholls K.H., Dillon P.J. An evaluation of phosphorus - chlorophyll - phytoplankton relationships for lakes // Int. Rev. ges. Hydrobiol. 1978. V. 63, N 2. P. 141-154.

Ogawa Y., Ishimura S. Phytoplankton Diversity in Inland Waters of Different Trophic Status // Jap. J. Limnol. 1984. V. 45, N3. P. 173-177.

Parsons T.R., Strickland J.D.H. Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Marine 200

Res. 1963. V. 21, N 3. P. 155-163.

Patrick R. Importance of diversity in the functioning and structure of riverine communities // *Limnol. Oceanogr.* 1988. V. 33, N 6 (part 1). P. 1304-1307.

Patrick R., Reimer C.H. The diatoms of the United States. Exclusive of Alaska and Hawaii // *Monograph. Acad. Natur. Sc. Philadelphia.* 1966. N 3. 688 p.

Pieterse A.J.H., van Zyl J.M. Observations on relation between phytoplankton diversity and environmental factors in the Vaal River at Balkfontein, South Africa // *Hydrobiol.* 1988. V. 169, N 2. P. 199-207.

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

Reynolds C.S. The ecology of freshwater phytoplankton. London, N.Y., New Rochell, Melbourne, Sydney: Cambridge University Press. - Cambridge, 1984. 384 p.

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

Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // *Ergebn. der Limnol. H. 7. Arch. fur Hydrobiol. Beiheft.* 7. 1973. P. 1-218.

Starmach K. Chrysophyta. I. Chrysophyceae // *Flora Ślasko-wodna Polski.* Warszawa. 1968. T. 5. 598 s.

Starmach K. Euglenophyta - Eugleniny // *Flora Ślaskowodna Polski.* Warszawa. 1983. T. 3. 594 s.

Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa.* Jena. 1985. Bd. 1. 515 s.

The River Volga and Its Life. Hague-Boston-London, 1979. 350 p.

Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // *Netherland J. Aquat. Ecol.* 1994. V. 28, N 1. P. 117-133.

Vollenweider R.A. Das Nährstoffbelastungsconzept als Grundlage für den eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // *Zeitschrift für Wasser und Abwasser Forschung.* 1979. Bd. 12, N 2. S. 46-56.

Watson R.A., Osborne P.L. An algal pigment ratio as an indi-

cator of the nitrogen supply to phytoplankton in three Norfolk
broads // Freshwater Biol. 1979. V. 9, N 6. P. 585-594.

Wegl R. Index für die Limnosaprobitat // Wasser und Abwas-
ser. 1983. Bd. 26. P. 1-175.

CYANOPHYTA

Chlorococcales

- Aphanothece clathrata* W. et G.S. West f. *clathrata* П, к, И, β
A. clathrata f. *brevis* (Bachm.) Elenk. П, б, И
A. elabens (Breb.) Elenk. П, к, И
A. globosa Elenk. П
A. saxicola Näg. f. *saxicola* Об, к, И
A. saxicola f. *endophytica* (W. et G.S. West) Elenk. Э, к, И
A. saxicola f. *nidulans* (P. Richt.) Elenk. Э, к, И
A. stagnina (Spreng.) B.-Peters. et Geitl. emend. П, к, И, Ин, о-β
Coelosphaerium kuetzingianum Näg. П, к, И, Ин, β-о
Dactylococcopsis acicularis Lemm. П, к, о-β
D. elenkinii Roll П, к
D. raphidioides Hansg. f. *raphidioides* П, о
D. raphidioides f. *falciformis* Printz П
D. scenedesmoides Nyg. П, б
D. smithii R. et F. Chod. П, о
Eucapsis alpina Clem. et Shantz П, с-а, И, Ин
Gloeocapsa crepidium Thur. Б, к, И
G. limnetica (Lemm.) Hollerb. П, к, И, о-β
G. minima (Keissl.) Hollerb. П, к
G. minor (Kütz.) Hollerb. П, к
G. minuta (Kütz.) Hollerb. П, к, Ор, Ин, о
G. turgida (Kütz.) Hollerb. Л, к, Ор, с
Gomphosphaeria aponina Kutz. f. *aponina* П, к, Ор, Ин, β
G. aponina f. *multiplex* (Nyg.) Elenk. П, к, И, Ин
G. lacustris Chod. f. *lacustris* П, к, И, Ин, с-β
G. lacustris f. *compacta* (Lemm.) Elenk. П, к, И, β-о
G. rosea (Snow) Lemm. П, б, И, β-о
Merismopedia elegans A. Br. П, к, И, Ин, β-о
M. glauca (Ehr.) Näg. П, к, И, Ин, β
M. major (Smith) Geitl. П, к, И, β-о
M. minima G. Beck О-П, к, Ор, Ал
M. punctata Meyen П, к, И, Ин, β
M. tenuissima Lemm. П, к, Ор, Ин, β-α
Microcystis aeruginosa Kütz. emend. Elenk. f. *aeruginosa* П, к, Ор, Ал, β
M. aeruginosa f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk. П, к
M. endophytica (G.M. Sm.) Elenk. Э, к, И
M. grevillei (Hass.) Elenk. emend. Л, к, Ор, Ал, β-о
M. holsatica Lemm. П, к, Ор
M. incerta (Lemm.) Starm. comb. nov. П, к, И
M. pulverea (Wood) Forti emend. Elenk. П, к, И, о-β
M. viridis (A. Br.) Lemm. П, к, И, Ал, о-β
M. wesenbergii Komarek П, к, Ор, Ал, β
Rhabdoderma lineare Schmidle et Laut. emend. Hollerb. f. *lineare* П, к, Ор, β
R. lineare f. *spirale* (Wolosz.) Hollerb. П, с, Ор

Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk. П, к, И, β

Synechocystis aquatilis Sauv. Л, к, И

Nostocales

Anabaena affinis Lemm. П, к, И, β

A. circinalis (Kütz.) Hansg. П, к, И, β-о

A. contorta Bachm. П, к, И

A. flos-aquae (Lyngb.) Breb. f. *flos-aquae* П, к, И, β

A. flos-aquae f. *aptecariana* Elenk. П

A. flos-aquae f. *jacutica* (Kissel.) Elenk. П, β

A. lemmermannii P. Richt. П, к, И, β

A. macrospora Kleb. П, к, о-β

A. planctonica Brunnth. П, к, И, β-α

A. scheremetievi Elenk. f. *scheremetievi* П, к, И, Ал, β

A. scheremetievi f. *ovalispora* Elenk. П, к, И

A. solitaria Kleb. П, к, И, β-о

A. spiroides Kleb. f. *spiroides* П, к, И, Ал, β

A. spiroides f. *contracta* (Kleb.) Elenk. П, к

A. spiroides f. *crassa* (Lemm.) Elenk. П, к, И

A. spiroides f. *meyeriana* (Meyer) Elenk. П, к, И

A. spiroides f. *woronichiana* Elenk. П, β, И

A. spiroides f. *ucrainica* (Schkorb.) Elenk. П

Aphanizomenon flos-aquae (L.) Ralfs П, к, Ор, β-α

A. issatchenkoi (Ussatsch.) Pr. -Lavr. П, к, Ор, о-β

Gloeotrichia echinulata (J.S. Sm.) P. Richt. П, к, И, о-β

Nostoc kihlmani Lemm. П, о-β

Oscillatoriales

Lyngbya bipunctata Lemm. П, к, Гл, Ал

L. contorta Lemm. П, к, Гл

L. endophytica Elenk. et Hollerb. Э, к, И

L. lacustris Lemm. П, к, И

L. limnetica Lemm. П, к, Ор, Ин, β-α

Oscillatoria agardhii Gom. П, к, И, β

O. amoena (Kütz.) Gom. Б, к, о

O. chalybea (Mert.) Gom. Б, к, Гл, α

O. geitleri Kissel. П, Гл

O. geminata (Menegh.) Gom. П, к, Ор, Ин

O. irrigua (Kütz.) Gom. Б, к, И

O. limnetica Lemm. П, к, И, о-β

O. limosa Ag. Б, к, Гл, Ал, β-α

O. nitida Schkorb. П

O. planctonica Wolosz. П, к

O. redekei van Goor П, к, И, о-β

O. tenuis Ag. Б, к, Ор, α

Phormidium autumnale (Ag.) Gom. Б, к, β-α

P. foveolarum (Mont.) Gom. П, к, Ор, α

P. frigidum F.E. Fritsch П, к, И

P. molle (Kütz.) Gom. Л, к, И, β

P. mucicola Hub. - Pestalozzi et. Naum. Э, к, И, о-β

P. tenue (Menegh.) Gom. П, к, И, о-α

Pseudanabaena galeata Böcher Л, Ор

Romeria elegans (Wolosz.) Kocz. П, к, И, β-о
Spirulina Jenneri (Hass.) Kütz. П, к, р-α

CHRYSTOPHYTA

Chromulinales

Chromulina echinocystis Conr. П
C. pascheri Hofen. П
C. tenera Matv. П
Chrysamoeba radians Klebs П, о
Chrysococcus biporus Skuja П, к, И, ИИ, о-β
C. bisetus (Schill.) Conr. П, к
C. rufescens Klebs var. *rufescens* П, к, И, ИИ, о-β
C. triporus Matv. П, к, И, ИИ, о-β
Kephyrion inconstans (Schmid) Bourr. Л, б, И, β
K. rubri-claustri Conr. Л, б, И, о

Ochromonadales

Chrysosphaerella longispina Laut. П, о-β
Dinobryon acuminatum Ruttn. Л, И
D. bavaricum Imhof var. *bavaricum* П, к, И, о
D. cylindricum Imhof var. *cylindricum* Л, о-β
D. cylindricum var. *palustre* Lemm. Л
D. divergens Imhof var. *divergens* П, к, И, β
D. divergens var. *angulatum* (Seligo) Brunnth. П, к, И
D. divergens var. *schauinslandii* (Lemm.) Brunnth. П, к, И, ИИ
D. korschikovii Matv. П
D. sertularia Ehr. П, к, И, Ал, β
D. sociale Ehr. var. *sociale* П, к, И, о
D. sociale var. *stipitatum* (Stein) Lemm. П, к, И, о
D. suecicum Lemm. Л, б, И, о
Mallomonas acaroides Perty П, к, И, β
M. acrocomos Ruttn. П, к, И, о
M. caudata Iwan. em. Krieg. П, к, И
M. coronata Boloch. П
M. dentata Conr. П
M. fastigata Zachar. П, о
M. producta Iwan. П
M. tenuis Conr. П
M. tonsurata Teil. em. Krieg. var. *tonsurata* П, к, И, β
M. tonsurata var. *alpina* (Pasch. et Ruttn.) Krieg. П, б, И
Ochromonas neustica Skuja П
Pseudokephyrion schilleri (Schill.) Conr. Л, к, И
Synura petersenii Korsch. П, И, β
S. sphagnicola Korsch. Л, к, Гб, ИИ, о
S. splendida Korsch. П, к, ИИ
S. uvella Ehr. em. Korsch. П, к, И, β
Uroglana americana Calkins П, о-β
U. conradii Schill. П
U. europaea (Pasch.) Conr. П, о-β
U. gracilis (Korsch.) Bourr. П
U. proxima Korsch. et Matv. П

Monosigales

Diploeca flava (Korsch.) Bourr. П, β

Salpingoeca frequentissima (Zachar.) Lemm. П, β-о

BACILLARIOPHYTA

Thalassiosirales

Cyclostephanos dubius (Frike) Round П, к, Ор/Гл, Ал, β

Cyclotella atomus Hust. П, к, Гл

C. catenata Brun. П, с-а, о

C. comensis Grun. П, с-а

C. cyclopuncta Hak. et Carter П

C. distinguenda Hust. П, к, И, о

C. glomerata Bachm. П, с-а, о

C. kuetzingiana Thw. П, к, Гл, о-β

C. meneghiniana Kütz. П, к, Гл, Ал, α-β

C. ocellata Pant. П, б, И, о-β

C. planctonica Brunnth. П, с-а

C. radiosa (Grun.) Lemm. П, к, И, Ал, о

C. stelligera Cl. et Grun. П, к, И, Ал, β

Skeletonema potamos Weber П, к, И

S. subsalsum (A. Cl.) Bethge П, к, Гл, Ал

Stephanodiscus agassizensis Hak. et Kling П, к, И, Ал, о-β

S. binderanus (Kütz.) Krieg. П, к, Гл, β

S. delicatus Genkal П, к, И

S. hantzschii Grun. П, к, И, Ал, α

S. invisitatus Hohn et Hellerman П, к, И, Ал

S. makarovae Genkal П, к, И, Ал

S. minutulus (Kütz.) Cleve et Moller П, к, Гл, Ал

S. triporus Genkal et Kuzmin var. *triporus* П, к, И, Ал

S. triporus var. *volgensis* Genkal П, к, И, Ал

Thalassiosira bramaputrae (Ehr.) Hak. et Locker П, к, Гл

T. guillardii Hasle П, б, Гл, Ал

T. incerta Makar. П, б, Ор

T. pseudonana Hasle et Heimdal П, к, Ор

Melosirales

Aulacosira alpigena (Grun.) Krammer П, с-а, И, Ал, о

A. ambigua (Grun.) Sim. П, к, И, Ал, β-о

A. granulata (Ehr.) Sim. П, к, И, Ал, β-α

A. islandica (O. Müll.) Sim. П, с-а, И, Ин, β-о

A. lirata (Ehr.) Ross П, с-а, И

A. subarctica (O. Müll.) Haworth П, с-а, И, Ал

Melosira cataractarum (Hust.) Sim. Л

M. moniliformis (O. Müll.) Ag. П, к, Мг

M. varians Ag. П, к, Гл, Ал, β

Coscinodiscales

Actinocyclus variabilis (Makar.) Makar. П, Мг

Biddulphiales

Acanthoceras zachariasii (Brun.) Sim. П, к, И, о-β

Rhizosolenia eriensis H. Sm. П, к

R. longiseta Zachar. П, к, о

Araphales

- Asterionella formosa* Hass. П, к, И, Ал, о-β
Diatoma hyemalis (Roth) Heib. Л, с-а, И, о
D. moniliformis Kütz. Л, Гл, Ин
D. tenuis Ag. П, к, Гл, Ин, β-о
D. vulgaris Bory Л, к, И, Ал, β
Morphotyp vulgaris
Morphotyp ovalis
Morphotyp producta
Fragilaria bidens Heib. Л, к
F. brevistriata Grun. Л, к, И, Ал, о
F. capucina Desm. var. *capucina* П, к, И, Ал, β-о
F. capucina var. *gracilis* (Østr.) Hust. П, И, Ин, о
F. capucina var. *mesolepta* (Rab.) Rab. П, И, Ин
F. capucina var. *rumpens* (Kütz.) Lange-Bertalot П, И, Ин
F. capucina var. *vaucheriae* (Kütz.) Lange-Bertalot Об, б, И, Ал
F. construens (Ehr.) Grun. f. *construens* Л, к, И, Ал, о-β
F. construens f. *binodis* (Ehr.) Hust. Об, к, И, Ал
F. construens f. *exigua* (W. Sm.) Hust. Л, к, И, Ал
F. construens f. *venter* (Ehr.) Hust. Об, к, И, Ал
F. crotonensis Kitt. П, к, Гл, Ал, β-о
F. famelica (Kütz.) Lange-Bertalot Л, к, Гл, Ал
F. nitzschloides Grun. Л, б, Гб
F. pinnata Ehr. Л, к, Гл, Ал, о
F. virescens Ralfs var. *virescens* Об, б, И, о
F. virescens var. *mesolepta* Schonf. Об, б, И
Meridion circulare (Grev.) C. A. Ag. Л, к, Гб, Ал, х
Opephora olsenii Møller Л, к, Гл, Ал
Synedra acus Kütz. var. *acus* П, к, И, Ал, β-о
S. acus var. *angustissima* Grun. П, к, И, Ин, β-о
S. acus var. *radians* Kütz. П, к, И
S. amphicephala Kütz. Об, Ор, х
S. berolinensis Lemm. П, к, И, β
S. cf. minuscula Grun. Об
S. cyclosum Brutschy Об, к, И
S. pulchella (Ralfs) Kütz. Об, к, Мг, α-р
S. rumpens Kütz. Об, к, И, Ин, о-β
S. tabulata (Ag.) Kütz. Л, к, Мг, α-β
S. ulna (Nitzsch.) Ehr. var. *ulna* Л, к, И, Ин, β
S. ulna var. *aequalis* (Kütz.) Hust. Л, к
S. ulna var. *amphirhynchus* (Ehr.) Grun. Л, к, И
S. ulna var. *danica* Kütz. П, к, И, Ал, β-о
S. ulna var. *oxyrhynchus* (Kütz.) V. H. Л, к
S. vaucheriae Kütz. Об, б, Гб, Ац, β-α
Tabellaria fenestrata (Lyngb.) Kütz. П, к, И, Ац, о-β
T. flocculosa (Roth) Kütz. П, с-а, И, Ац, х-о

Raphales

- Achnanthes hauckiana* Grun. Л
A. haynaldii Schaarsch. Об
A. biasoletiana (Kütz.) Grun. Об, к, Гл

Achnanthes lanceolata (Breb.) Grun. var. *lanceolata* Об, к, И, Ал, β
A. lanceolata var. *elliptica* Cl. Об, с-а, И, Ал
A. lanceolata var. *minuta* (Skv.) Sheshuk. Об, И
A. lanceolata var. *rostrata* (Østr.) Hust. Об, к, И, Ал
A. minutissima Kütz. Об, к, И
Amphora calumetica (Thomas) M. Perag. Б, б
A. delicatissima Krasske Б, Мг
A. inariensis Krammer Б, с-а, Гб
A. libyca Ehr. Б, к, И, Ал
A. ovalis (Kütz.) Kütz. Б, к, Ор, о-β
A. pediculus (Kütz.) Grun. Б, к, И, Ал, о-β
A. veneta Kütz. Б, к, И
Caloneis amphisbaena (Bory) Cl. Б, к, И, β-α
C. bacillum (Grun.) Cl. Б, б, И, Ал, χ
Cocconeis pediculus Ehr. Об, к, Гл, Ал, β-о
C. placentula Ehr. var. *placentula* Об, б, И, Ал, о-β
C. placentula var. *euglypta* (Ehr.) Cl. Об, б, И, Ал
C. placentula var. *intermedia* (Herib. et Perag.) Cl. Об, к, И
C. thumensis A. Mayer Об, б
Cymatopleura brunii Petit ex Brun Л, б, И
C. elliptica (Breb.) W. Sm. var. *elliptica* Л, б, Ор, β
C. elliptica var. *hibernica* (W. Sm.) V. H. Л, к, Ор
C. solea (Breb.) W. Sm. var. *solea* Л, к, И, Ал, β-α
C. solea var. *apiculata* (W. Sm.) Ralfs Л, к, И, Ал, β-α
Cymbella cistula (Ehr.) Kirchn. Об, б, И, Ал, о
C. ehrenbergii Kütz. Об, к, И, Ал, о-β
C. elginensis Krammer Об, с-а, И, Ин, β
C. hebridica (Grun.) Cl. Об, с-а, И, Ал
C. lanceolata (Ehr.) Kirchn. Об, б, И, Ал, β-о
C. minuta Hilse ex Rab. Об, к, И, Ин, β
C. naviculiformis (Auersw.) Cl. Об, к, И, Ин, о
C. obscura Krasske Об, с-а
C. prostrata (Berk.) Cl. Об, к, И, Ал, β
C. silesiaca Bleisch. Об, к, И, Ин, о-α
C. tumida (Breb.) V. H. Об, б, И, Ал, β
C. tumidula Grun. Об, к
Diploneis puella (Schum.) Cl. Б, к, И
Entomoneis ornata (Bail.) Reimer П, к, И, Ал, о
Epithemia sp.
Eunotia bilunaris (Ehr.) Mills Л, к, И, Ин, о
E. praerupta Ehr. var. *praerupta* Л, с-а, Гб
E. praerupta var. *bigibba* (Kütz.) Grun. Л, с-а, Гб
Frustulia rhomboides (Ehr.) De Toni Л, к, И, о
Gomphonema acuminatum Ehr. Об, к, И, Ал, β
G. angustatum (Kütz.) Rabenh. + *G. parvulum* (Kütz.) Kütz.
Об, к, И, Ал, β
G. angustum Ag. Об, к
G. clavatum Ehr. Об, к, Гл, Ин, о
G. minutum (C. Ag.) C. Ag. Об, β
G. olivaceum (Horn.) Breb. var. *olivaceum* Об, к, И, β

Gomphonema olivaceum var. *calcareum* (Cl.) Cl. Об, к, И, β
G. olivaceum var. *minutissimum* Hust. Об, к, И
G. truncatum Ehr. Об, к, И, Ал, β
Gyrosigma acuminatum (Kütz.) Raben. Б, к, И, Ал, β
G. spenceri (Quek.) Griff. et Henfr. Б, к, Мг
Hantzschia amphioxys (Ehr.) W. Sm. Б, к, И, Ин, α
Navicula amphibola var. *orientalis* (I. Kiss.) Zabelina Л, б
N. atomus (Kütz.) Grun. var. *atomus* Б, к, Гл, Ал, β-α ~
N. atomus var. *permitis* (Hust.) Lange-Bertalot Б, Гл, β-α
N. bacillum Ehr. Б, к, Гл, β-о
N. capitata Ehr. var. *capitata* Л, к, И, Ал, β-α
N. capitata var. *hungarica* (Grun.) Ross Л, к, Гл, Ал
N. capitatoradiata Germain Б, к, И, Ал, β
N. cincta (Ehr.) Ralfs Б, к, Гл, β-α
N. clementis Grun. Б, Гл
N. cocconeiformis Greg. ex Greville Б, к, Гб
N. costulata Grun. Б, к, Гл, Ал
N. cryptocephala Kütz. Б, к, И, Ал, α
N. cuspidata (Kütz.) Kütz. Б, к, И, Ал, α
N. decussis Østr. Б, о
N. exigua (Greg.) Grun. Б, к, И, о-β
N. krasskei Hust. Б, к, о
N. lacustris Greg. var. *lacustris* Б, б, И, Ин, о
N. lacustris var. *parallela* Wisl. et Kolbe Б
N. lanceolata (Ag.) Ehr. Б, к, И, Ал
N. cf. lesmonensis Hust. Б
N. menisculus Schum. Б, б, Гл, Ал, β
N. minima Grun. Б, к, β
N. minuscula Grun. Б, б, Гл, Ал, β
N. mutica Kütz. Б, к, И, β
N. oppugnata Hust. Б
N. paramutica Bock Б
N. peregrina (Ehr.) Kütz. Б, к, Мг
N. phyllepta Kütz. Б, к, Мг
N. placentula (Ehr.) Kütz. Б, к, И, Ал, о
N. platystoma Ehr. Б, к, И
N. pseudanglica Lange-Bertalot Б, к, И, Ал
N. pupula Kütz. var. *pupula* Б, к, Гл, Ин, β
N. pupula var. *mutata* (Krasske) Hust. Б, к, Гл
N. radiosa Kütz. Б, к, И, Ин, β
N. recens (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot Б
N. reinhardtii (Grun.) Grun. Б, к, И, о
N. rhynchocephala Kütz. Л, к, И, Ал, α
Navicula rotaeana (Rabenh.) Grun. Б
N. soehrensensis Krasske Б, к, Гб, Ин, о
N. stankovicii Hust. Б, о
N. tripunctata (O.F. Müll.) Bory Б, б, И, Ал, о
N. tuscula Ehr. var. *tuscula* Б, к, И, Ал, о-β
N. tuscula var. *intermedia* I. Kiss. Б, к, И
N. veneta Kütz. Б, к, Гл, Ал, α

Navicula viridula (Kütz.) Ehr. var. *viridula* Л, к, И, Гл, **α**
N. viridula var. *rostellata* (Kütz.) Cl. Л, И
N. weinzierlii Schimanski Б
Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm. Л, к, И, **α-β**
N. acidoclinata Lange-Bertalot Л, к, Гб, Ин, **о**
N. acula Hantzsch. Об, б, И
N. angustata (W. Sm.) Grun. Б, к, Ор, Ал, **α**
N. aurariae Cholnoky Об, к, Гл
N. calida Grun. Л, к, Гл
N. capitellata Hust. Л, к, Мг, Ал, **α**
N. constricta (Kütz.) Ralfs Л, к, Гл, Ал, **α**
N. dissipata (Kütz.) Grun. Л, к, Ор, **β**
N. dubia W. Sm. Л, к, Мг, Ал, **α-β**
N. fasciculata (Grun.) Grun. Л, к, Мг, Ал
N. fonticola Grun. Б, б, И, Ал, **о-β**
N. gracilis Hantzsch. Б, б, И, Ин, **β-о**
N. heufleriana Grun. Б, б, И, **о**
N. hamburghensis Lange-Bertalot Л, с-а, Гб, **о**
N. hungarica Grun. Л, к, Мг, Ал, **α**
N. levidensis (W. Sm.) Grun. var. *levidensis* Б, к, Мг, **о-α**
N. levidensis var. *victoriae* (Grun.) Cholnoky Б, б, Гл
N. linearis (Ag.) W. Sm. var. *linearis* Б, б, И, Ал, **о**
N. linearis var. *subtilis* (Grun.) Hust. Б
N. palea (Kütz.) W. Sm. var. *palea* Б, б, И, Ин, **α**
N. palea var. *debilis* (Kütz.) Grun. Б, к, Гб
N. palea var. *tenuirostris* Grun. Б, б, И, Ин
N. paleacea (Grun.) Grun. П, б, И, **α-β**
N. cf. pellucida Grun. Л, к, Мг, Ал
N. pusilla Grun. П, к, И
N. recta Hantz. Б, б, И, Ал, **β-α**
N. rosenstokii Lange-Bertalot Б, Гл
N. sigma (Kütz.) W. Sm. Л, к, Мг
N. sigmoidea (Nitzsch.) W. Sm. Б, к, И, **β-α**
N. sublinearis Hust. Б, б, И
N. tubicola Grun. П, к, Мг, Ал
N. vermicularis (Kütz.) Hantz. Б, б, И, **β**
Oestrupia zachariasii (Reich.) Hust. Б, с-а
Pinnularia borealis Ehr. Б, с-а, И, Ин, **х-о**
P. interrupta W. Sm. Б, к, И, Ац, **о-β**
P. viridis (Nitzsch.) Ehr. Б, б, И, Ин, **о-β**
Rhoicosphenia abbreviata (C. Ag.) Lange-Bertalot Об, к, Гл, Ал, **β**
Rhopalodia gibberula (Ehr.) O. Müll. Об-Б, Гл, Ал
Stauroneis borrichii (Peters.) Lund Б, к
S. phoenicenteron f. *gracilis* (Dipp.) Hust. Б, к, Гл
Surirella angusta Kütz. Л, к, И, Ал, **β**
S. bribissonii Krammer et Lange-Bertalot Л, к, Гл
S. capronii Breb. Б, **β**
S. lapponica A. Cl. Л, с-а, Гб
S. minuta Breb. Л, к, И, Ал, **β**

XANTHOPHYTA

Heterococcales

- Centrtractus belonophorus* Lemm. П, к, Ор, Ин, α - β
Characiopsis borziana Lemm. α β
Goniochloris fallax Fott П, к, Гл, Ин, β
G. laevis Pasch. Л, α
G. mutica (A. Br.) Fott Л, к, Ор, Ин, β
G. pulchra Pasch. П, к, Ор, Ин
G. smithii (Bourr.) Fott Л, к, Ор, α - β
Ilsteria quadrijuncta Skuja П
Nephrodiella lunaris Pasch. П, Ац
Ophiocytium capitatum Wolle Л, к, Ор, Ин, α
Peroniella hyalothecae Gobi Э, к
Pseudopolyedriopsis skujae Hollerb. П
Pseudostaurastrum enorme (Ralfs) Chod. П, β - α
P. hastatum (Reinsch) Chod. П, β - α
Tetraplektron tribulus (Pasch.) Fott Л, к, β
Tribonematales
Tribonema affine West Б, б, Гб, Ин

CRYPTOPHYTA

Cryptomonadales

- Chroomonas acuta* Uterm. П, к, И, β - α
C. caudata Geitl. П, к, β
C. minima Czosnowski Л
Chroomonas sp.
Cryptomonas cf. *borealis* Skuja П, Гб
C. caudata Schiller П, к
C. compressa Pasch. П, к
C. curvata Ehr. П, к, Ор, Ин, β
C. erosa Ehr. Л, к, Гл, Ин, β
C. gracilis Skuja П, α - β
C. marssonii Skuja П, к, И, β - α
C. obovata Skuja П, к, И, Ин, α
C. ovata Ehr. П, к, И, Ин, β - α
C. cf. phaseolus Skujia П, И, α - β
C. reflexa (Marss.) Skuja Л, β - α
C. salina Wisl. Л, Мг
Rhodomonas lens Pasch. et Ruttn. П, а, И, Ин, α - β
R. pusilla (Bachm.) Javorn. П, к, И, α - β

DINOPHYTA

Gymnodiniales

- Gymnodinium aeruginosum* Stein П, к, β - α
G. paradoxum Schilling П, к
G. rotundatum Klebs П, к
Gymnodinium sp.

Peridinales

- Ceratium cornutum* (Ehr.) Clap. et Lachm. П, к, α
C. hirundinella (O.F. Müll.) Schrank П, к, И, Ин, α

Glenodinium caspicum (Ostenf.) Schiller П, ст, Мг
G. elpatiewskyi (Ostenf.) Schiller П, к, И, Ин
G. leptodermum Harris П
G. oculatum Stein П, к
G. penardii Lemm. П, к, И, Ин, о-β
G. penardiforme (Lind.) Schiller П, к, И, Ин, о-β
G. pulvisculus (Ehr.) Stein П, к, Ор, Ин
G. pygmaeum (Lind.) Schiller П, к, И, Ин
G. quadridens (Stein) Schiller П, к, Ор, Ин
G. rotundum (Lebour) Schiller П, к
Peridinium aciculiferum Lemm. П, к, Ор, Ин, о-β
P. bipes Stein f. *bipes* П, к, Ор, Ин, о-β
P. bipes f. *tabulatum* (Ehr.) Lefevre П, к, Ор, Ин, о
P. cinctum (O.F.M.) Ehr. П, к, И, Ин, о-β
P. inconspicuum Lemm. П, к, Гл, о
P. latum Pauls П, к, Ор, Ал
P. palatinum var. *anglicum* (G.S. West) Lefevre П
P. voltzii Lemm. П
P. willei Huitf.-Kaas П, к, И, о-β

RAPHIDOPHYTA

Chloromonadales

Vacuolaria sp.

EUGLENOPHYTA

Euglenales

Astasia klebsii Lemm. Л, α
Colacium cyclopicola (Gickl.) Woronich. et Popova Э, к, И, Ин, α
C. vesiculosum Ehr. Э, к, И, Ин, β
Euglena acus Ehr. Л, к, И, Ин, β
E. korschikovii Goidics Л, к
E. limnophila var. *swirenkoi* (Arnoldi) Popova Л, И
E. oxyuris Schmarda Л, к, И, Ин, β-α
E. spirogyra var. *torta* Prijm. Л, И, Ин
E. texta (Duj.) Hübner Л, к, И, Ин, β
E. viridis Ehr. Л, к, И, Ин, р-α
Lepocinclis ovum (Ehr.) Lemm. Л, к, И, Ин, α-β
L. steinii Lemm. Л, к, И, Ин, β
Phacus acuminatus Stokes Л, к, И, Ин, β-α
P. agilis Skuja Л, β
P. caudatus Hübner Л, к, И, Ин, β
P. cylindraceus Popova Л, И
P. globosus Pochm. Л
P. longicauda (Ehr.) Duj. Л, к, И, Ин, α-β
P. oscillans Klebs Л, к, И, Ин
P. parvulus Klebs Л, к, И, Ин, β
P. pleuronectes (Ehr.) Duj. var. *pleuronectes* Л, к, И, Ин, β-α
P. pleuronectes var. *prunoideus* (Roll) Popova Л, к, И, Ин
P. pyrum (Ehr.) Stein П, к, И, Ин, β
P. skujae Skv. Л, к, И, Ин, о-β

Strombomonas acuminata (Schmarda) Defl. Л, к, И, Ин, β
S. praeliaria (Palmer) Defl. Л
S. urceolata (Stokes) Defl. Л, β
Trachelomonas dybowskii Drez. Л, к, И, Ин
T. hispida (Perty) Stein emend. Defl. П, к, И, Ин, β
T. intermedia Dang. П, к, И, Ин, β
T. oblonga Lemm. П, к, И, Ин, β
T. planctonica Swir. П, к, И, Ал, β
T. silvatica Swir. П, И, Ин
T. volvocina Ehr. var. *volvocina* П, к, И, Ин, β
T. volvocina var. *compressa* Drez. П
T. volvocina var. *subglobosa* Lemm. П, к, И, Ин
T. volvocinopsis Swir. П, к, И, Ин, β

CHLOROPHYTA

Tetraselmiales

Tetraselmis arnoldii (Pr.-Lavr.) Norris et al. П
T. cordiformis (Carter) Stein П, β

Dunaliellales

Polytomella agilis Aragao Л, p

Chlamydomonadales

Carteria crucifera Korsch. П, α-β
C. globosa Korsch. П, к, И
C. klebsii (Dang.) France П, β
C. multifilis (Fres.) Dill П, β-α
C. pascheri Skuja П
Chlamydomonas asymmetrica Korsch. П
C. conocylindrus var. *elongata* (Pasch.) Ettl П
C. debaryana var. *atactogama* (Korsch.) Gerloff П
C. ehrenbergii Gorosch. П, α
C. elegans G.S. West П
C. elliptica Korsch. П
C. globosa Snow П, к, Ор, Ин, β
C. gracilis Snow П
C. monadina Stein П, к, И, β
C. pertusa Chod. П, к, Ор, Ал, β
C. proboscigera var. *conferta* (Korsch.) Ettl П
C. reinhardtii Dang. П, к, Ор, Ин, α
C. similis Korsch. П
C. speciosa Korsch. П
C. tetragama (Bohl.) Ettl П
Chlorogonium elongatum (Dang.) Dang. П, к, α
C. euchlorum Ehr. П, к, И, α-p
C. fusiforme Matw. П
Chloromonas infirma (Gerloff) Silva П
C. insignis (Anach.) Gerloff et Ettl П
C. paradoxa Korsch. П
Dismorphococcus coccifer Korsch. П
Gloeomonas kupfferi (Skuja) Gerloff П
G. mucosa (Korsch.) Ettl П, Гб, Ин

Phacotus pallidus Korsch. П
Phyllariochloris phacoides (Korsch.) Pasch. et Jahoda П
Pseudocarteria mucosa (Korsch.) Ettl П
Pteromonas aculeata Lemm. П, к, И, β
P. angulosa (Carter) Lemm. П, к, И, β
P. robusta Korsch. Л
P. spinosa Nyg. П
P. torta Korsch. П, к, И
Scherffelia defomis Skuja П
Selenochloris quadriloba (Korsch.) Ettl П
Sphaerellopsis aulata (Pasch.) Gerloff П, β
Thorakomonas sp.
Tetraselmis arnoldii (Pr.-Lavr.) Norris et al. П, Гл
Volvocales
Eudorina cylindrica Korsch. П, к, И, α-β
E. elegans Ehr. П, к, И, β
Gonium pectorale O.F. Müll. П, к, И, α
Pandorina charkowiensis Korsch. П, к, И, β
P. morum (O.F. Müll.) Bory П, к, И, β
Volvox aureus Ehr. П, к, И, β
V. globator Linne П, к, И, β
Tetrasporales
Paulschulzia pseudovolvox (Schulz) Skuja П, к
Chlorococcales
Acanthosphaera tenuispina Korsch. П, И
A. zachariasii Lemm. П, к, И, β
Actinastrum aciculare Playf. П, β
A. fluviatile (Schrod.) Fott П, к, И
A. hantzschii Lagerh. var. *hantzschii* П, к, И, β
A. hantzschii var. *subtile* Wolosz. П, к, И
Ankyra ancora f. *issajevii* (Kisel.) Fott П, к, И, β
A. judayi (G.M. Sm.) Fott П, к, И, β
Ankistrodesmus bibraianus (Reinsch) Korsch. П, к, И, β
A. falcatus (Corda) Ralfs Л, к, И, β
A. fusiformis Corda П, к, И, β
A. gracilis (Reinsch) Korsch. П, к, И, Ал, β
A. spiralis (Turn.) Lemm. Л, к, И, β
Apodochloris simplicissima (Korsch.) Kom. Об, к
Botryococcus braunii Kütz. П, к, Гл, α-β
Botryosphaerella sudetica (Lemm.) Silva Л, б, Гб
Characium pluricocum Korsch. Об
C. seboldii A. Br. Об
Chlorella vulgaris Beij. П, к, Ор, Ин, α
Chlorococcum dissectum Korsch. П
C. infusionum (Schrank) Menegh. П
C. lobatum (Korsch.) Fritsch et John П
Chlorolobion braunii (Näg.) Kom. Л, к, Ор, Ин
Closteriopsis acicularis (G.M. Sm.) Belcher et Swale П, к, И, Ал
C. longissima (Lemm.) Lemm. П, к, И, α-β
Coccomyxa lacustris (Chod.) Pasch. П, б, И, α-β

Coelastrum astroideum De-Not. П, к, И, Ин, β
C. cambricum Arch. Л, б, И, Ин, о
C. indicum Turn. Л, к, Ор
C. microporum Näg. var. *microporum* П, к, И, β
C. microporum var. *octaedricum* (Skuja) Sodomk. П, к, И
C. proboscideum Bohl. in Wittr. et Nordst. П, к, И, о
C. pulchrum Schmidle П
C. reticulatum (Dang.) Senn П, к, Ор, Ин, β
C. sphaericum Näg. П, к, И, Ин
Coenochloris mucosa (Korsch.) Hind. П, к, И
C. ovalis Korsch. П, к, И
C. piscinalis Fott П
C. pyrenoidosa Korsch. П, Ор
Coenocystis planctonica Korsch. П, к, И
C. reniformis Korsch. П, б, Гб, Ин
C. subcylindrica Korsch. П, к, И
Crucigenia fenestrata (Schmidle) Schmidle П, к, И, β
C. lauterbornii (Schmidle) Schmidle П, к, И
C. quadrata Morr. П, к, И
C. tetrapedia (Kirchn.) W. et G.S. West П, к, И, β
Crucigeniella apiculata (Lemm.) Kom. П, к, И, β
C. rectangularis (Näg.) Kom. П, к, И, α-β
Dactylosphaerium Jurisii Hind. П, И, Ал, α
Desmatractum indutum (Geitl.) Pasch. П, к, И
Dicellula planctonica Svir. П, к, И, Ал, β
Dictyochlorella reniformis (Korsch.) Silva П, И
Dictyococcus mucosus Korsch. П
D. pseudovarians Korsch. П
Dictyosphaerium anomalum Korsch. П, к, И, β
D. ehrenbergianum Näg. П, к, И, о-β
D. pulchellum Wood П, к, Ор, Ин, β-о
D. subsolitarium van Goor П, к, И
D. tetrachotomum Printz П, к, β-α
Didymocystis inermis (Fott) Fott П, к, И, о-β
D. inconspicua Korsch. П, к, И, β
D. fina Kom. П
D. lineata Korsch. П, к, И
D. planctonica Korsch. П, к, И, β
Dimorphococcus lunatus A. Br. П, к, И, Ин, β-о
Diplochlorella lunata (Fott) Fott П, к, И
D. raphidioides Fott П
Dispora crucigenioides Printz Л, б, И, Ин
Ducellieria chodatii (Ducel.) Teil. П, к, И, Ин
Eutetramorus fottii (Hind.) Kom. П, к, И
E. planctonicus (Korsch.) Bourr. П, к, И
E. polycoccus (Korsch.) Kom. П, к, И
Franceia echidna (Bohl.) Bourr. П, к, Ор, Ин
F. ovalis (France) Lemm. П, к, И, Ин, β
Golenkinia brevispina Korsch. П, И
G. radiata Chod. П, к, И, β

Golenkinopsis longispina (Korsch.) Korsch. П, к, И
G. solitaria (Korsch.) Korsch. П, к, И
Granulocystis helenae Hind. П
Granulocystopsis pseudocoronata (Korsch.) Hind. П, к, И
Hyaloraphidium contortum Pasch. et Korsch. П, к, И
H. rectum Korsch. Л, И
Kirchneriella aperta Teil. П, к, И
K. contorta (Schmidle) Bohl. var. *contorta* П, к, И, β
K. contorta var. *elegans* (Playf.) Kom. П, к, И
K. diana (Bohl.) Comas var. *diana* П, ст
K. diana var. *major* (Korsch.) Comas П, к, И
K. irregularis (G.M. Sm.) Korsch. П, к, И, β
K. lunaris (Kirchn.) Moeb. П, к, И, β
K. obesa (W. West) Schmidle П, к, И, β
K. obtusa (Korsch.) Kom. П, к, И
K. rotunda (Korsch.) Hind. Л, к
K. subcapitata Korsch. П, к, И
Komarekia appendiculata Chod. П
Lagerheimia balatonica (Scherff. in Kol) Hind. П, к, И
L. ciliata (Lagerh.) Chod. П, к, И, β
L. citriformis (Snow) Collins П, к, И
L. genevensis (Chod.) Chod. П, к, И, β
L. longiseta (Lemm.) Wille П, к, И, β
L. quadriseta (Lemm.) G.M. Sm. П, к, И, β
L. subsalsa Lemm. П, к, И, Ин
L. wratislaviensis Schrod. П, к, И, β
Micractinium bornhemiense (Conr.) Korsch. П, к, И, Ор
M. pusillum Fres. П, к, Ор, β-о
M. quadrisetum (Lemm.) G.M. Sm. П, к, Ор
Monoraphidium arcuatum (Korsch.) Hind. П, к, И, β
M. circinale (Nyg.) Nyg. П, И, Ал
M. contortum (Thur.) Kom.-Legn. П, к, И, β
M. griffithii (Berk) Kom.-Legn. П, к, И, β-α
M. irregulare (G.M. Sm.) Kom.-Legn. П, к, И, Ин
M. minutum (Näg.) Kom.-Legn. П, к, И, Ал, β-α
M. obtusum (Korsch.) Kom.-Legn. Л, к, И, Ал, о
M. tortile (W. et G.S. West) Kom.-Legn. П, к, И, Ал, β
Nephrochlamys subsolitaria (G.S. West) Korsch. П, к, И, о-β
N. willeana (Printz) Korsch. П, к, И
N. rotunda Korsch. П, И, о-β
Nephrocytium agardhianum Näg. П, к, И, Ин, о
Oocystis borgei Snow П, к, И, β
O. elliptica W. West П, к, Ор
O. lacustris Chod. П, к, Ор, β-о
O. marssonii Lemm. П, к, И, β
O. parva W. et G.S. West П, к, И, β-α
O. pusilla Hansg. П, к, И, о
O. solitaria Wittr. in Wittr. et Nordst. П, к, И, Ал, β
O. submarina Lagerh. П, к, Гл
Paradoxia multiseta Svir. П, к, Ор

Pediastrum angulosum (Ehr.) ex Menegh. П, к, И, Ин, о
P. biradiatum Meyen var. *biradiatum* П, к, И, Ин, β
P. biradiatum var. *longicornutum* Gutw. П, к, И, Ин
P. boryanum (Turp.) Menegh. var. *boryanum* П, к, Ор, Ин, β
P. boryanum var. *cornutum* (Racib.) Sulek П, к, Ор, Ин
P. boryanum var. *longicorne* Reinsch П, к, И, Ин
P. duplex Meyen var. *duplex* П, к, И, β
P. duplex var. *gracillimum* W. et G.S. West П, к, И, β
P. kawraiskyi Schmidle П, к, И, Ин, о-β
P. simplex Meyen П, к, И, о-β
P. tetras (Ehr.) Ralfs П, к, И, β
Planctococcus sphaerocystiformis Korsch. П, к, Гб
Planochloris pyrenoidifera (Korsch.) Kom. Л
Quadricoccus ellipticus Hortob. П, к, И
Quadrigula closterioides (Bohl.) Printz П, к, И, Ин, о-β
Q. pfitzeri (Schrod.) G.M. Sm. Л, к, И
Raphidocelis mucosa (Korsch.) Kom. П, Ор
R. sigmoidea Hind. П
Rayssiella curvata (Bohl.) Kom. П
Scenedesmus aculeolatus Reinsch Л, к, И, Ин, о-β
S. acuminatus (Lagerh.) Chod. П, к, И, β
S. acutiformis Schrod. П, к, И, β
S. acutus Meyen П, к, И, β
S. aldavei Hegew. et Schnepf П
S. antillarum Comas П-06, И
S. apiculatus (W. et G.S. West) Chod. П, к, И
S. arcuatus (Lemm.) Lemm. П, к, И
S. armatus Chod. var. *armatus* П, к, И, β
S. armatus var. *suecicus* Uherk. П
S. bernardii G.M. Sm. П, β
S. bicaudatus Deduss. П, к, И, β
S. brasiliensis Bohl. var. *brasiliensis* Л, к, Ор, β
S. brasiliensis var. *cinnamomeus* Roll Л, к, Ор
S. brevispina (G.M. Sm.) Chod. П, к, И, Ин
S. costato-aculeolatus Chod. П, к, И, Ин
S. costato-granulatus Skuja П-06, И
S. denticulatus Lagerh. П, к, И, Ин, β
S. dimorphus (Turp.) Kütz. П, к, И, β
S. disciformis (Chod.) Fott et Kom. П, к, И, Ин, β
S. ecornis (Ehr.) Chod. П, к, β
S. ellipsoideus Chod. П
S. ellipticus (W. et G.S. West) Chod. П, к
S. grahneisii (Heynig) Fott П, к, И
S. granulatus W. et G.S. West f. *granulatus* П, к, И
S. granulatus f. *spinosus* Hortob. П, к, И
S. gutwinskii Chod. var. *gutwinskii* П, к, о-β
S. gutwinskii var. *bacsensis* Uherk. П
S. gutwinskii var. *heterospina* Bodrogk. П, к, о-β
S. helveticus Chod. П, к, И, β
S. hystrix Lagerh. П-06, к, Ор, Ал, β

S. incrassatulus Bohl. П, к, И, ИИ
S. intermedius Chod. var. *intermedius* П, к, И, ИИ
S. intermedius var. *acaudatus* Hortob. П, к, И, ИИ
S. intermedius var. *balatonicus* Hortob. П, к, И, ИИ
S. kissii Hortob. П, к
S. lefevrii Defl. var. *lefevrii* П, к, И, β
S. lefevrii var. *manguinii* Lefev. et Bourr. П
S. linearis Kom. П, к, о-β
S. longispina Chod. П, к, Ор, ИИ
S. magnus Meyen П, к, Ор, ИИ, о-β
S. obliquus (Turp.) Kütz. П, к, И, α
S. obtusus Meyen П, к, И, ИИ
S. opoliensis P. Richt. П, к, Ор, ИИ, β
S. ovalternus Chod. var. *ovalternus* П, к, И
S. ovalternus var. *graevenitzii* (Bern.) Chod. П, к
S. parvus (G.M. Sm.) Bourr. et Manguin П
S. praetervisus Chod. П, к
S. prptuberans Fritsch П, к, И, ИИ
S. peccensis Uherk. П, И
S. pseudohelveticus Kipj. П
S. quadricauda (Turp.) Breb. f. *quadricauda* П, к, Ор, ИИ, β
S. quadricauda f. *granulatus* Hortob. П, к
S. quadrispina Chod. Л, к, Ор, ИИ
S. rostrato-spinosus Chod. П, б, β
S. sempervirens Chod. П, к, И, ИИ
S. serratus (Corda) Bohl. П, к, Ор, β
S. smithii Teil. Л, к
S. soli Hortob. П
S. spinosus Chod. П, к, И
S. striatus Dedus. П, к
S. verrucosus Roll П, к, И, ИИ
Schroederia robusta Korsch. П, к, И, β
S. setigera (Schrod.) Lemm. П, к, И, β
S. spiralis (Printz) Korsch. П, к, И
Siderocelis estheriana Hortob. П
S. kolkwitzii (Naum.) Fott П, β
S. ornata (Fott) Fott Л, к, И, β
Siderocystopsis fusca (Korsch.) Swale П, к, И
Sorastrum americanum (Bohl.) Schmidle П, к, И, ИИ
S. spinulosum Näg. П, к, И, ИИ, β-о
Sphaerocystis planctonica (Korsch.) Bourr. П, к, И
S. schroeteri Chod. П, к, И, о-β
Tetrachlorella alternans (G.M. Sm.) Korsch. П, к, И
T. coronata (Korsch.) Korsch. П, к, И
Tetraedron caudatum (Corda) Hansg. П, к, И, β
T. incus (Teil.) G.M. Sm. П, к, И, Ал, β
T. minimum (A. Br.) Hansg. П, к, И, β
T. pentaedricum W. et G.S. West П, к, И
T. triangulare Korsch. П, к, И, β
Tetrastrum elegans Playf. П, к, И, о-β

Tetrastrum glabrum (Roll) Ahlstr. et Tiff. П, к, И, β
T. heteracanthum (Nordst.) Chod. П, к, И, β
T. komarekii Hind. П, к
T. punctatum (Schmidle) Ahlstr. et Tiff. П, к, И, β
T. staurogeniaeforme (Schrod.) Lemm. П, к, И, β
T. triacanthum Korsch. П, к, И, β
T. triangulare (Chod.) Kom. П, к, β
Tetrallanthos lagerheimii Teil. П, β
Treubaria euryacantha (Schmidle) Korsch. П, к, И
T. schmidlei (Schrod.) Fott et Kovac. П, к, И, β
T. triappendiculata Bern. П, к, И
Trochiscia aciculifera (Lagerh.) Hansg. П, к, Гб, Ин, о
Westella botryoides (W. West) De-Wild. П, к, И, β
Westellopsis linearis (G.M. Sm.) Jao П, к
Willea irregularis (Wille) Schmidle Л, б, И

Ulotrichales

Binuclearia lauterbornii (Schmidle) Pr.-Lavr. П, к, Ор
Gloeotila pelagica (Nyg.) Skuja П, И
Elakatothrix acuta Pasch. П, к, И, β
E. gelatinosa Wille П, к, И, о
E. genevensis (Reverd.) Hind. П, к, Ор, Ин, β
E. pseudogelatinosa Korsch. П, к, И
Koliella longiseta (Vischer) Hind. Л, к, И, Ин, β
Stichococcus sp.
Stigeoclonium tenue (Ag.) Kütz. Б, к, Ор, α
Ulothrix aequalis Kütz. Б, к, И, о
U. limnetica Lemm. Л
U. subtilissima Rabenh. Б, к, И, β
U. tenerrima Kütz. Б, к, И
U. tenuissima Kütz. Б, к, И, о

Microsporales

Microspora stagnorum (Kütz.) Lagerh. Б, к, Ор

Zygnematales

Mougeotia elegantula Wittr. П, к, И
Mougeotia sp.

Desmidiiales

Actinotaenium cucurbita (Breb.) Teil. ex Ruzicka et Pouzar Л, к
Closterium acutum (Lyngb.) Breb. var. *acutum* Л, к, Гб, Ин, о-β
C. acutum var. *variabile* (Lemm.) W. Krieg. Л, к, И, Ин, β
C. ceratium Perty Л, к, И
C. gracile Breb. Л, к, Гб, Ин, о
C. kuetzingii Breb. Л, к, И, о
C. macilentum Breb. П, к
C. moniliferum (Bory) Ehr. П, к, И, Ал, β
C. parvulum Näg. Л, к, И, Ин, β
C. peracerosum Gay Л, к, Ор, Ин
C. pronum Breb. П, к, И, Ин
C. juncidum Ralfs Л, к
C. ulna Focke Л, к
Cosmarium asphaerosporum Nordst. Л, к

Cosmarium botrytis Menegh. Л, к, И, β-α
C. dentiferum Corda Л, к
C. granatum Breb. Л, к, Ор
C. humile (Gay) Nordst. Л, к
C. margaritiferum Menegh. Л, к, И
C. moniliforme (Turp.) Ralfs Л, к
C. phaseolus Breb. Л, к, Гб
C. reniforme (Ralfs) Arch. Л, к, о
C. subprotumidum Nordst. Л
C. subtumidum Nordst. Л, к
C. truncatellum Perty Л, к
C. undulatum Corda Л, к
C. venustum (Breb.) Arch. Л, к, Ор
Cosmoastrum brebissonii (Arch.) Pal.-Mordv. Л, к, И, Ин
C. echinatum (Breb.) Pal.-Mordv. Л, к
Hyalotheca dissiliens (Sm.) Breb. Л, к, о
Pleurotaenium trabecula (Ehr.) Näg. Л, к, о
Spondilium planum (Wolle) W. et G.S. West Л, б, И, Ин, β
Stauroastrum furcigerum Breb. П, к
S. gracile Ralfs П, к, И, Ин, о-β
S. paradoxum Meyen П, к, И, Ин
S. tetracerum Ralfs П, к, И, о-β
Staurodesmus dejectum (Breb.) Teil. var. *dejectum* Л, к, Гб, β-о
S. dejectum var. *acicularis* (Breb.) Teil. Л, к
Xanthidium antilopaeum (Breb.) Kütz. var. *antilopaeum* Л, к
X. antilopaeum var. *crameri* Gronbl. Л, б
X. armatum (Breb.) Rabenh. Л, к
X. cristatum Breb. Л, к

П р и м е ч а н и е. Сводный список видов составлен на основе системы, принятой в "Определителе пресноводных водорослей СССР" (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Киселев, 1954; Матвиенко, 1954; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Виноградова и др., 1980; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1986), во "Флоре споровых растений СССР" (Косинская, 1952; 1960; Попова, 1966; Попова, Сафонова, 1976), определителях водорослей Украины (Коршиков, 1953; Матвиенко, 1965; Матвиенко, Литвиненко, 1977; Матвиенко, Догадина, 1978; Кондратьева, 1968; Асаул, 1975; Мошкова, 1979; Паламарь-Мордвинцева, 1984; 1986; Царенко, 1990) и в справочнике "Водоросли" (1989). В связи с отсутствием общепринятой точки зрения на положение таксонов низшего ранга, они расположены в списке в алфавитном порядке. Порядки в отделе *Bacillariophyta* расположены согласно классификации, принятой в руководстве "Диатомовые водоросли СССР" (1988, 1992), наименование таксонов видового и внутривидового ранга приведено по сводкам Краммера и Ланге-Берталота (Krammer, Lange-Bertalot, 1986; 1988; 1991a, б). Для определения отдельных таксонов и групп водорослей использовались следующие руководства: Ветрова, 1986; Huber-Pestalozzi, 1942; Cleve-Euler, 1951; 1952; 1953a, б; 1955; Patrick, Reimer, 220

1966; Starmach, 1968; 1983; 1985; Hindak, 1977; 1980; 1984; Ettl, 1983; Komarek, Fott, 1983. При эколого-географической характеристике придерживались наиболее разработанных систем, принятых в экологии и биогеографии водорослей. По отношению к местообитанию приведены сведения о нахождении водорослей в какой-либо естественной экологической группировке (планктон, бентос и т.д.). Галобность указана по системе Кольбе, предложенной для диатомовых водорослей (Прошкина-Лавренко, 1953). Для оценки отношения видов к pH воды использовали шкалу, разработанную для диатомовых водорослей Хустедтом в понимании Н.Н. Давыдовой (1985). Характеристика сапробности видов дается по спискам, приведенным в "Унифицированных методах исследования..." (1975; 1977), а также в сводках Сладечека (Sládeček, 1973) и Уэгля (Wegl, 1983).

Условные обозначения: Местообитание: П - планктонный, Б - бентосный, Л - литоральный, Э - эпибионтный, Об - обитатель обрастаний. Распространение: к - космополитный, а - альпийский, с-а - северо-альпийский, б - бореальный, ст - субтропический. Галобность: Мг - мезогалоб, Ог - олигогалоб, Гб - галофоб, И - индифферент, Гл - галофил. Отношение к pH: Ал - алкалофил, Ин - индифферент, Ац - ацидофил + ацидобионт. Сапробность: х - ксеносапроб, х-о - ксено-олигосапроб, о-х - олиго-ксеносапроб, о - олигосапроб, о-β - олиго-β-мезосапроб, β-о - β-мезо-олигосапроб, β - β-мезосапроб, β-α - β-α-мезосапроб, α-β - α-β-мезосапроб, α - α-мезосапроб, α-р - α-мезо-полисапроб, р-α - поли-α-мезосапроб, р - полисапроб.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	5
Глава 1. Лимнологическая характеристика водохранилища.....	6
Глава 2. Организация наблюдений, материал и методы исследований.....	32
Глава 3. Эколого-флористическая характеристика фитопланктона водохранилища.....	40
Глава 4. Формирование фитопланктона и его развитие в маловодную фазу гидрологического цикла р. Волги.....	53
Глава 5. Современное состояние фитопланктона водохранилища... Экология массовых видов водорослей..... Доминирующие комплексы водорослей, их пространственная, сезонная и межгодовая изменчивость Продукционные характеристики фитопланктона.....	75 75 86 126
Глава 6. Особенности структурно-функциональной организации, этапы сукцессии фитопланктона и современный трофический статус водохранилища.....	160
Заключение.....	182
Литература.....	186
Список видов фитопланктона Горьковского водохранилища.....	203

CONTENTS

	Page
Introduction.....	5
Chapter 1. Limnological characteristic of the reservoir.....	6
Chapter 2. The organization of observations, materials and methods of research.....	32
Chapter 3. Ecologo-floristic characteristic of the reservoir's phytoplankton..	40
Chapter 4. The phytoplankton formation and its development in low water phase of hydrological cycle of the Volga River.....	53
Chapter 5. The modern state of reservoir's phytoplankton	75
Ecology of the mass algal species.....	75
Dominant algal assemblages, their spatial, seasonal and between-year variability in the reservoir.....	86
Production characteristics of phytoplankton.....	126
Chapter 6. The peculiarities of structural-functional organization, the stages of phytoplankton succession and the modern trophic state of the reservoir.....	160
Conclusion	182
References	186
List of phytoplanktonic species from the Gorky reservoir.....	203

Редактор Г. В. Исакова, О. Л. Носкова

Подписано в печать 08.04.97 г. Формат 60х84 1/16.
Объем 14,0 п. л. Уч.-изд. л. 14,25. Тираж 200 экз.
Печать офсетная. Бумага офсетная. Заказ № 770.
ПО "СамВен", 443099, г. Самара, ул. Венцева, 60.