

УЧРЕЖДЕНИЕ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА



Н. М. Минеева

**Первичная продукция планктона
в водохранилищах Волги**

Издание осуществлено при финансовой поддержке
программы Отделения биологических наук РАН
«Фундаментальные основы управления биологическими
ресурсами».

Ярославль 2009

УДК 574
ББК Е 082
М 61

Печатается по решению Ученого совета ИБВВ РАН

Ответственный редактор
доктор биологических наук А. И. Копылов

Рецензенты:
доктор биологических наук В. Г. Девяткин,
доктор биологических наук Л. А. Щур

Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Н.М. Минеева. Отв. ред. А.И. Копылов. Ярославль: Принтхаус, 2009. – 279 с. – ISBN 978-5-904234-09-6

В книге обобщены многолетние (1976–2006 гг.) данные по первичной продукции планктона в каскаде волжских водохранилищ. Обсуждается экологическая роль подводного фотосинтеза, дается сравнительная оценка интенсивности и масштабов продуцирования и окисления органического вещества в воде водохранилищ, выявлены факторы, влияющие на эти процессы. Дается характеристика временной и пространственной изменчивости первичной продукции, проанализировано проявление и нарушение зональности продукционного процесса в волжском каскаде. Рассматривается роль фитопланктона в формировании подводного светового режима водохранилищ. Оценен вклад прибрежных мелководий в биологическую продуктивность водохранилищ Волги, проанализирована изменчивость продукционных характеристик фитопланктона в водах разной трофии.

Книга рассчитана на гидробиологов, лимнологов, альгологов, специалистов в области охраны окружающей среды.

Библиогр. назв. 484. Ил. 45. Табл. 92.

Mineeva, N.M. Plankton primary production in the Volga River reservoirs / N.M. Mineeva; ed by A.I. Kopylov – Yaroslavl: Print House, 2009. – 279 p. – ISBN 978-5-904234-09-6

This book presents long-period data (1976–2006) on phytoplankton primary production in cascade of the Volga River dam reservoirs. Ecological significance of underwater photosynthesis is discussed. A comparative estimation of total primary production and plankton respiration is made, and the factors affecting both processes are revealed. The features of temporal and spatial dynamics of primary production are also under consideration. Local manifestations and violations in primary production zonality in cascade are analyzed. Share of the near-shore shallows in biological production of the Volga river reservoirs is estimated. Peculiarities of underwater light climate, including phytoplankton contribution to light attenuation are considered. Variations in phytoplankton production parameters under different trophic conditions are analyzed.

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

© Институт биологии внутренних вод, 2009

© Н. М. Минеева, 2009

ISBN 978-5-904234-09-6

Введение

Разработка теории биологической продуктивности составляет одну из основных задач гидробиологии. Познание закономерностей структурно-функциональной организации экосистем служит теоретической основой для оценки их состояния, прогноза изменений, рационального использования водных ресурсов, осуществления экологического мониторинга. Ведущая роль в функционировании пресноводных экосистем принадлежит фитопланктону, за счет фотосинтеза которого создается основной фонд органического вещества в крупных озерах и водохранилищах. Вместе с аллохтонным органическим веществом фотосинтетическая продукция составляет материальную и энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме.

Определение **первичной продукции** (*primary production*) можно найти во многих монографиях, справочниках и учебных пособиях (Винберг, 1960; Константинов, 1972; Одум, 1975, 1986; Федоров, 1979; Уиттекер, 1980; Бульон, 1983, 1994 и мн. др.). Это скорость, с которой в ходе фотосинтеза солнечная энергия преобразуется в органическое вещество. Процессы фотосинтеза служат основным источником поступления новообразованного органического вещества в виде биомассы хлорофилл-содержащих растительных организмов в экосистему водоема. При фотосинтезе выделяется кислород, оказывающий влияние на физико-химические свойства природных вод и определяющий условия жизнедеятельности гидробионтов. Фотосинтез осуществляют автотрофные организмы, к которым относятся водоросли планктона, перифитона и бентоса, а также высшие водные растения.

Характеристики фотосинтетического процесса используются при решении ряда теоретических и практических вопросов водной экологии. К ним относится оценка общей биологической продуктивности водоемов, итогом которой является рыбная продукция; эффективность утилизации организмами других трофических уровней органического вещества, созданного автотрофами, а также запасенной при этом энергии; оценка экологического состояния водных объектов, включающая их трофический статус и качество воды. Количественные данные по первичной продукции представляют собой одну из важнейших основ трофиче-

ской классификации водоемов (Винберг 1960; Бульон, 1993; Китаев, 2007, 2009).

Начало изучению подводного фотосинтеза положило измерение с помощью метода светлых и темных склянок интенсивности выделения и поглощения кислорода планктоном. В первой трети XX в. этот метод независимо друг от друга стали использовать исследователи разных стран. В нашей стране первые систематические наблюдения были выполнены в 1932 г. Г. Г. Винбергом на подмосковных озерах в Косине (Винберг, 1960). Следующей большой вехой в исследованиях первичной продукции стал предложенный Е. Стиманом-Нильсеном радиоуглеродный метод, оказавшийся наиболее плодотворным при исследовании морей, океанов и олиготрофных озер (Steemann-Nielsen, 1952). **Широкое** распространение измерений подводного фотосинтеза позволило получить многочисленные данные, составившие основу самостоятельной дисциплины общетеоретического и прикладного значения. Интерес к исследованиям первичной продукции не ослабевает. Подтверждением тому служат и серьезные монографические обобщения (Винберг, 1960; Бульон, 1983, 1994; Westlake et al., 1980; *Phytoplankton Productivity...*, 2002), и научные конференции, проводимые в разных странах: Методические вопросы изучения продукции планктона внутренних водоемов (Борок, 1989 г.), Первичная продукция водных экосистем (Борок, 2004 г.), **Primary Productivity of the Planet Earth (Плимут, 1999 г.)**, **Phytoplankton Productivity: an Appreciation of 50 Years of the Study of the Production in Oceans and Lakes** (Бангор, 2002).

Эколого-физиологическим исследованиям пресноводного фитопланктона посвящено значительное число работ, выполненных в основном на озерах. В меньшей степени исследованы водохранилища – своеобразные водные объекты с высокой динамичностью развития. Фитопланктон водохранилищ, созданных на больших реках, в основном изучен во флористическом отношении и в меньшей степени исследованы его продукционные возможности. Такие данные были получены для отдельных водохранилищ Волги, Ангары, Днепра. Исследования, охватывающие каскад в целом, единичны (Приймаченко, 1981; Щербак, 2000); для зарегулированной Волги они выполнены в 50–60-е, а также в на-

чале 70-х гг. XX столетия (Лаврентьева 1977; Волга и ..., 1978; Романенко, 1985) и ограничены оценкой интенсивности фотосинтетических процессов.

Положенные в основу настоящей книги материалы собраны автором во время комплексных экспедиций Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина, начиная с середины 70-х гг. XX в. **Работы проводились как на отдельных водохранилищах, так и в маршрутных съемках по всему каскаду.** Автор надеется, что ему удалось воссоздать картину формирования первичной продукции планктона зарегулированной Волги, дополнив полученные ранее данные новой информацией. Книга служит логическим продолжением монографии «Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ». При изложении материалов автор придерживался определенной последовательности, позволяющей рассмотреть условия функционирования фитопланктона, особенности временной и пространственной динамики продукционно-деструкционных процессов, тенденции их многолетних изменений в водохранилищах разных природных зон и каскаде в целом; определить место продукционных показателей в трофической и оптической классификациях водохранилищ.

Считаю приятным долгом выразить искреннюю признательность своим коллегам Л. Г. Корневой, А. С. Литвинову, А. Г. Охапкину, С. А. Поддубному, И. Л. Пыриной, С. М. Разгулину, Л. Е. Сигаревой за плодотворное сотрудничество, результаты которого отражены в совместных публикациях; В. Г. Девяткину и Л. А. Щур, взявшим на себя труд по рецензированию книги; Т. П. Зайкиной и командам экспедиционных судов ИБВВ РАН за помощь в сборе полевого материала.

Исследования частично были выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (гранты № 04-04-49158, 05-04-63024к, 08-04-00384), а также в рамках ФЦП «Возрождение Волги». Публикация книги осуществлена при финансовой поддержке программы фундаментальных исследований Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Глава 1. Водохранилище как среда обитания гидробионтов

Общая характеристика водохранилищ

Водохранилища – искусственные водоемы с замедленным водообменом – называют географическими природно-техническими объектами (Авакян и др., 1987). Основываясь на особенностях экологической структуры и функции их рассматривают или как переходную ступень между рекой и озером (Lind, 1971; Henderson et al., 1973; Ryder et al., 1974; Margalef, 1975; Baxter, 1977; Goldman, Kimmel, 1978; Ryder, 1978; Kimmel, Geroeger, 1984), или как систему, в которой происходят флуктуации между речными и озерными условиями (Talling, Rzoska, 1967; Baxter, 1977; Soballe, Bachmann, 1984), или даже как нарушенные речные системы (Vannote et al., 1980; Ward, Stanford, 1983). Дополнительное поступление биогенных веществ, а также гидродинамическая активность в виде волнений и течений относятся к факторам постоянного стрессового воздействия, в условиях которого существуют биологические сообщества водохранилищ (Margalef, 1975).

С точки зрения глобального понятия потока энергии, водохранилища не соответствуют в полной мере ни одному из четырех выделяемых Ю. Одумом (Одум, 1975, 1986) типов экосистем, а занимают промежуточное положение, объединяя признаки природной (движимой Солнцем) и субсидируемой системы. В качестве энергетических субсидий выступают природные и антропогенные факторы, разделить которые сложно, поскольку и динамические явления (энергия волн, течений, циркуляционных вихрей и т. д.), и аллохтонные поступления (органическое вещество, биогенные элементы и др.) могут иметь как естественное, так и искусственное (антропогенное) происхождение. Морфометрические характеристики и водный режим водохранилищ зависят от природно-климатических условий и деятельности человека.

История водохранилищ насчитывает не одно десятилетие, однако единого мнения относительно их места в системе вну-

тренних водоемов не существует до сих пор. Водохранилища предлагают выделять в отдельную группу водных объектов, к отличительным особенностям которых относится повышенная мутность, колебания уровня (Одум, 1986), время удержания воды (*retention time*: Straškraba, 1999). Водохранилища характеризуются более высоким по сравнению с озерами удельным водосбором, а также замедленным водообменом, особенности которого определяют направленность гидрологических, физико-химических и биологических внутриводоемных процессов. Уровненный режим водохранилищ регулируется работой гидротехнических сооружений. В водохранилищах формируются активные гидродинамические зоны водоворотных циркуляций и сложная система транзитно-циркуляционных течений, являющаяся результатом взаимодействия стоковых, дрейфовых, компенсационных течений. Наиболее гидродинамически активные участки приурочены к бывшим речным руслам, циркуляционные – к затопленным поймам и надпойменным террасам, застойные – к мелководным заливам. Сложная гидродинамическая структура влияет на термический, газовый и биогенный режим, перемещение и осаждение взвесей, процессы самоочищения, условия обитания гидробионтов. Водохранилища можно рассматривать как своеобразные огромные преобразователи и аккумуляторы вещества и энергии, которые не так автономны, как озера, и менее транзитны, чем реки (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998).

Для водохранилищ характерна чрезвычайно высокая динамичность развития, обусловленная в основном их эксплуатацией и в наибольшей степени проявляющаяся в процессах формирования берегов, изменении качества воды, формировании структуры и продуктивности водных и прибрежных биоценозов. В отличие от озер, изменения в водохранилищах развиваются циклически и скачкообразно, соответствуя изменению внешних факторов (Авакян и др., 1987). Биологический режим водохранилищ зависит от водного стока реки и от большого числа абиотических факторов, прямо или косвенно связанных с регулированием реки (Кожова, Ербаева, 1992; Эдельштейн, 1998).

Протекание биологических процессов в водохранилищах равноценно таковому в экосистемах естественных водое-

мов (Кудерский, 1986). Однако при создании новых водохранилищ бурное развитие этих процессов происходит в первые годы существования (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Одум, 1975; Авакян и др., 1987; Sladeček, 1990; Straškraba et al., 1990; Schetagne, 1992), когда в воду поступает большое количество биогенных веществ и органики, обуславливая вспышку численности гидробионтов всех трофических уровней. Вспышка трофии в волжских водохранилищах отмечалась вскоре после их заполнения, в частности, по многолетней динамике зообентоса в Рыбинском водохранилище, динамике зооперифитона и зообентоса в Горьковском (Современная экологическая..., 2000), динамике хлорофилла в Чебоксарском (Минеева, Абрамова, 2009). В первые годы существования водохранилищ зафиксирован рост биомассы фитопланктона (данные Г. В. Кузьмина: Волга и..., 1978) и зоопланктона (Луферова, 1963). Продолжительность начального периода, по-видимому, связана с географическим положением и особенностями водоемов. Так, становление («созревание») больших ангарских водохранилищ более продолжительно и длится 10–15 лет (Кожова, Ербаева, 1992). Пик продуктивности объясняют не только выщелачиванием органических и биогенных веществ из затопленных почв, но также их поступлением за счет разложения растительных остатков. В этот период наблюдается высокая обеспеченность фитопланктона фосфором, своеобразные трофические отношения между фито- и зоопланктоном, испытывающим мощный пресс со стороны рыб (Straškraba et al., 1990). **Первоначальная стадия «молодости»** вскоре сменяется стадией стабилизации, сопровождающейся снижением биологической продуктивности. Последующие изменения экосистемы связаны с сезонами года, водностью (расходами воды), водообменом, особенностями водопользования (Эдельштейн, 1998; Straškraba et al., 1990). Динамика гидробиологического режима водохранилищ определяется также глобальными изменениями климата, которым присуща определенная цикличность (Кожова, Ербаева, 1992; Смирнов и др., 1993). По мере развития экосистемы равнинного водохранилища контроль за состоянием биологических сообществ переходит от одного фактора среды к другому. Важную роль в разви-

тии фитопланктона играет обеспеченность биогенным питанием и/или световые условия (Holz et al., 1997).

Сложная гидрологическая структура водохранилищ определяет формирование и передвижение различных по своим физическим, химическим и биологическим показателям водных масс, свойства и конфигурация которых подвержены сезонным изменениям (Буторин, 1969). С водными массами связана еще одна особенность водохранилищ – наличие экотонных зон, к которым относятся не только прибрежные акватории, соприкасающиеся с наземной средой, но и зоны контакта водных масс различного генезиса. Экотоны водной среды по сравнению с наземными более динамичны во времени и менее стабильны в пространстве, но также характеризуются повышенными показателями разнообразия и продуктивности сообществ (Зимбалевская и др., 1991; Харченко, 1991).

Водохранилища рассматривают как азональные объекты, что нашло отражение в построении их классификации по генезису, рельефу местности, морфометрическим характеристикам, водообмену (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). Последний существенно влияет на развитие и функционирование биоты, отражая речную или озерную направленность внутриводоемных процессов (Эдельштейн, 1998; Kimmel, Geroeger, 1984; Soballe, Kimmel, 1987).

Регулируя речной сток, каскад водохранилищ не только играет значительную роль в изменении свойств речных вод и формировании соответствующего гидрологического и гидрохимического режима, но и оказывает существенное влияние на ход биологических процессов. Основные морфометрические характеристики водохранилищ (уровень, площадь зеркала, объем), а также сброс и поступление воды зависят от природно-климатических условий (водности года, рельефа) и деятельности человека, регулирующего речной сток.

Водохранилища Волги

В настоящее время на крупнейшей реке Европы Волге создано девять водохранилищ, восемь из которых образуют каскад. Волжская система включает также Шекснинское и три камских

водохранилища. Подробная характеристика водохранилищ дается в монографических обобщениях (Буторин, 1969; Рыбинское водохранилище..., 1972; Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978; Волга и..., 1978; Ивановское водохранилище..., 1978, 2000; Буторин и др., 1982; Куйбышевское водохранилище..., 1983; Государственный водный..., 1986; Литвинов, 2000; Современное состояние..., 2002; Экологические проблемы..., 2001; Rivers of Europe, 2009).

Бассейн Волги в основном расположен в средней части Русской равнины, в пределах которой четко выражена широтная зональность – переход от лесной зоны с подзонами южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов через зону лесостепей, степей к полупустыне и пустыне в дельте. Бассейн относится к умеренному климатическому поясу. В соответствии с районированием климатических областей и подобластей (Алисов, 1956) Ивановское и Угличское водохранилища расположены в юго-западной подобласти атлантико-континентальной лесной области; Шекснинское, Рыбинское и Горьковское – в ее северо-западной подобласти; Чебоксарское, Куйбышевское и Саратовское – в юго-восточной подобласти, Волгоградское – в восточной подобласти атлантико-континентальной степной области. Главные различия климатических областей определяются особенностями радиационного режима, преобладающими типами атмосферной циркуляции, а также степенью увлажненности, показатель которой отражает соотношение количества осадков и испарения. Основная часть водосбора Волги находится в зоне достаточной (а на севере – избыточной) увлажненности, лишь в юго-восточной части имеет место недостаток влаги. Площадь бассейна составляет 1360 тыс. км², с севера на юг он простирается от 61°55' (исток р. Вишерка) до 45°35' (дельта Волги) северной широты, с запада на восток от 32°05' до 60°22' восточной долготы.

Основные характеристики волжских водохранилищ приведены в таблице 1. Первое звено Волжского каскада – **Иваньковское водохранилище** – расположено в подзоне хвойно-широколиственных лесов лесной зоны. Его берега низкие, лишь в немногих местах умеренно возвышенные. Зеркало водохранилища имеет расчлененную лопастную форму. Водохранилище разделено на три плеса: Волж-

ский от зоны выклинивания подпора до до устья р. Сози, приплотинный Ивановский и наиболее мелководный Шошонский, расположенный в пойме рек Шоши и Ламы (Гидрометеорологический режим..., 1975; Ивановское водохранилище..., 1978).

Таблица 1

**Основные морфометрические характеристики,
интенсивность водообмена и показатели
антропогенной нагрузки водохранилищ Волги**

(приведено по: Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978; Авакян, Широков, 1990; Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997; Экологические проблемы..., 2001; Современное состояние..., 2002; Минеева, 2004)

Водохранилище (годы заполнения)	Площадь водосбора, 10^3 км^2	Средний многолетний приток, км^3	Площадь зеркала, км^2	Площадь мелководной, % общей	Длина, км	Наибольшая ширина, км	Средняя глубина, м	Полный объем, км^3	Коэффициент водообмена, год^{-1}	Показатель антропогенной нагрузки, отн. ед.
Шекснинское (1964)	19.4	5.26	1669	21	167	33	3.9	6.52	0.83	0.49
Иваньковское (1937)	41	10.07	327	58	120	8	3.4	1.12	10.6	1.90
Угличское (1939–1943)	60	11.46	249	43	143	5	5.0	1.25	10.1	1.68
Рыбинское (1940–1949)	150	33.10	4550	56	250	56	5.6	25.42	1.9	0.75
Горьковское (1955–1957)	229	49.53	1591	49	430	15	6.1	8.82	6.1	1.68
Чебоксарское* (1981)	595	118.89	1080	53	321	16	4.2	4.60	20.9	1.99
Куйбышевское (1955–1957)	1180	244.30	6150	33	484	27	8.9	57.30	4.2	1.44
Саратовское (1967–1968)	1290	248.30	1831	36	348	20	7.3	12.87	19.1	1.69
Волгоградское (1958–1960)	1340	259.20	3117	22	546	17	10.1	31.45	8.0	1.48

* при современном подпорном уровне, не достигающем НПУ.

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

Рыбинское водохранилище расположено в подзоне южной тайги в обширной Молого-Шекснинской низине. Водохранилище характеризуется сложной конфигурацией с озеровидным Главным плесом в центре и обособленными речными отрогами (Волжский, Моложский, Шекснинский плесы) по периферии. В плесах, кроме расширений, имеются заливы, протоки, русловые участки притоков вплоть до границ выклинивания их подпора. При создании водохранилища были затоплены не только русла рек, но и поймы, и надпойменные террасы, а также обширное междуречье Мологи и Шексны. В водохранилище впадает 64 реки, в том числе Молога, Шексна, Суда, Ухра, Согожа, составляющие более половины общего притока (Рыбинское водохранилище..., 1972; Гидрометеорологический режим..., 1975).

К северу расположено сообщающееся с Рыбинским **Шекснинское водохранилище**, которое не относится непосредственно к каскаду и составляет Шекснинскую ветвь системы. Водохранилище входит в состав Волго-Балтийского водного пути; протекающая по водоразделу р. Вытегра соединяет его с бассейном Балтийского моря. Водосбор водохранилища расположен в пределах средней тайги, где преобладают хвойные леса с незначительной примесью широколиственных пород. В пределах водохранилища выделяют три морфометрически разнородных участка: речная часть от плотины до бывшего истока Шексны (с. Крохино), Белое озеро, а также расположенный к северу еще один речной

– Ковжинский – участок, включающий водораздельный канал до Пахомовского гидроузла. В водохранилище впадает более 40 рек, самые крупные из которых – Шола и Кема – дают около половины всего притока (Гидрометеорологический режим..., 1975).

Горьковское водохранилище – четвертое в каскаде, расположено в подзоне южной тайги. Зеркало водохранилища характеризуется сложной конфигурацией, его отдельные части носят черты водоемов разного типа. В верхнем участке между Рыбинском и Ярославем затоплена только пойма и первая надпойменная терраса, в среднем – обширная низина, называемая Костромским расширением, ниже Юрьевца начинается расширенная озеровидная часть водохранилища, низовья больших притоков Унжи и Немды подтоплены и превращены в заливы-эстуарии (Волга и..., 1978).

Самое молодое **Чебоксарское водохранилище** расположено на границе двух подзон лесной зоны: левый берег – в подзоне южной тайги, правый – подзоне смешанных хвойных и широколиственных лесов. Водохранилище, уровень которого так и не доведен до проектной отметки, подразделяют на верхнюю часть (до впадения р. Оки), среднюю (от устья Оки до устья Суры) и нижнюю (до плотины Чебоксарской ГЭС). В верхней части Волга пересекает Балахнинскую низменность, оба берега здесь низкие, вода по своему генезису близка к воде Горьковского водохранилища. Для средней и нижней частей характерна асимметрия берегов (правый высокий, левый пологий и низкий). Правобережье сильно распахано, левобережье сохранило луговые и лесные ландшафты. На этом участке в Волгу впадает 28 рек, крупнейшие из которых Ока, Сура, Ветлуга и Керженец (Литвинов, Законнова, 1986, 1994).

Куйбышевское водохранилище по площади занимает второе место в мире среди водохранилищ, образованных в речных долинах. Выше Казани оно располагается в подзоне хвойно-широколиственных лесов, южнее – в зоне лесостепи. Водохранилище имеет сложную конфигурацию, расширенные участки шириной 15–20 км чередуются с узкими проливами. Согласно районированию, предложенному Н. А. Дзюбаном (1960), оно подразделяется на восемь плесов (Волжский, Камский, Волго-Камский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский, Новодевиченский и Приплотинный). В то же время Ю. И. Горин (1971) по характеристикам

водных масс выделяет четыре участка: волжский (протяженностью около 250 км) – от г. Чебоксары до д. Антоновка выше устья Камы; камский (210 км) – от г. Набережные Челны до убежища Атабаево выше устья Камы; район формирования водных масс собственно водохранилища (160 км) – до г. Ульяновска; далее район сформировавшейся водной массы водохранилища (140 км) – до плотины. В водохранилище впадает около 100 рек, крупнейшая из которых Кама (Волга и..., 1978; Гидрометеорологический режим..., 1978).

Для Нижней Волги характерно сокращение объема боковых поступлений. Правый берег **Саратовского водохранилища** расположен в зоне лесостепи, левый – в степи. Саратовское коренным образом отличается от остальных водохранилищ каскада, т. к. оно не накапливает запаса воды, а по облику и конфигурации напоминает скорее медленно текущую реку, чем водоем замедленного водообмена. Это водохранилище недельного регулирования стока. Конфигурация зеркала сохранила изгибы реки. Самые крупные притоки Саратовского водохранилища – реки Сызранка, Самара, Чапаевка, Чагра, Малый Иргиз.

Волгоградское водохранилище вытянуто вдоль русла Волги. Его большая часть расположена в степной зоне, в левобережной части ниже впадения р. Еруслан начинается зона полупустыни. Типично степные реки Еруслан и Большой Иргиз – основные притоки водохранилища (Волга и..., 1978; Гидрометеорологический режим..., 1978).

По генезису волжские водохранилища относятся к долинным, по рельефу местности – к равнинным, по объему и площади водного зеркала – к крупнейшим, очень крупным и крупным, по глубине – к неглубоким и среднеглубоким. Наиболее существенно водохранилища различаются по интенсивности внешнего водообмена, которая варьирует от небольшой до очень большой ($K_{\text{вод}} < 1$ и $> 10 \text{ год}^{-1}$ соответственно). Периодичность регулирования речного стока в каскаде меняется от годичной (сезонной) для водохранилищ Верхней Волги (Гидрометеорологический режим..., 1975) до недельной и суточной на Средней и Нижней Волге. Воды Куйбышевского водохранилища, на котором осуществляется сезонное, недельное и суточное регулирование стока, транзитом проходят через Саратовское (Гидрометеорологический режим..., 1978).

Водный режим водохранилищ определяется наличием внутривековых циклов общей увлажненности над территорией Евразии с периодом от 19 до 33 лет (Шнитников, 1969) и обусловленным ими изменением в стоке рек. В пределах этих циклов выделяются маловодные и многоводные фазы. Периоды существования и наиболее активные исследования волжских водохранилищ охватывают четыре фазы водности: две многоводные (1951-1962, 1977-1995 гг.) и две маловодные (1963–1976 гг. и с 1996 г. по наст. время). С наличием этих фаз связана значительная межгодовая изменчивость элементов водного баланса, а также интенсивности водообмена водохранилищ (Литвинов, 1993, 2000).

Уровенный режим водохранилищ формируется в зависимости от водности года и работы гидротехнических сооружений, регулирующих сток рек. В период весеннего половодья в начале наполнения наблюдается быстрый подъем уровня до отметки, близкой к НПУ, постепенное понижение – в летне-осенний период и быстрая предвесенняя сработка в период ледостава. Значительные годовые амплитуды уровня присущи Иваньковскому, Угличскому, Рыбинскому и Куйбышевскому водохранилищам. В мелководном озеровидном Рыбинском и других водохранилищах с озеровидными участками выражены сгонно-нагонные денивеляции уровня (Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978). Колебания уровня меняют площади прибрежных мелководий, от залития которых зависит развитие высшей водной и прибрежноводной растительности, а также условия нереста и нагула рыб (Современная экологическая..., 2000).

В водохранилищах присутствуют речные и собственные водные массы. Весной речными водами заполнены приустьевые участки, в летне-осенний период эти площади сокращаются. Волжская вода существенно трансформируется при поступлении в Рыбинское водохранилище, в котором формируется новая водная масса, поступающая в Горьковское водохранилище. В Чебоксарском водохранилище на большом протяжении прослеживаются сильно минерализованные воды Оки, в Куйбышевском – велика роль Камы (Буторин, 1969; Литвинов, Законнова 1986, 1994). Границы между водными массами представляют собой зоны трансформации вод и выражены нечетко. С точки зрения экологии их можно рассматри-

вать как экотоны, которые динамичны во времени и пространстве и, как правило, характеризуются высокими показателями развития и функционирования биологических сообществ.

Зарегулирование изменило проточность Волги, снизив скорость течения на 60–70 %, обусловив формирование циркуляционных зон и сложной системы транзитно-циркуляционных течений. Наиболее гидродинамически активные участки приурочены к бывшим речным руслам, циркуляционные – к затопленным поймам и надпойменным террасам, застойные – к мелководным заливам. Своеобразный режим течений сложился в верхних и нижних бьефах ГЭС, где при больших объемах работы могут возникать обратные стоковые течения. В многоводные годы в период половодья при значительных попусках через гидроузлы скорости течения достигают максимальных годовых значений. В Рыбинском водохранилище в период открытой воды велика роль ветровых течений, за счет которых возникает сложная система циркуляции отдельных слоев воды. Открытые акватории подвержены сильному волновому воздействию, высота волны может достигать 2-3 м (Волга и..., 1978).

Сложная гидродинамическая структура водохранилищ оказывает влияние на термический, газовый и биогенный режим, перемещение и осаждение взвесей, процессы самоочищения, условия обитания гидробионтов и их распределение (Авакян и др. 1987; Эдельштейн 1998). Открытые неглубокие озеровидные акватории подвергаются частому ветровому перемешиванию. Активная гидродинамика препятствует возникновению термической стратификации в период открытой воды, способствуя насыщению воды кислородом и интенсификации процессов самоочищения. В этих условиях водоросли обеспечены биогенным питанием и относительно равномерно распределяются в толще воды (Минеева 2004). В то же время с такими особенностями гидродинамики, как структура течений, крупномасштабная циркуляция вод и ее структурные элементы, связана разномасштабная неоднородность горизонтального распределения фитопланктона водохранилищ и соответствующее формирование зон с различной продуктивностью и трофностью (Поддубный, 1988, 2000; Поддубный и др., 1990; Минеева, 2004).

Таблица 2

**Некоторые климатические характеристики
в бассейне Волги** (средние многолетние показатели приведены по:
Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978; Антропогенное
влияние..., ч. 1., 1981; Пивоварова, Стадник, 1988; Литвинов,
Рощупко, 1992; Охапкин, 1994; Экологические проблемы..., 2001;
Фитопланктон Волги, 2003)

Водохрани- лище	Суммарная солнечная радиа- ция, МДж/м ² за май – сентябрь (пункт)	Температура воздуха, °С		Температура во- дной массы, °С			Количество осадков, мм/год	Продолжительность безледного периода, сут
		годовая	май–октябрь	май	июль	октябрь		
Шекснинское	2501	2.4	11.3	8.5	19.4	4.8	596	192
Иваньковское	(Белозерск) 2764	3.5	12.2	9.8	20.5	8.5	649	214
Угличское	(Валдай) -	3.5	12.4	9.3	20.3	9.1	667	207
Рыбинское	2686	2.9	12.1	5.9	18.9	8.2	622	195
Горьковское	(Рыбинск) 2887	3.0	12.7	8.5	19.4	7.8	607	202
Чебоксарское	(Кострома) 2994	3.2	13.1	8.8*	21.2*	7.6*	480	212
Куйбышевское	(Н. Новгород) 3302	3.6	14.0	9.2	20.8	8.6	488	203
Саратовское	(Самара) 3395	4.8	15.6	9.0	20.5	9.3	386	232
Волгоградское	(Ершов) 3510	7.6	18.2	8.6	21.4	11.0	<300	251
	(Волгоград)							

* поверхностный слой.

Характер термики отдельных водохранилищ определяется их географическим положением, морфометрией, проточностью, ги-

дрометеорологическими условиями года. В результате зарегулирования продолжительность безледного (вегетационного) периода (табл. 2) в среднем для каскада сократилась на 8–20 суток, а на Нижней Волге стала на 20 суток больше (Литвинов, Рошупко, 1992). Весенний прогрев совпадает с подъемом уровня и наиболее интенсивно идет во второй половине мая – начале июня, период максимальных температур приходится на июль – август, со второй декады августа начинается охлаждение водной толщи. В период весенне-летнего прогрева для всех водохранилищ каскада характерна неустойчивая термическая стратификация и значительная пространственная изменчивость температуры. В каскаде температура воды увеличивается с севера на юг летом и осенью. Весной за счет аккумуляции весеннего стока и сброса более холодных зимних вод в период прохождения половодья среднемесячная температура поверхностного слоя в створе Волгоградского водохранилища ниже, чем на Верхней Волге (табл. 2).

Гидрохимический режим в каскаде, особенно на реках, текущих в меридиональном направлении и пересекающих различные природные зоны, формируется при взаимодействии зональных, аazonальных и интерзональных факторов (Фортунов, 1970). **Химический состав** воды р. Волги и ее притоков определяют климатические, почвенные, литологические и гидрогеологические условия их бассейнов и антропогенное воздействие. Формирование преобладающей части стока Волги в лесной зоне при избыточной увлажненности обуславливает относительно низкое содержание солей на всем протяжении реки (табл. 3).

Воды Волги гидрокарбонатно-кальциевые с невысоким содержанием щелочных металлов, хлоридов и сульфатов. Общая минерализация и соответственно электропроводность воды минимальны в северном Шекснинском водохранилище. В пределах Верхней Волги при неизменном составе ионов эти показатели снижаются лишь в Главном плесе Рыбинского водохранилища, воды которого поступают в Горьковское водохранилище (Волга и..., 1978; Экологические проблемы..., 2001).

Наиболее существенно ионный состав меняется в Чебоксарском водохранилище под влиянием р. Оки, вода которой свойственна высокая минерализация и высокое содержание ионов

сильных кислот при относительном снижении гидрокарбонатной составляющей. В меженный период содержание сульфатов в Оке в 4–6 раз выше, чем в Волге. Более минерализованные окисные воды прижаты к правому берегу почти до устья р. Суры. Далее неоднородность вод поддерживается реками Сурой, Ветлугой и другими притоками: правобережными сильно минерализованными, левобережными – с меньшей минерализацией (Литвинов, Законнова, 1986, 1994).

Таблица 3

**Гидрофизические и гидрохимические показатели
волжских водохранилищ** (осредненные данные
за период открытой воды 1980–1995 гг. приведены по:
Антропогенное влияние..., ч. 1, 1981; Былинкина и др., 1982;
Романенко, 1985; Охапкин, 1994; Литвинов, Минеева, 1997;
Экологические проблемы..., 2001; Минеева, 2004)

Водохранилище	Прозрачность, см	Цветность, град	Взвесь, мг/л	Сумма ионов, мг/л	Электропроводность, $\mu\text{См}/\text{см}$	O_2 , % насыщения	$\text{N}_{\text{обит}}$, мг/л	$\text{P}_{\text{обит}}$, мкг/л
Шекснинское	110	73	15.6	124	137	86	0.56	66
Иваньковское	102	70	11.9	213	220	86	1.21	96
Угличское	127	65	7.3	207	220	86	1.30	100
Рыбинское	118	60	9.5	172	188	85	1.12	65
Горьковское	98	62	9.3	156	182	89	1.10	66
Чебоксарское	103	54	9.1	200	262	82	1.32	139
Куйбышевское	122	47	6.3	280	265	88	1.12	122
Саратовское	156	38	4.5	291	272	91	0.88	107
Волгоградское	147	33	3.5	260	276	96	1.02	117

В Куйбышевском водохранилище сильно влияние Камы, сток которой формируется на Урале. Ниже ее впадения в собственно водной массе водохранилища кальций и гидрокарбонаты остаются преобладающими компонентами, но примерно вдвое по сравне-

нию с волжскими водами возрастает содержание хлоридов. Сумма хлоридов и сульфатов приближается к содержанию гидрокарбонатов, возрастает содержание щелочных металлов. Солевой состав вод в Саратовском водохранилище такой же, как в приплотинной части Куйбышевского, но со значительно меньшими внутригодовыми колебаниями минерализации. Соотношение главных компонентов ионного состава в Саратовском и Волгоградском водохранилищах сходное, в общих чертах оно сохраняется и на нижнем незарегулированном участке Волги. В многолетнем плане выявлен рост общей минерализации волжских вод (Законнова, Литвинов, 2005), с которым связывают вселение и прогрессирующее распространение солоновато-водных видов водорослей (Корнева, 2007).

В условиях повышенной гидродинамики кислородный режим всех водохранилищ благоприятен для развития гидробионтов (табл. 3). Однако на мелководных озеровидных участках кислородный режим может ухудшаться при продолжительной жаркой штилевой погоде (лето 1972 и 1981 гг.). Разница содержания O_2 между поверхностным и придонными горизонтами обычно невелика. Вода водохранилищ характеризуется нейтральными или слабощелочными величинами pH (Волга и..., 1978; Экологические проблемы..., 2001), которые могут смещаться в щелочную сторону при высокой интенсивности фотосинтеза (Минеева, 1993б). Цветность воды, обусловленная присутствием окрашенных органических веществ гуминовой природы, снижается с севера на юг, отражая природные особенности водосборного бассейна и уменьшение объема боковых притоков. Межгодовые и сезонные колебания цветности в значительной степени зависят от условий водности (Волга и..., 1978). Водохранилища Верхней Волги, где цветность существенно меняется в течение года, по классификации С. П. Китаева (Китаев, 1984, 2007) относятся к мезогумозным и мезополигумозным, а в периоды весеннего половодья и дождевых паводков здесь встречаются полигумозные воды с цветностью >100 град Pt-Co шкалы. **На участке от истока до плотины Горьковской ГЭС** цветность воды составляет в среднем 45–60 град. В водохранилищах Средней и особенно Нижней Волги содержание гумуса снижается, преобладающими становятся соответственно мезогумозные и мезогумозные-олигогумозные воды.

Содержание и состав взвеси в водохранилищах определяется стоком взвешенных наносов рек, переформированием берегов и ложа, развитием фитопланктона. С созданием водохранилищ изменился режим мутности, сезонный ход которой характеризуется максимальным содержанием взвеси в период весеннего половодья, минимальным зимой и отдельными всплесками – в летне-осенний период. Эти показатели резко различаются в глубоководных и прибрежных участках, где количество взвеси может быстро увеличиваться при ветровом воздействии. Прозрачность реки до зарегулирования снижалась вниз по течению, а в настоящее время наблюдается противоположная картина, обусловленная большей глубиной нижних водохранилищ (табл. 3).

Речные системы, в том числе и преобразованные гидростроительством, не испытывают недостатка в биогенах (Vannote et al., 1980). Довольно высокое, типичное для эвтрофных вод (Sakamoto 1966, Vollenweider 1979) **содержание биогенных элементов** характерно и для волжских вод. Оно обусловлено в основном влиянием антропогенных факторов. Среднее содержание общего фосфора составляет 71–139 мкг/л, общего азота – 0.88–1.32 мг/л при максимальных величинах на Средней Волге, водохранилища которой испытывают максимальную антропогенную нагрузку. Соотношение общего азота и общего фосфора чаще составляет 10–15 (табл. 3).

Весной в водохранилища поступают талые воды с водосбора, значительно освоенного в сельскохозяйственном и промышленном отношении. Среди минеральных форм азота преобладают нитраты, растворенный минеральный фосфор составляет заметную долю от общего. Весенние воды второй фазы половодья с относительно небольшим содержанием биогенов задерживаются в водохранилищах примерно до середины лета. В этот период высокие концентрации общего азота и фосфора поддерживаются за счет сброса сточных вод, а также выделения из донных отложений. В периоды интенсивной вегетации фитопланктона содержание аммонийного и нитратного азота, фосфатного фосфора и кремния минимально, а по мере отмирания водорослей концентрации биогенов увеличиваются (Волга и ..., 1978). Ресуспензия биогенов из донных отложений происходит на открытых участках, подверженных ветровому воздействию. Поэтому сезонные изменения общих

форм азота и фосфора невелики, что показано на примере Рыбинского (Минеева, Разгулин, 1995) и Шекснинского (Былинкина и др., 1982) водохранилищ. Многолетняя динамика стока биогенов свидетельствует о росте их концентраций (Катунин и др., 2000) и соответственно эвтрофировании водохранилищ.

При высокой освоенности бассейна волжский каскад испытывает значительную антропогенную нагрузку, которая несколько снижается лишь в Рыбинском, а также северном Шекснинском водохранилище (табл. 1).

Волгу традиционно подразделяют на три основные части: Верхнюю, Среднюю и Нижнюю. Граница Верхней Волги, включающей Верхневолжское водохранилище и незарегулированный участок общей протяженностью около 450 км, а также Ивановское, Угличское и Рыбинское водохранилища, определяется местом впадения р. Шексны. Средняя Волга, к которой относятся Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища, ограничена плотиной Волжской ГЭС. Нижняя Волга (Саратовское и Волгоградское водохранилища) ограничена плотиной Волгоградской ГЭС. Участок длиной 450 км от плотины до устья Волги, называемый Волго-Ахтубинской поймой, вместе с разветвленной дельтой считается самостоятельной физико-географической провинцией (Волга и..., 1978). Такой схемы районирования Волги будем придерживаться и мы при изложении материалов настоящей книги. Следует, однако, отметить, что единого мнения о районировании Волги до сих пор не существует. Ряд исследователей относит к Верхней Волге Горьковское водохранилище (Экологические проблемы..., 2001), а к Нижней Волге – Куйбышевское (Паутова, Номоконова, 2001).

Волжские водохранилища являются объектом всесторонних научных исследований, и в настоящее время Волга – одна из наиболее изученных рек России. Основа этих знаний заложена российскими учеными более 200 лет назад. В последние десятилетия накоплены обширные материалы, характеризующие процессы становления органического мира водохранилищ, позволяющие в полной мере оценить своеобразие их экосистем в сравнении с экосистемами естественных водоемов и определить их место в общей типологической схеме внутренних пресноводных водоемов.

Глава 2. Материал и методы исследования

Сбор полевого материала

В основу работы положены материалы натурных исследований первичной продукции фитопланктона, полученные во время комплексных экспедиций ИБВВ РАН на водохранилищах Волги в период с 1976 по 2007 гг. и включающие:

- сезонные наблюдения, выполненные с мая по октябрь на 14 станциях Шекснинского водохранилища (в мае, августе, октябре 1976 г. и ежемесячно в 1977 г.), 13 станциях Рыбинского (1981–1982 гг. – ежемесячно, 2006 г. – май, август, октябрь) и 15 станциях Горьковского (1989–1992 гг., ежемесячно);
- крупномасштабные пространственные съемки, выполненные в период максимального прогрева водной толщи на Ивановском (август 1995 г., 26 станций), Рыбинском (июль 1989 г., 79 станций), Горьковском (август 1992 г., 27 станций), Волгоградском (август 1990 г., 35 станций) водохранилищах;
- маршрутные съемки, выполненные в возможно сжатые сроки на 23 русловых станциях Средней Волги (июнь 1990, 1991 гг.), 46 станциях Средней и Нижней Волги (август 1990 г.), 64 станциях всего каскада (август 1989, 1991 гг.);
- съемки мелководной зоны Рыбинского водохранилища в июле 1989 г. (весь водоем) и мае – октябре 1992–1993 гг. с интервалом 1–2 недели на двух станциях Волжского плеса;
- отдельные съемки верхневолжских водохранилищ в течение вегетационных сезонов 1993–2007 гг.

Карта волжского каскада и схема расположения станций наблюдения на отдельных водохранилищах приведены на рис. 1–4.

Пробы воды отбирали с борта судна из верхнего 2-метрового слоя, охватывающего основную часть эвфотной зоны (Методика изучения..., 1975) и всей водной толщи от поверхности до дна. Для отбора проб на глубоководных станциях использовали пластмассовый батометр длиной 1 м объемом 4 л, на мелководье – пластмассовое ведро.



Рис. 1. Карта-схема каскада водохранилищ Волги

Шекснинское водохранилище



Иваньковское водохранилище



Рис. 2. Схема расположения станций наблюдения на Шекснинском и Иваньковском водохранилищах

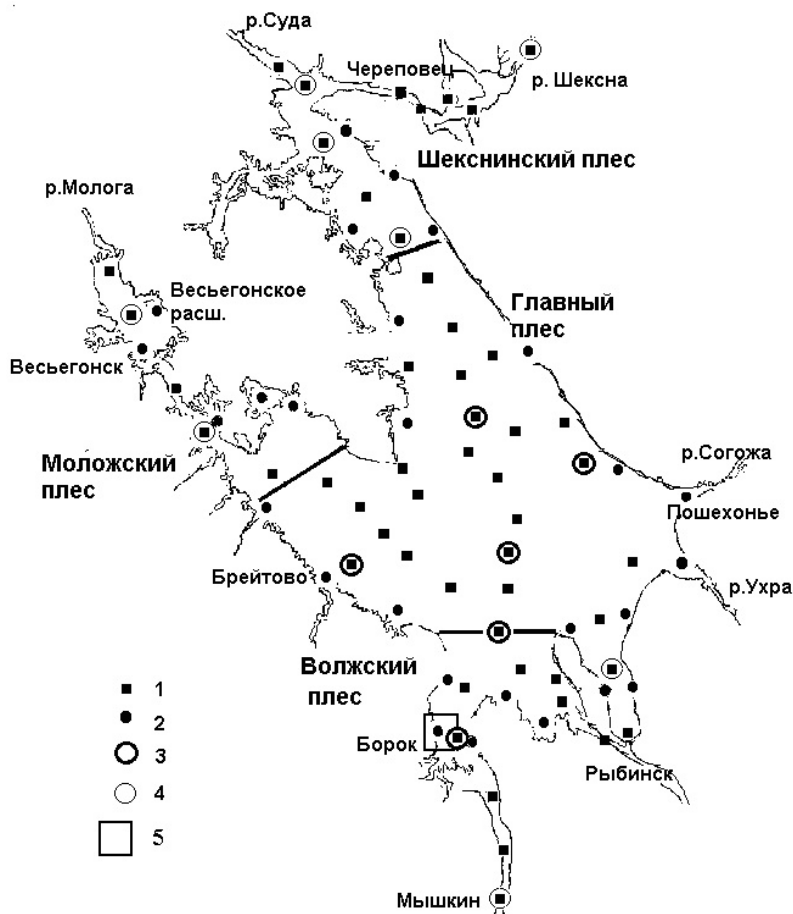


Рис. 3. Схема расположения станций на Рыбинском водохранилище: глубоководные (1) и мелководные (2) станции отбора проб в 1986–1989 гг.; 3 – станции многолетних наблюдений; 4 – станции наблюдений 1981–1982 гг.; 5 – район исследования прибрежных мелководий в 1993–1994 гг.



Рис. 4. Схема расположения станций наблюдения на Горьковском и Волгоградском водохранилищах: тонкие линии – разрезы, жирные линии – плотины ГЭС

Определение первичной продукции

Интенсивность фотосинтеза и деструкцию органического вещества (ОВ) определяли кислородной модификацией скляночного метода, в основе которого лежит «измерение опорных динамических показателей в изолированных образцах природных сообществ» (Федоров, 1979, с. 66). Содержание растворенного кислорода определяли методом Винклера (Алекин и др., 1973), точ-

ность которого при соблюдении всех необходимых процедур, включая 2–3-кратную повторность, составляет ± 0.05 мг O_2 /л (Федоров, 1979). Несмотря на то что скляночный метод имеет ряд уязвимых мест, связанных главным образом с изолированием организмов в замкнутом объеме (Винберг, 1960; Федоров, 1979; Шиенок, 1984; Пырина, 1993 в; Fogg, Calvario-Martinez, 1989; Carignan et al., 1998), он продолжает оставаться наиболее распространенным в продукционных исследованиях фитопланктона.

Склянки, изготовленные из стекла «пирекс», заполняли водой, отобранной из слоя 0–2 м, и экспонировали в проточном палубном инкубаторе, что позволяло имитировать световые и температурные условия водоема. Для заполнения склянок использовали плоское пластмассовое ведро с тубусом. «Светлые» склянки располагали горизонтально на нескольких глубинах 50-сантиметрового слоя воды, «темные» (завернутые в плотную черную ткань) помещали на дно инкубатора. Валовый фотосинтез («валовую первичную продукцию», ВП или A , «assimilation») оценивали по разнице концентраций растворенного кислорода в «светлых» и «темных» склянках, «чистый» фотосинтез («чистую первичную продукцию», ЧП; A_q) – в «светлых» склянках и исходной воде, интенсивность деструкции (D или R , «respiration») – по убыли O_2 в «темных» склянках по сравнению с исходной водой. Экспонирование склянок на нескольких горизонтах позволило получить близкое к максимальному для вертикального профиля значение фотосинтеза (A_{max}), которое использовали для дальнейших расчетов интегральной (под 1 м²) первичной продукции в столбе воды ($\sum A$). Максимум фотосинтеза обычно приурочен к слою 0–0.25 м и достигает величин 3–5, реже 8–10 мг O_2 /(л·сут) (Пырина, 1966; Минеева, 1990 а).

Определение интенсивности фотосинтеза и деструкции рекомендуют проводить (Винберг, 1960) и чаще всего проводят при 24-часовом экспонировании проб, которое было использовано и нами. Такая продолжительность экспозиции позволяет сопоставлять данные, полученные в разное время на разных водоемах. Как и И. Л. Пырина (1995), мы считаем, что результаты суточных опытов отражают экологические особенности продукционно-деструкционных процессов, а краткосрочные опыты в большей степени характеризуют потенциальные возможности сообщества.

Основные нарекания, предъявляемые к суточным экспозициям, связывают с наличием скляночного эффекта; изменениями, происходящими в составе ОВ и фотосинтетических пигментов водорослей; изменениями в соотношении процессов синтеза и деструкции ОВ; влиянием на водоросли зоо- и бактериопланктона (Федоров, 1979; Сигарева, 1980; Nama, Handa, 1987).

Сопоставление результатов определения фотосинтеза при разном времени экспонирования проб было проведено на Рыбинском водохранилище в августе 1986 г. при развитии диатомовых и сине-зеленых водорослей, а также в мае–июне 1987 г. при вегетации диатомовых и криптофитовых (Минеева, 1990б). При наиболее типичных для волжских водохранилищ концентрациях хлорофилла до 20 мкг/л (Минеева, 2004) величины фотосинтеза в пересчете на 1 ч светового дня были близкими: различия не превышали 20 % весной и 40 % летом. При более высоком обилии фитопланктона, характерном для сезонных максимумов (концентрации хлорофилла > 40 мкг/л), расхождения в оценках фотосинтеза были значительными (табл. 4). Такие ситуации сопровождают массовое развитие синезеленых водорослей и отмечаются гораздо реже.

С оценкой деструкции при разной экспозиции проб дело обстоит менее определенно. Летом 1989 и 1990 гг. в водохранилищах Волги при краткосрочных экспозициях в 24 % случаев деструкция не улавливалась. Для такого же числа измерений при пересчете на 1 час она была в 1.7–1.9 раза ниже, чем в суточных экспериментах, а в половине случаев – в 1.2–3.7 раза выше. Более низкие (в пересчете на 1 час) значения при суточной экспозиции, как правило, были получены при максимальной скорости деструкции (Минеева, 1993а). Результаты этих сопоставлений приведены в табл. 5. Следует отметить, что в ряде случаев деструкция не улавливалась и при суточной экспозиции проб. Так, для Горьковского водохранилища – это 16 % всего числа наблюдений, выполненных в течение вегетационных сезонов 1989–1992 гг., для Рыбинского (1981–1982 гг.) – 19 %, для Шекснинского (1976–1977 гг.) – 12 %. Такая ситуация обычно наблюдается при температуре воды ниже 10°C иногда весной, но чаще всего осенью. Исследователи периодически сталкиваются с тем, что фотосинтез и/или деструкция не улавливаются или получаются отрицательными. Объяснить это

можно было бы методическими погрешностями: условиями хранения проб, перепадом температур и нарушением газового режима в склянке в процессе их обработки (Carignan et al., 1998). Тем не менее более детальный анализ дает основание предполагать, что данное явление наблюдается в изменчивых условиях среды при сильном влиянии гидродинамических факторов (Kemp, Boynton, 1980) или при выраженной неоднородности водных масс (Cafrey, 2003). И то и другое характерно для водохранилищ Волги.

Таблица 4

**Фотосинтез фитопланктона Рыбинского водохранилища
(мкг O_2 /(л·ч)) при краткосрочном (A_1)
и суточном (A_2) экспонировании проб**

Дата	Время световой экспозиции, ч; в скобках – продолжительность, ч	Хл, мкг/л	A_1 ,	A_2 ,	A_1 / A_2
10–11 VIII 1986	13–17 (4)	24.6	270	195	1.4
13–14 VIII 1986	13–15 (2)	44.5	660	155	4.2
	13–17 (4)		772		5.0
	13–19 (6)		525		3.4
30–31 V 1987	21–09 (4)	22.4	127	110	1.2
	21–13 (8)		115		1.04
	21–17 (12)		125		1.1
3–4 VI 1987	21–09 (4)	14.3	112	87	1.3
	21–13 (8)		95		1.1
	21–17 (12)		98		1.1
5–6 VI 1987	21–09 (4)	9.2	82	68	1.2
	21–13 (8)		72		1.06
	21–17 (12)		41		0.6
8–9 VI 1987	21–09 (4)	8.5	92	68	1.4
	21–13 (8)		82		1.2
	21–17 (12)		79		1.2

Таблица 5

**Деструкция ОВ в водохранилищах Волги
при разном времени экспонирования проб в зависимости
от некоторых биотических и абиотических факторов**

Д, мкг О ₂ /(л·ч) за экспозицию		n	Хл, мкг/л	Ф, мкг О ₂ / (л·ч)	Численность бакте- рий, млн/мл		Биомасса зооплан- ктона, мг/л	О ₂ , %	N _{общ.} , мг/л	N-NO ₃ ⁻ , мг/л	N - NH ₄ ⁺ , мг/л	P _{общ.} , мкг/л
4-6 ч	24 ч				общая	активно- дыша- щие						
Рыбинское водохранилище, июль 1989 г.												
не улав- ливается	25±1	11	22.3±5.3	340±30	7.56±0.55	3.66±0.61	1.78±0.06	90±7	1.09±0.01	0.22±0.02	0.09±0.02	54±3
	26±2	12	23.3±5.8	300±30	7.24±1.08	4.85±0.74	2.69±0.11	90±13	1.14±0.02	0.30±0.03	0.16±0.03	81±3
	72±3	23	28.3±3.1	440±50	7.80±0.78	4.26±0.67	3.38±0.12	98±20	1.44±0.07	0.17±0.06	0.44±0.06	73±4
Средняя и Нижняя Волга, август 1990 г.												
не улав- ливается	12±3	7	6.5±1.6	100±30	-	-	-	89±7	0.90±6	0.54±0.08	0.04±0.02	119±30
	18±6	33±7	14.6±4.2	280±60	-	-	-	90±2	1.22±0.05	0.42±0.13	0.06±0.03	131±14
	58±12	21±2	9.6±1.1	214±22	-	-	-	89±3	1.21±0.07	0.60±0.06	0.06±0.01	133±6

Примечание. Численность бактерий приведена по: Копылов, Крылова, 1993; биомасса зоопланктона по: Ривьер, 1993; данные по содержанию биогенов предоставлены А. А. Былинкиной

Известно, что наиболее существенно в зависимости от времени экспозиции разнятся оценки продукции и деструкции в высоко эвтрофных водоемах при значительном обилии фитопланктона и интенсивно идущих процессах (Цискаришвили, 1987). Среди причин расхождения результатов можно назвать изменение соотношения фотосинтеза и деструкции, характеризующее траты первичной продукции на дыхание.

В Рыбинском водохранилище A_{max}/R для краткосрочной и суточной экспозиций весной в среднем составило соответственно (1.9 ± 0.3) и (2.7 ± 0.2) , а в летний период – (7.0 ± 0.2) и (5.1 ± 0.3) . В этой же работе показано, что за время экспозиции меняется ассимиляционная активность хлорофилла, связанная с влиянием биотических и абиотических факторов, в частности с количеством фитопланктона и световыми условиями (Минеева, 1990 б).

При определении фотосинтеза летнего фитопланктона в Рыбинском водохранилище в 1989 г., а также на водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1990 г. были использованы краткосрочные (4–6 ч) экспозиции. Однако необходимость сравнительного анализа данных, полученных в разные сроки, заставила перейти к суточным величинам, и скорость фотосинтеза за 1 ч была умножена на предложенный для этих целей В. И. Романенко (1985) коэффициент 14.7.

В ряде случаев, когда непосредственных измерений фотосинтеза и деструкции не проводилось, прибегали к их приближенным оценкам: фотосинтеза – по содержанию хлорофилла a на станции и суточным ассимиляционным числам (САЧ), деструкции – по хлорофиллу и его соотношению с величиной темнового дыхания планктона или респираторным числам ($R/Xл$). При этом использовали САЧ и $R/Xл$, полученные для данного водоема в аналогичные календарные сроки ближайших лет. Фактические величины САЧ и $R/Xл$ рассчитаны на основе параллельных определений соответствующих показателей. Ассимиляционное число является распространенной характеристикой фотосинтетической активности водорослей и широко используется для расчетов первичной продукции (Винберг, 1960; Ryther, Yentsch, 1957), соотношение $R/Xл$ встречается реже (Jewson 1976; Anderssen, 1978), однако рассматривается как весьма перспективный и информативный пока-

затель (Сиротский, Медведева, 1996). По нашему мнению, такой подход дает ориентировочные представление о дыхательном потенциале планктонного сообщества, в котором гетеротрофной активностью обладают не только бактерии, но и водоросли (Гольд и др., 1993; Ильяш, 1998, 2002; Ильяш и др., 2003; Попельницкая, 2007; Westlake et al., 1980).

Средние для водохранилищ значения САЧ и R/Хл приведены в таблице 6, их незначительный разброс позволяет считать, что величины, полученные с помощью такого подхода, укладываются в реальные пределы. Отметим, что при расчетах разного рода зависимостей и соотношений, обсуждаемых в работе, нами использованы только данные фактических определений фотосинтеза и деструкции.

Интегральную первичную продукцию $\sum A$, необходимую для характеристики биотического баланса, рассчитывали, используя простое уравнение (1), предложенное В. В. Бульоном (1983), в которое входит максимальный фотосинтез и прозрачность воды на станции Z_c :

$$\sum A = A_{max} Z_c \quad (1)$$

Таблица 6

**Ассимиляционная и дыхательная активность
фитопланктона в летний период**
($X \pm m_x$, в скобках – относительная погрешность, %)

Водохранилище	САЧ, мг О ₂ /(мг Хл сут)	R/Хл, мг О ₂ /(мг Хл ч)
Шекснинское	209±16 (7.6)	4.82±0.59 (12.2)
Иваньковское	121±12 (9.9)	1.55±0.15 (9.7)
Угличское	234±5 (2.1)	1.95±0.11 (5.6)
Рыбинское	151±4 (2.6)	1.76±0.07 (4.0)
Горьковское	141±5 (3.5)	1.57±0.11 (7.0)
Чебоксарское	203±9 (4.4)	1.18±0.11 (9.3)
Куйбышевское	225±15 (6.7)	2.38±0.25 (10.5)
Саратовское	245±13 (5.3)	2.18±0.23 (10.5)
Волгоградское	281±14 (4.9)	2.87±0.19 (6.6)

Расчетная оценка первичной продукции широко распространена для больших акваторий, при обследовании которых в силу разных причин затруднено измерение фотосинтеза на разных

глубинах *in situ*, позволяющее наиболее простым и, пожалуй, точным способом оценить $\sum A$. В основу большинства расчетов положены световые зависимости фотосинтеза. В наших ранних работах 1976–1982 гг. на Рыбинском и Шекснинском водохранилищах (Минеева, 1987) были выполнены достаточно сложные вычисления $\sum A$ по схеме И. Л. Пыриной (1979). Они основаны на расчетной оценке интенсивности фотосинтеза на разных глубинах эвфотной зоны в зависимости от энергии фотосинтетически активной радиации (ФАР), проникающей на эти глубины. В результате было показано, что зависимость между $\sum A$ и A_{max} описывается простым уравнением (2) с угловым коэффициентом, близким (как и в уравнении 1) к средней прозрачности воды в этих водоемах:

$$\sum A = 0.04 + 1.02 A_{max} \quad (n=48, r=0.92). \quad (2)$$

Позднее, в 1988–1992 гг., на Рыбинском и Горьковском водохранилищах (Минеева, 1993 б; Охалкин и др., 1997) для определения величин фотосинтеза на разных глубинах фотической зоны и последующего их интегрирования, был использован подход, предложенный В. И. Романенко (1973). В его основу положено постоянство доли фотосинтеза (от измеренного на одном горизонте) на определенных глубинах. В таблице 7 приведены осредненные для 53 станций Рыбинского водохранилища величины $\sum A$, рассчитанные с использованием всех трех подходов.

Таблица 7

**Результаты различных способов расчета
первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища по
данным для 53 станций (июль 1989 г.).**

Метод расчета	Первичная продукция, г О ₂ /(м ² сут)		
	Пределы	Среднее	C _p , %
Уравнение 1 (Бульон, 1983)	1.19–10.19	4.96±0.28	40.3
Уравнение 2 (Минеева, 1987)	1.24–10.80	5.27±0.52	39.5
Схема В. И. Романенко (1973)	1.12–10.60	6.09±0.41	37.3

Различия по критерию Стьюдента между значениями $\sum A$, полученными по уравнениям 1 и 2 ($t=0.53$), а также по уравнению 2 и схеме В. И. Романенко ($t=1.22$), недостоверны. Относительная погрешность расчетов колеблется в пределах 6–10 % при одинаково умеренной изменчивости средних величин, коэффициенты вариации которых близки к 40 %.

Для оценки интегральной (в столбе воды) деструкции $\sum R$ измеренную величину R умножали на глубину станции, исходя из того, что при отсутствии вертикального расслоения водной толщи содержание растворенного кислорода от поверхности до дна оставалось неизменным (Litvinov, Mineeva, 1994), распределение планктона в столбе воды было относительно равномерным, и скорость окисления ОВ мало менялась с глубиной (табл. 8).

При оценке баланса органического вещества средние для водоема $\sum A$ и $\sum R$, как это рекомендует Г. Г. Винберг (1960), рассчитаны с учетом объемов соответствующих слоев воды при уровне в момент наблюдения: первичная продукция – для эвфотной зоны, деструкция – для всей водной толщи. При сравнительном анализе баланса ОВ в каскаде (1989–1991 гг.) $\sum R$ рассчитывали для средней глубины водохранилищ, а средние для всего водоема $\sum A$ и $\sum R$ – с учетом площадей и соответствующих объемов водной толщи при НПУ.

Учитывать объемы водной массы при такого рода расчетах, связанных с оценкой баланса органического вещества в водохранилищах со сложной морфометрией, крайне важно. На примере Рыбинского водохранилища видно, что вычисление суммарной первичной продукции простым осреднением по станциям дает завышенную оценку для мелководной зоны (табл. 9). Для глубоководных станций эти различия фактически отсутствуют, однако в масштабах водоема со значительными колебаниями уровня, сложным строением котловины и обширными по площади мелководьями они могут быть существенными.

Значительные расхождения первичной продукции и деструкции, а также их соотношения, характеризующего баланс ОВ, при разных способах расчета выявлены и для Горьковского водохранилища (табл. 10).

Таблица 8

**Деструкция органического вещества (мг O_2 /(л сут))
в различных слоях водной толщи плесов
Рыбинского водохранилища (1982 г.)**

Плес	Месяц	Деструкция в слое			t – критерий между	
		0–2 м (1)	2–6 м (2)	6 м – дно (3)	(1)–(2)	(2)–(3)
Волжский	V	0.18±0.05	0.08±0.06	0.10±0.04	1.28	0.28
	VI	0.17±0.12	0.20±0.08	0.20±0.08	0.21	0.0
	VII	0.19±0.07	0.20±0.05	0.23±0.07	0.11	0.35
	VIII	0.59±0.30	0.31±0.10	0.21±0.05	0.88	0.89
	IX	0.13±0.09	0.12±0.05	0.10±0.05	0.10	0.28
	X	0.09±0.08	0.19±0.13	0.19±0.13	0.66	0.0
Главный	V	0.27±0.13	0.19±0.09	0.16±0.03	0.50	0.32
	VI	0.41±0.17	0.41±0.17	0.41±0.17	0.0	0.0
	VII	1.12±0.18	0.69±0.18	0.67±0.18	1.68	0.08
	VIII	0.43±0.10	0.44±0.10	0.32±0.11	0.07	0.81
	IX	0.15±0.07	0.15±0.08	0.14±0.06	0.0	0.10
	X	0.12±0.05	0.13±0.05	0.13±0.05	0.14	0.0
Шекснин-ский	V	0.10±0.04	0.14±0.04	0.18±0.06	0.71	0.55
	VII	1.14±0.16	1.12±0.25	1.12±0.25	0.07	0.0
	VIII	0.23±0.08	0.27±0.04	0.29±0.05	0.45	0.31
	IX	0.18±0.02	0.29±0.10	0.26±0.11	1.08	0.20
	X	0.07±0.01	-	-	-	-
	V	0.10±0.05	0.04±0.005	0.12±0.08	1.20	0.99
Моложский	VI	0.32±0.14	0.61±0.30	-	0.88	-
	VII	0.52±0.03	0.40±0.06	-	1.79	-
	VIII	0.12±0.08	0.15±0.05	-	0.32	-
	IX	0.12±0.05	0.21±0.05	-	1.27	-
	X	0.03±0.02	-	-	-	-

Таблица 9

**Средняя для плесов Рыбинского водохранилища
первичная продукция ($\text{г O}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$), рассчитанная
с учетом объемов водной толщи (ΣA_1) и простым осреднением
по станциям (ΣA_2) (июль 1989 г.)**

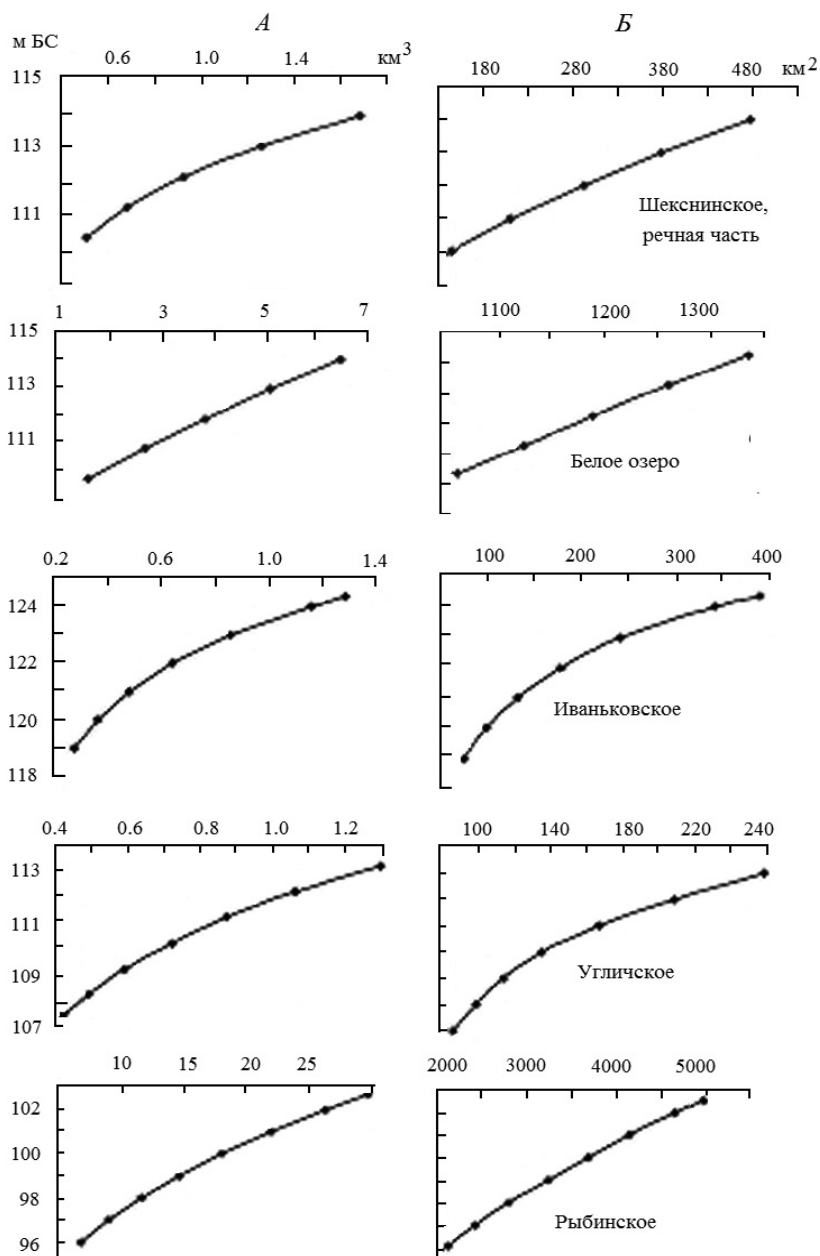
Плес, участок	n	ΣA_1	ΣA_2
Волжский, глубоководный	7	6.10	5.98 ± 1.95
мелководный	5	2.89	6.60 ± 1.65
Главный, глубоководный	12	6.47	6.99 ± 0.75
мелководный	6	3.38	5.09 ± 1.04
Шекснинский, глубоководный	6	9.22	9.10 ± 0.63
мелководный	4	6.49	7.85 ± 1.59
Моложский, глубоководный	5	7.0	7.19 ± 0.46
мелководный	5	4.29	6.98 ± 1.19

Таблица 10

**Средние для Горьковского водохранилища первичная продукция
и деструкция ($\text{г O}_2/(\text{м}^2 \text{сут})$), рассчитанные с учетом объемов
водной толщи (1) и простым осреднением по станциям (2)**

Год	ΣA		ΣR		$\Sigma A/\Sigma R$	
	1	2	1	2	1	2
1988	2.34 ± 0.33	1.80 ± 0.28	5.58 ± 1.22	6.50 ± 1.65	0.42	0.28
1989	2.57 ± 0.47	1.96 ± 0.43	7.53 ± 2.69	9.13 ± 2.38	0.34	0.21
1990	1.82 ± 0.21	1.45 ± 0.17	3.71 ± 0.86	5.43 ± 1.34	0.49	0.27
1991	2.32 ± 0.46	1.73 ± 0.37	5.69 ± 1.56	7.83 ± 1.82	0.41	0.22
1992	2.96 ± 0.51	2.31 ± 0.51	6.06 ± 2.01	9.65 ± 3.01	0.49	0.24

Приведенные выше расчеты еще раз демонстрируют необходимость использования батиметрических данных при оценке продуктивности водохранилищ. Поскольку такие данные разрозненны, мы посчитали возможным представить их для всех водохранилищ каскада в виде батиграфических кривых (рис. 5), для которых были рассчитаны уравнения регрессии (табл. 11). Зависимости площадей и объемов водохранилищ от уровня построены на основе литературных данных (Бакулин, 1968; Гидрометеорологический режим..., 1975, 1978; Волгоградское водохранилище..., 1977; Ершова и др., 1995). Количественные выражения этих зависимостей, на наш взгляд, могут быть полезными при проведении балансовых расчетов.



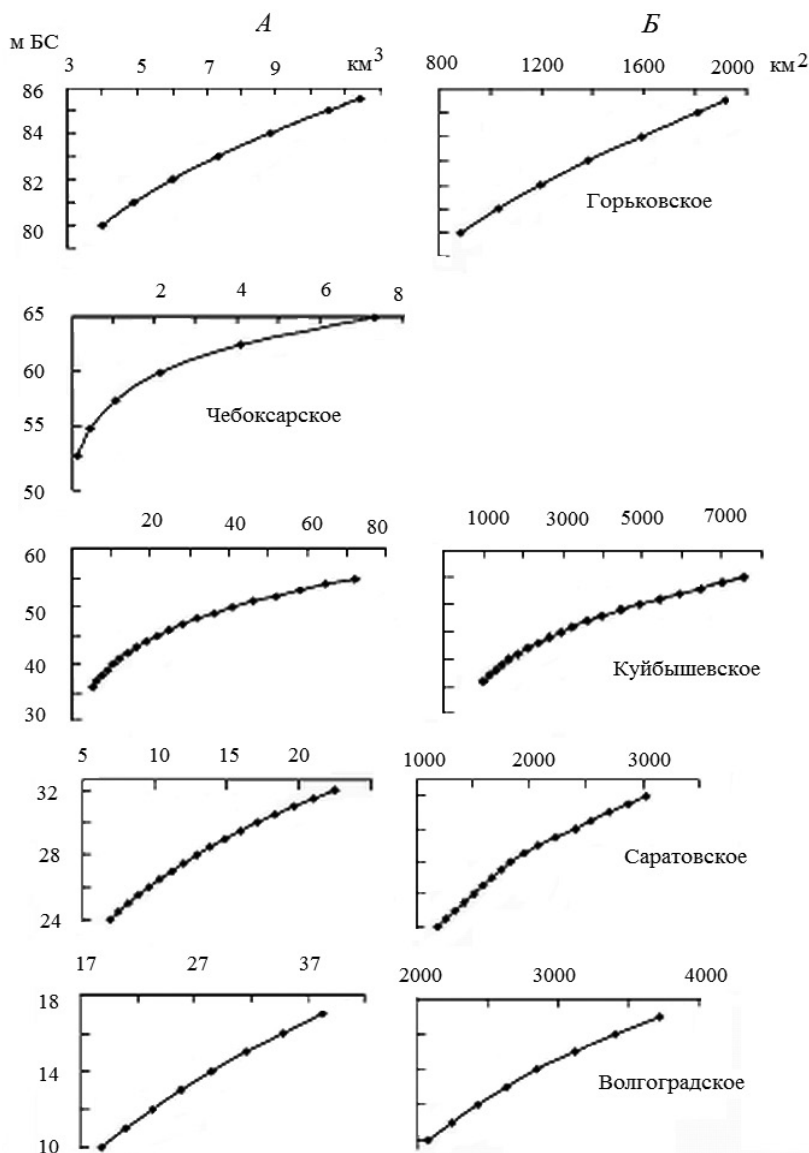


Рис. 5. Зависимость объемов (*A*) и площадей (*B*) водохранилищ Волги от уровня (batimетрические кривые)

Таблица 11

**Параметры уравнений для расчета объемов и площадей
водохранилищ Волги в зависимости от изменений уровня**

Водохранилище	Объем (y) – уровень (x)			Площадь (y) – уровень (x)			
	Вид уравнения	a	b	c	Вид уравнения	a	b
Шекснинское Белое озеро	$y=a+bx^3$	-40.9	$3.19 \cdot 10^{-5}$	-	$y=a+bx^3$	-1369	$1.82 \cdot 10^{-3}$
То же, речная часть	$y=a+bx^3$	-10.2	$7.96 \cdot 10^{-6}$	-	$y=a+bx^3$	-2898	$2.28 \cdot 10^{-3}$
Иваньковское	$y=a+bx^3$	7.01	$4.26 \cdot 10^{-6}$	-	$y=a+bx^3$	-2176	$1.32 \cdot 10^{-3}$
Угличское	$y=a+bx^3$	-4.56	$4.01 \cdot 10^{-6}$	-	$y=a+bx^3$	-890	$7.83 \cdot 10^{-4}$
Рыбинское	$y=a+bx^3$	-97.4	$1.16 \cdot 10^{-4}$	-	$y=a+bx^3$	-11240	0.015
Горьковское	$y=a+bx^3$	-30.2	$6.62 \cdot 10^{-5}$	-	$y=a+bx^3$	-3906	$9.29 \cdot 10^{-3}$
Чебоксарское	$y=a+bx^c$	44.8	12.6	0.239	-	-	-
Куйбышевское	$y=a+bx^c$	-0.220	$3.11 \cdot 10^{-9}$	5.96	$y=ax^b$	$1.46 \cdot 10^{-5}$	5.01
Саратовское	$y=a+bx^c$	3.21	$1.18 \cdot 10^{-7}$	5.46	$y=a+bx^3$	-209	0.096
Волгоградское	$y=a+bx^2$	8.34	0.103	-	$y=a+bx^3$	1693	0.417

Примечание. Уровень в м БС, объем в км³, площадь в км²; для всех уравнений $r^2 > 0.95$; коэффициенты регрессии значимы при $P < 0.05$.

Проведение гидрооптических наблюдений

Кроме стандартных определений прозрачности по диску Секки и цветности воды по платиново-кобальтовой шкале, одновременно с исследованиями первичной продукции планктона измеряли энергию солнечной радиации, приходящую на поверхность водоема.

Подобные натурные наблюдения представляют безусловный интерес, поскольку стандартные измерения падающей радиации проводятся ГМС на станциях, расположенных далеко друг от друга, а часто – и от объекта исследования. Из-за различных условий облачности над водоемом и суши радиация над водоемом может быть на 5–15 % выше (Кириллова, 1970; Мокиевский, 1980). Сравнение наших данных, полученных для Белого озера (Шекснинское водохранилище) непосредственно на водоеме, с приведенными Э. М. Гореловой (Антропогенное влияние... ч. 1, 1981) среднемесячными данными береговых наблюдений показывает аналогичную разницу для мая - сентября и более существенную для октября (табл. 12).

Таблица 12

Суммарная солнечная радиация (кал/см² сут) над акваторией Белого озера

Месяц	Годы						
	1976			1977			1950–1977
	1	2	Δ , %	1	2	Δ , %	1
Май	445	468	4.9	384	521	26.3	426
Июнь	353	-	-	537	632	15.0	487
Июль	410	492	16.6	477	422	11.5	445
Август	303	-	-	284	298	4.7	339
Сентябрь	243	-	-	153	169	9.5	177
Октябрь	94	119	23.5	42	97	56.7	74

Примечание. 1 – средние за месяц по данным наземного поста г. Белозерска и стационара в дер. Куность на южном берегу озера в 10 км от города (Антропогенное влияние ...Ч. 1, 1981), 2 – средние за период наблюдения (наши данные); здесь и далее в таблицах прочерк – отсутствие данных.

Параллельно с определением первичной продукции измеряли поступающую на поверхность ($I_{\text{пов}}$), а 1976–1977 гг. еще и проникающую в воду (I_z) солнечную радиацию. Измерения выполняли с помощью фотоинтеграторов (Пырина, 1965, 1993 б), регистриру-

ющих суммированную во времени энергию полусферической облученности в видимой области спектра ($\lambda=380-800$ нм), близкой к диапазону ФАР, при равномерной чувствительности к излучению этого диапазона длин волн.

Датчик, регистрирующий приходящую радиацию, был установлен на верхней надстройке судна. Датчики, измеряющие подводную облученность на глубине 0.5 и 1.5 м, опускали в воду на штанге с тросом длиной около 15 м с кормы судна, стоящего на якоре. Приборы были отградуированы на основании актинометрических методов (Янишевский, 1957; Пырина, 1993 б) в единицах энергетической освещенности, рекомендованных международным стандартом – Вт/м² или МДж/(м²·сут) (Евневич, 1984). В этих же единицах выражали результаты измерений. Пороговая чувствительность приборов равняется 0.1 Вт/м². Синхронно с измерениями в водоеме регистрировали приходящую на поверхность радиацию. Для перехода от ФАР к интегральной по спектру облученности использовали множитель 1.96, полученный при сравнении параллельных измерений с помощью фотоинтегратора и пиранометра. Коэффициент перехода между ФАР и радиацией общего спектра, также близкий к 2, приводится в литературе (Мартынова, Махоткина, 1984; Пырина, 1985).

Изменение проникающей в воду солнечной радиации с глубиной в большинстве случаев подчиняется закону Буге и описывается экспоненциальным уравнением

$$I_z = I_0 \cdot e^{-\alpha Z}, \quad (3)$$

где I_0 – радиация, вошедшая в воду, равная падающей радиации с поправкой на альбедо A (%) поверхности воды ($I_0 - 0.01 A$), I_z – интенсивность радиации на глубине Z , α – коэффициент общего ослабления радиации с глубиной.

Величины альбедо для расчетов взяты из литературы (Зайцева, 1965; Кириллова, 1970; Антропогенное влияние... ч. 1, 1981). Для Шекснинского водохранилища они колеблются в пределах 6–8 %, для водохранилищ Волги в летние месяцы составляют 8 %.

Уравнение (3) правомерно лишь для монохроматического излучения, показатель ослабления которого постоянен (Розенберг, 1967; Арз, Толстяков, 1969; Довгий, 1977; Смирнова, 1986; Пы-

рина, 1989, 1993б; Szumiec, 1975). Поэтому для расчетов интенсивности спектрально сложного потока солнечной радиации, проникающей в воду, была предложена модифицированная формула (Арэ, Толстяков, 1969)

$$I_Z = I_0 \cdot e^{-\alpha \sqrt{Z}}, \quad (4)$$

в которой α – общий показатель ослабления облученности, зависящий от прозрачности воды (Z_c):

$$\alpha = 2.39 Z_c^{-0.5} + 2.38. \quad (5)$$

Введение величины Z с показателем степени -0.5 вместо принятой в классической формуле (3) единицы позволяет использовать ее для расчетов монохроматического излучения в водной среде. Умножение на величину $Z^{0.5}$ компенсирует снижение показателя вертикального ослабления с глубиной, что позволяет применять в расчетах единую величину α для всего столба воды. Удовлетворительная оценка проникновения в воду общей солнечной радиации показана на большом массиве данных для различных водоемов (Арэ, Толстяков, 1969), в том числе и Рыбинского водохранилища (Ларин, 1973).

По энергии суммарной солнечной радиации, поступающей на поверхность водоема за время экспозиции проб, рассчитывали эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе ($\%U$) как долю интегральной первичной продукции, выраженной в энергетических единицах, от I_0 .

По измерениям ФАР на воздухе и в водоеме оценивали относительное ослабление света водой в слое 0-0.5 м ($I_{\text{ПОВ}}/I_{0.5\text{м}}$) и показатель вертикального ослабления белого света $\alpha_{\text{ФАР}}$ по формуле (6):

$$\alpha_{\text{ФАР}} = \frac{1}{Z_2 - Z_1} \ln \frac{I(Z_1)}{I(Z_2)}, \quad (6)$$

где $I(Z_1)$ и $I(Z_2)$ – облученность на глубине Z_1 и Z_2 (в нашем случае 0.5 и 1.5 м, приуроченные к эвфотной зоне).

Отношение $I_{\text{пов}}/I_{0.5\text{м}}$ близко по смыслу к коэффициенту пропускания $Q=I_z/I_{\text{пов}}$, который выражают в процентах (Мокиевский, 1976). Показатель вертикального ослабления (K или α) складывается из показателя поглощения и некоторой доли показателя рассеяния (Ерлов, 1980; Козлянинов, 1981; Kirk, 1983). По определению он представляет собой «вертикальный градиент логарифма общего показателя ослабления или коэффициента ослабления бесконечно тонкого слоя среды для нормально падающего на нее пучка, отнесенный к толщине этого слоя» (Ерлов, 1980, с. 16) или «величину, обратную разности глубин, для которых энергетическая величина ослабляется с увеличением глубины в e раз» (Чехин, 1987, с. 5). Показатель вертикального ослабления рассматривают по отношению или к определенному участку спектра (α_λ), исходя из того, что спектральный состав радиации меняется с глубиной, или к видимому (белому) свету, пропускаемому водой ($\alpha_{\text{ф.вр.}}$). Во втором случае его считают средней величиной, изменения которой в некотором интервале глубин невелики, а сам показатель остается постоянным (Хатчинсон, 1969). Показатель ослабления чутко реагирует на содержание взвеси, растворенных поглощающих веществ, служит косвенной характеристикой биотических и абиотических процессов, протекающих в водной толще, а также маркером различных водных масс (Гранин, Шерстянкин, 1979). В пресном водоеме Байкал до 40 см в небольших реках и озерах показатель вертикального ослабления изменяется на два порядка (Покатилова, 1984 а). Важно отметить, что зависимость проникающей радиации от высоты солнца в ясную погоду становится существенной лишь при высоте солнца менее 30° , причем для показателя вертикального ослабления она замечена только в самом верхнем слое воды (а при прозрачности менее 3 м – до глубины 0.5 м). В мутной воде Учинского водохранилища коэффициенты вертикального ослабления остаются постоянными при изменении высоты солнца на глубинах более 0.5 м (Анисимова, 1965). Волнение мало меняет величину подводной облученности (Довгий, 1977; Чехин, 1987).

В тех случаях, когда непосредственных измерений не проводили, были использованы актинометрические данные ближай-

ших Гидрометеорологических обсерваторий Рыбинска, Костромы и Самары, а также данные, полученные сотрудниками Института экологии волжского бассейна РАН М. М. Выхристюком и В. И. Номоконовой, которым автор искренне благодарен.

Для оценки роли фитопланктона в формировании подводного светового режима рассчитывали процентное содержание хлорофилла в составе взвешенного вещества, ослабление ФАР фитопланктоном ($\alpha_{\text{Хл}}$), отношение прозрачности, измеренной по диску Секки ($Z_{\text{С}}$) и рассчитанной по содержанию хлорофилла ($Z_{\text{Хл}}$).

Показатель $\alpha_{\text{Хл}}$ оценивали по количеству пигмента и удельному соотношению $0.02 \text{ м}^{-1}/(\text{мг Хл} \cdot \text{м}^{-3})$ (Megard et al., 1979), близкому к величинам, приводимым и другими авторами (Берсенева, Крупаткина, 1984; Коновалов, 1987; Vollenweider, Kerekes, 1980; Kirk, 1983; Schanz, 1985). При известном широком диапазоне этого показателя ($0.005\text{--}0.04 \text{ м}^{-1}/(\text{мг Хл} \cdot \text{м}^{-3})$: Dubinsky, 1980) именно значение 0.02 принимается в качестве среднего, при этом в ряде работ использовано наименование « $\text{м}^2/\text{мг Хл}$ » (Bannister, 1974; Schanz, 1985).

Показатель $Z_{\text{Хл}}$ рассчитывали по формуле (7) (Бульон, 1985):

$$Z_{\text{Хл}} = 5.7 \cdot \text{Хл}^{-0.44}. \quad (7)$$

Отношение $Z_{\text{С}}/Z_{\text{Хл}}$ должно приближаться к 1, если в составе взвешенного вещества преобладает фитопланктон, и снижаться при преобладании минеральной взвеси (Измestьева и др., 1990).

Характеристики, рассматриваемые в гидрооптике, подразделяют на собственные, или первичные (показатели поглощения, рассеяния, ослабления и индикатриса рассеяния), которые зависят только от свойств воды, и вторичные, зависящие от свойств среды, угла падения излучения и геометрической структуры (направленности) источников излучения, создающих световое поле. Ко второй группе относятся показатель ослабления облученности, показатель вертикального ослабления, коэффициент диффузного отражения и коэффициент яркости (Козлянинов, 1981; Kirk, 1983).

При описании подводного светового режима водохранилищ мы будем называть традиционно рассматриваемые в гидробиологических и гидрологических исследованиях прозрачность (Пр), цветность (Цв), содержание взвешенного вещества (ВВ) и хлоро-

филла (Хл) характеристиками оптических свойств воды (Довгий, 1977), а показатель вертикального ослабления ФАР ($\alpha_{\text{ФАР}}$) и отношение $I_{\text{нов}}/I_{0.5\text{м}}$ – гидрооптическими характеристиками (Козлянинов, 1981; Kirk, 1983), используя на графиках, а также в таблицах соответствующие сокращения.

Статистическая обработка данных

При обработке данных использовали стандартные статистические программы для персонального компьютера: Statgrafics, Excel, QPRO, Table Curve. Их сочетание позволяет реализовывать стандартный статистический, регрессионный и многомерный анализ (Лакин, 1968; Андрукович, 1973; Закс, 1976), восстанавливать отдельные пропуски в больших рядах данных с помощью методики полиномиальной аппроксимации, осуществлять процедуру полиномиального сглаживания при регрессионном анализе больших рядов.

Оценивая тесноту связи между переменными с помощью коэффициента корреляции r или коэффициента детерминации r^2 , связь считали слабой при $r^2 < 0.10$, умеренной при $r^2 = 0.10 - 0.50$ и сильной при $r^2 > 0.50$. Это соответствует величинам обычных коэффициентов парной корреляции $r < 0.3$, $0.3 - 0.7$ и > 0.7 , приводимых как пограничные для указанных категорий тесноты связи между двумя переменными (Лакин, 1968). При оценке сопряженности малых выборок ($n < 30$) рассчитывали непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для характеристики математических зависимостей между переменными использованы регрессионные уравнения, коэффициенты в которых значимы по критерию Стьюдента ($t_{0.05} \geq 1.96$). Вариабельность признаков оценивали с помощью коэффициента вариации C_v (Лакин, 1968), значения которого < 0.3 , $0.3 - 0.7$ и > 0.7 отражали соответственно слабую, умеренную или сильную степень изменчивости.

Глава 3. Условия формирования первичной продукции в водохранилищах Волги

Фотосинтетическая продукция определяется количественным развитием и состоянием организмов-продуцентов, температурными условиями и обеспеченностью клеток энергетическими ресурсами: минеральным питанием, световой энергией. К особенностям водной среды, в которой осуществляется фотосинтез водных автотрофов, относится довольно узкий температурный диапазон (как суточный, так и сезонный); дефицит света, который наземные растения поглощают сами, а в толще воды его поглощают и рассеивают еще и оптически активные компоненты; определяющая роль потока питательных веществ (Одум, 1975, 1986; Уиттекер, 1980; Margalef, 1978; Tilzer, 1980). Микроводоросли полностью зависимы от внешней энергии. В отличие от наземных сообществ, альгоценозы состоят из мелких организмов с высокой оборачиваемостью биомассы, отбор которых в основном регулируется так называемыми потерями (выедание, оседание, вынос клеток, их лизис). Биомасса фитопланктона значительно ниже биомассы фитофагов, которые, наряду с физической средой, регулируют транспорт питательных веществ (Margalef, 1978).

Развитие и распределение фитопланктона

Развитие фитопланктона, как и его функционирование, зависит от влияния совокупности биотических и абиотических факторов. К ним относится поступление солнечной энергии; содержание биогенных веществ, в первую очередь доступных форм азота и фосфора; динамические процессы, связанные с водообменом, проточностью, перемешиванием; пресс зоопланктона (Баранов, 1961; Россоломо, 1977; Гусаков, 1987; Likens, 1975; Margalef, 1975; Schindler, 1978; Vollenweider, 1979, 1989; OECD, 1982; Reynolds, 1984; Sladeček, 1990 и мн. др.). Обилие, функционирование и состояние альгоценозов в продукционных исследованиях оценивают по содержанию фотосинтетических пигментов. Количество основного пигмента фотосинтеза – хлорофилла (Хл) *a* – тес-

но связано с биомассой водорослей (Елизарова, 1974; Курейшев, 1983; Минеева и др., 2007; Keskitalo, 1977; Moustaka-Gouni, 1989; Voros, Padisak, 1991 и мн. др.), что позволяет выражать ее в единицах этого важнейшего компонента растительной клетки и использовать хлорофилл как показатель временной и пространственной динамики фитопланктона.

В волжских водохранилищах отмечен широкий диапазон концентраций Хл *a*, изменяющихся от <1 до >100 мкг/л (Минеева, 2004). Такой размах обусловлен как сезонной динамикой фитопланктона с ее спадами и максимумами, так и неоднородностью пространственного распределения водорослей.

Вопреки мнению, что для планктона характерна более выраженная вертикальная, а не горизонтальная неоднородность (Margalef, 1978), в водохранилищах Волги распределение водорослей в толще воды носит преимущественно равномерный характер. Основная причина кроется в том, что в условиях повышенной гидродинамической активности плотностная стратификация водной толщи водохранилищ является редкой и непродолжительной. Лишь при штилевой погоде, в основном летом при массовом развитии синезеленых водорослей, наблюдается их концентрирование в верхних слоях, но оно быстро нарушается ветровым воздействием (рис. 6).

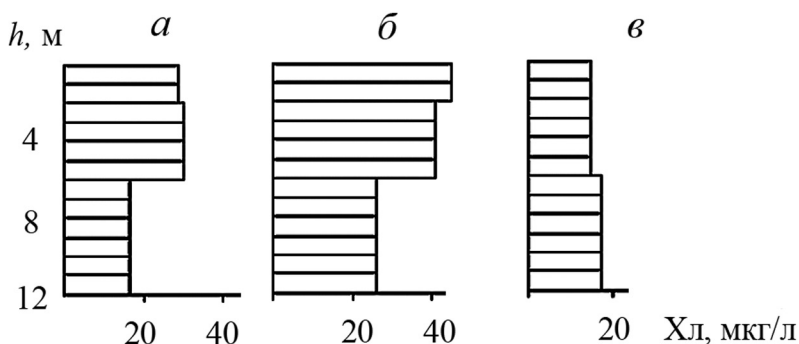


Рис. 6. Распределение концентраций хлорофилла в толще воды на станции центральной части Рыбинского водохранилища в августе 1986 г.: *a* – 9 VIII (ясно, штиль), *б* – 13 VIII (ясно, штиль), *в* – 15 VIII (пасмурно, ветер) (приведено по: Минеева, 2004)

Для водоема в целом различия между содержанием Хл *a* в верхнем фотическом слое и столбе воды от поверхности до дна не превышают 30% и статистически не достоверны (табл. 13).

Таблица 13

Содержание хлорофилла *a* (мкг/л) в фотическом слое (0–2 м) и столбе воды от поверхности до дна в водохранилищах Волги
(средние для водоемов величины и достоверность различий между ними по критерию Стьюдент приведены по: Минеева, 2004)

Водохранилище	Год, месяц	Хл <i>a</i> в слое, мкг/л		<i>t</i> -критерий
		0—2 м	Поверхность – дно	
1	2	3	4	5
Иваньковское	1989, VIII	33.4±6.8	25.6±6.0	0.86
	1991, VIII	24.5±9.0	23.9±10.6	0.04
Угличское	1989, VIII	5.7±1.3	6.3±1.4	0.31
	1991, VIII	14.5±4.6	12.2±5.0	0.34
Рыбинское	1989, VIII	13.9±3.4	14.8±4.0	0.17
	1990, VI	8.9±2.2	8.7±2.3	0.06
	1990, VIII	19.4±3.8	15.8±2.9	0.75
	1990, X	11.2±2.0	9.6±1.7	0.61
	1991, VI	7.2±1.3	5.9±0.9	0.82
	1991, VIII	15.0±2.4	10.6±2.8	1.19
	1991, VIII	33.6±6.3	33.8±3.3	0.03
Горьковское	1990, VI	5.9±1.2	6.2±1.3	0.17
	1990, VIII	18.2±2.1	17.1±3.4	0.28
	1990, X	12.3±1.3	12.5±1.3	0.11
	1991, VI	5.4±0.3	5.8±0.2	1.11
	1991, VIII	31.9±9.2	17.0±1.5	1.60
	1989, VIII	28.3±6.6	28.7±8.1	0.04
	1990, VI	8.2±1.5	9.2±1.6	0.46
Чебоксарское	1990, VIII	10.1±1.8	8.4±1.9	0.65
	1990, X	11.3±1.3	10.9±0.9	0.25
	1991, VI	12.6±2.2	13.0±3.8	0.09
	1991, VIII	24.8±9.3	17.0±5.4	0.73
	1989, VIII	17.2±2.2	16.2±1.9	0.34
	1990, VI	6.5±1.5	5.9±0.9	0.34
	1990, VIII	26.0±8.2	10.5±2.6	1.80
Куйбышевское	1990, X	4.8±1.2	5.0±1.3	0.11
	1991, VIII	9.0±1.5	11.9±1.6	1.32

1	2	3	4	5
Саратовское	1989, VIII	9.7±1.4	9.2±0.9	0.30
	1990, VIII	13.4±5.2	5.1±1.5	1.53
	1990, X	1.5±0.2	1.5±0.2	0.00
	1991, VIII	10.4±1.6	11.6±3.8	0.29
Волгоградское	1989, VIII	10.6±1.8	7.7±1.4	1.27
	1990, VIII	8.5±1.8	6.0±1.5	1.07
	1990, X	1.6±0.4	1.4±0.2	0.45
	1991, VIII	6.9±1.6	6.1±1.9	0.32

В пространственном распределении фитопланктона волжских водохранилищ четко выражена разномасштабная горизонтальная неоднородность. Если принять за критерий изменчивости коэффициент вариации средней концентрации Хл *a* (табл. 14), то вариабельность **микромасштабного** распределения, характеризующего отдельные станции, минимальна. **Мезомасштабное** распределение, представление о котором дают полигонные съемки, в течение всего вегетационного сезона характеризуется средней степенью изменчивости. Локальные пятна с повышенным содержанием Хл *a* связаны со структурными элементами циркуляции водных масс (Поддубный, 2000; Минеева, 2004).

Неоднородность **макромасштабного** (по акватории водоема) распределения фитопланктона выражена в наибольшей степени. Судя по изменениям коэффициентов вариации, в Рыбинском водохранилище распределение данного типа наиболее однородно во время сезонной депрессии в развитии альгоценозов при невысоких концентрациях хлорофилла. Максимальная неравномерность, как правило, приурочена к летнему пику фитопланктона, когда содержание Хл *a* колеблется в широких пределах независимо от трофического статуса водохранилищ и их положения в каскаде. В водохранилищах, расположенных в разных природно-климатических зонах и различающихся своим трофическим статусом (эвтрофные Ивановское и Горьковское, умеренно эвтрофное Рыбинское, мезотрофное Волгоградское), разница между ми-

нимальными и максимальными концентрациями Хл *a* составила 23–37 раз.

Для всего волжского каскада коэффициенты вариации среднего содержания хлорофилла близки к 100% (табл. 14). В летний период такая картина наблюдается при устойчивом температурном режиме, умеренной или слабой изменчивости характеристик водных масс (прозрачности, цветности, электропроводности). Несмотря на весьма значительную протяженность Волги, пространственное распределение фоновых показателей в отдельных водохранилищах, а также каскаде в целом гораздо стабильнее.

Таблица 14

**Характеристика разномасштабного
пространственного распределения хлорофилла *a*
в водохранилищах Волги**

Распределение	Водохранилище	Период наблюдения	Продолжительность съемок	Количество съемок (проб)	C_p , %
Микромасштабное (станция)	Рыбинское	VI, VIII, IX 1980	20–30 мин	3 (10)	9–18
Мезомасштабное (полигон)	Рыбинское	V–IX 1987	3–10 ч	11 (30)	18–56
	Угличское	VII, VIII 1999		2 (15)	15–35
Макромасштабное (водоем)	Иваньковское	VIII 1995	2–5 сут	1 (26)	56
	Рыбинское	VIII 1986		3 (28)	92
		V–VIII 1986–1995		10 (11–44)	34–105
		V–X 2004–2006		5 (15–32)	11–118
	Горьковское	VIII 1992		1 (27)	47
	Волгоградское	VIII 1990		1 (35)	28
Макромасштабное (водоемы)	Весь каскад	VIII 1989–1991	10–15 сут	3 (46–64)	94–105

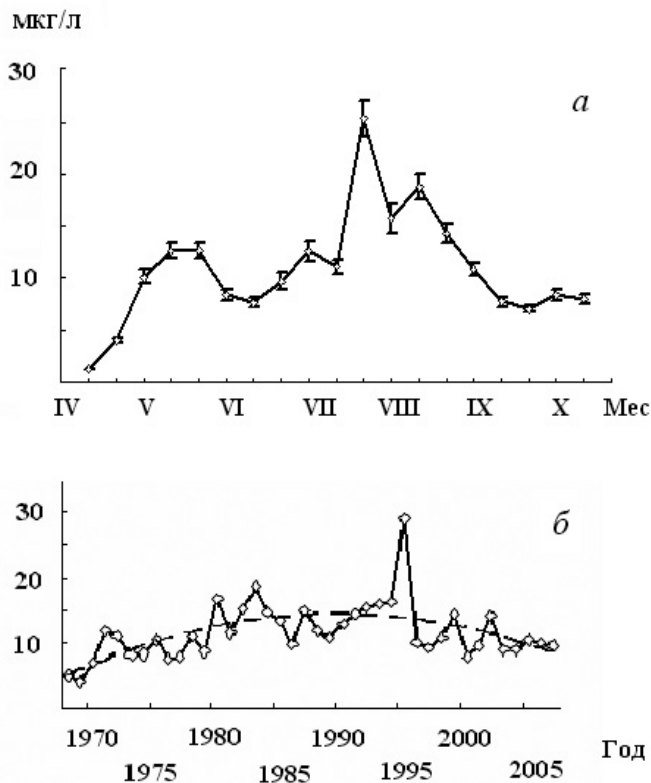


Рис. 7. Сезонная (а) и многолетняя (б) динамика хлорофилла в Рыбинском водохранилище

Временная изменчивость Хл *a* по данным, полученным на Рыбинском водохранилище, в масштабе суток оценивается в 14–21%, для внутригодовых сезонных изменений – в 64–98%, для межгодовых колебаний (1969–1984 гг.) – в 97%. Все временные масштабы, которые в той или иной степени затрагивают ход фотосинтетических реакций, направленность метаболизма, скорости роста и формирование новых генераций водорослей, перекрываются и взаимодействуют между собой.

Сезонная динамика Хл *a* характеризуется весенним, летним, а в отдельные годы еще и осенним подъемами (рис. 7). Межгодовые различия выражены во времени наступления пиков, их про-

должительности и самих концентрациях Хл *a*. Многолетние изменения, подверженные, в частности, влиянию гидроклиматических факторов, включая водность, демонстрируют увеличение концентраций Хл *a* с конца 1970-х и в 1980-е гг. с последующим снижением в 1990-х и в 2000-е гг. (Пырина, 2000; Минеева, 2006; Пырина и др., 2006).

Фотосинтетическая активность фитопланктона

Фотосинтетическая продукция зависит от продукционной способности фитопланктона. Удельную фотосинтетическую активность хлорофилла, или ассимиляционное число (АЧ) Вильштеттер и Штоль (Willstatter, Stoll, 1918, цит. по: Возняк, Кобленц-Мишке, 1987) изначально определили как максимальное количество двуокиси углерода, восстановленного в единицу времени на единицу количества хлорофилла при оптимальных световых условиях. В практику гидробиологических исследований ассимиляционные числа были введены в 1941 г. Маннингом и Джеди. В современной продукционной гидробиологии оперируют величинами АЧ, полученными при различных условиях среды, времени экспозиции, физиологическом состоянии и составе фитопланктона, что придает им экологический смысл (Винберг, 1960; Ковалевская, 1979; Ведерников, 1982). Ассимиляционную активность хлорофилла обычно рассматривают в работах по первичной продукции, связывая с АЧ закономерности подводного фотосинтеза (Harris, 1978; Harris et al., 1980; Westlake et al., 1980). специальных исследований, посвященных АЧ, немного (Пырина, 1967 а; Ковалевская, 1970, 1979; Михеева, 1970, 1977; Ведерников, 1976, 1978, 1981, 1982; Сигарева, 1984; Кожова, Паутова, 1985; Возняк, Кобленц-Мишке, 1987; Паутова, Номоконова, 1994; Гольд и др., 1996; Финенко и др, 2002). Вопрос о связи фотосинтеза с содержанием хлорофилла так или иначе затрагивается в наших работах, в которых обсуждается влияние на АЧ сезонного и температурного фактора, обилия водорослей, трофии водоема (Пырина и др., 1981; Минеева, 1982, 1990 а, б, 1993 б; Сигарева, Минеева, 1985; Минеева др., 2009).

Суточные ассимиляционные числа (САЧ) фитопланктона волжских водохранилищ колеблются от 10 до 725 мгО₂/мг Хл. В сезонном плане четко выражено увеличение САЧ в летний период (с максимумом в июне для Шекснинского и июле–августе для Рыбинского водохранилища) и значительные снижения осенью (рис. 8). В Шекснинском водохранилище их величины существенно выше, чем в Рыбинском, и в течение вегетационного сезона характеризуются, судя по значениям коэффициента вариации, более высокой изменчивостью (табл. 15). Летом в период максимального прогрева САЧ меняются в меньшем диапазоне и демонстрируют четкое увеличение от эвтрофного Ивановского к мезотрофному Волгоградскому. В каскаде минимальные САЧ также получены в эвтрофных Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, в Чебоксарском и Куйбышевском они несколько возрастают, а в Угличском, Саратовском и Волгоградском становятся еще выше (табл. 17). САЧ фитопланктона Куйбышевского водохранилища несколько выше величин, полученных в 1992 г. на приплотинной станции (Паутова, Номоконова, 1994). По-видимому, это обусловлено различиями в развитии, распределении и функционировании альгоценозов в крупном морфометрически разнородном водоеме.

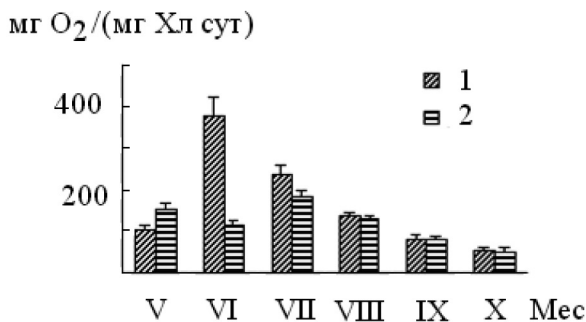


Рис. 8. Сезонная динамика САЧ фитопланктона Шекснинского (1) и Рыбинского (2) водохранилищ

**Показатели ассимиляционной активности
фитопланктона водохранилищ**
(над чертой пределы, под чертой среднее с ошибкой)

Водохранилище	Период наблюдения	n	САЧ	
			мгО ₂ /мг Хл	C _v , %
Шекснинское	V–X 1976–1977	109	<u>10-725</u> 156±11	94
Рыбинское	V–X 1981–1982	145	<u>11-353</u> 123±5	61
Иваньковское	VIII 1995	26	<u>20-128</u> 70±6	47
Рыбинское	VII 1989	75	<u>90-259</u> 131±4	26
Горьковское	VIII 1992	27	<u>48-246</u> 142±11	41
Волгоградское	VIII 1990	35	<u>173-276</u> 253±6	14
Иваньковское	летние данные 1990–1991 гг.	46	<u>20-464</u> 121±12	70
Угличское	то же	35	<u>160-296</u> 234±5	14
Рыбинское	то же	148	<u>38-336</u> 151±4	32
Горьковское	то же	97	<u>39-295</u> 141±6	41
Чебоксарское	то же	34	<u>86-333</u> 203±9	26
Куйбышевское	то же	25	<u>61-558</u> 225±15	50
Саратовское	то же	16	<u>163-351</u> 245±13	25
Волгоградское	то же	47	<u>173-580</u> 281±14	34

Влияние температуры прослеживается и по межгодовым различиям САЧ, которые выше в годы с устойчивой погодой антициклонального типа, нежели при более прохладных циклонических условиях (табл. 16).

**Ассимиляционная активность хлорофилла
в годы с разными температурными условиями
(средние за вегетационный сезон величины)**

Водохранилище	Год	Температура, °С	САЧ, мг O ₂ /мг Хл
Шекснинское	1976	12.7±1.9	125±12
	1977	14.2±0.7	175±17
Рыбинское	1981	15.4±0.5	130±9
	1982	13.5±0.4	117±9

Наряду с температурой важным фактором изменчивости АЧ считается содержание хлорофилла, отрицательная связь с которым отмечается часто (Винберг, 1960; Пырина 1967 а; Сигарева, 1984; Бульон, 1975 а, б; Трифонова, 1975). Однако эта связь, по-видимому, может маскироваться влиянием других факторов: кроме температурного – составом альгоценозов, обеспеченностью светом и биогенами. Для сезонных изменений САЧ в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах эту связь удалось выявить только в результате ранжирования данных по концентрациям хлорофилла (рис. 9).

При более однородных условиях летнего периода отрицательная зависимость между Хл и САЧ прослеживается как для всего каскада, так и для отдельных водохранилищ (табл. 17). Содержание хлорофилла объясняет 29–61% изменчивости САЧ, зависимость чаще всего аппроксимируется степенными или гиперболическими уравнениями и лишь в двух водохранилищах Нижней Волги – линейными. Из полученных уравнений следует, что при концентрациях Хл a менее 20 мкг/л повышенной ассимиляционной активностью (САЧ выше 200 мг O₂/мг Хл) обладает фитопланктон мезотрофных Угличского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ; при 50 мкг/л и более САЧ здесь снижаются до 43–76, тогда как в остальных водохранилищах САЧ меняются соответственно от 200 до 100–165 мг O₂/мг Хл.

САЧ, мг O₂/(мг Хл сут)

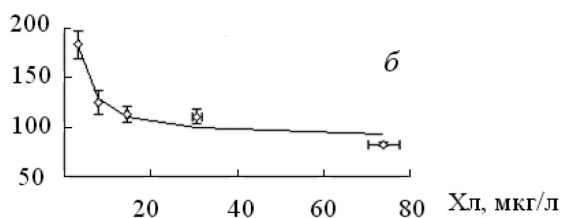
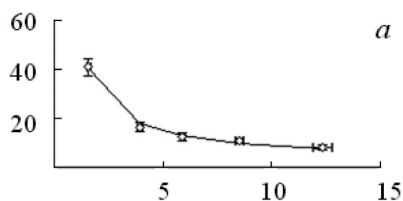


Рис. 9. Связь ассимиляционной активности фитопланктона с содержанием хлорофилла в Шекснинском (а) и Рыбинском (б) водохранилищах (по данным сезонных наблюдений)

Таблица 17

**Характеристика зависимости САЧ (Y)
от содержания хлорофилла (X)**

Водохранилище	Уравнение регрессии	r^2	F
Иваньковское	$Y^*=98.4+3254/X^2$	0.302	18.6
Угличское	$Y^*=253-0.502X^{1.5}$	0.554	41.0
Рыбинское	$Y=354X^{0.32}$	0.398	99.7
Горьковское	$Y^*=99.5+447/X$	0.460	80.9
Чебоксарское	$Y^*=201-0.026X^2$	0.441	25.2
Куйбышевское	$Y=162+968/X^{1.5}$	0.607	47.6
Саратовское	$Y=285-4.32X$	0.577	25.9
Волгоградское	$Y=316-5.47X$	0.291	18.5
Каскад	$Y^*=411X^{0.34}$	0.690	1085

* данные сглажены.

Максимальными САЧ (500–750 мгО₂/мг Хл) характеризуется фотосинтетическая активность фитопланктона при содержании хлорофилла около 1 мкг/л независимо от видового состава: оз. Белое в июне 1977 г. при доминировании диатомовых, Главный плес Рыбинского водохранилища в июне 1972 г. – зеленых водорослей (Сигарева, Минеева, 1985).

Дыхательная активность фитопланктона

В планктонном сообществе не только бактерии, но и водоросли обладают гетеротрофной активностью (Гольд и др., 1993; Ильяш, 1998, 2002; Ganf, 1980). Дыхательные потери составляют одну из возможных трат первичной продукции (Федоров, 1979). Однако методические трудности, возникающие при фракционировании планктона, затрудняют непосредственную оценку дыхания его растительной составляющей. Для этих целей используются косвенные подходы. Оценить дыхательную активность планктона пытаются, в частности, с помощью соотношения интенсивности аэробной деструкции и содержания хлорофилла ($R/Xл$) (Jewson 1976; Anderssen, 1978) – **показателя, названного ре-спираторным числом** (Сиротский, Медведева, 1996). Такой подход, дающий ориентировочные представление о дыхательном потенциале сообщества, использован нами для характеристики гетеротрофного метаболизма фитопланктона водохранилищ.

Показатели дыхательной активности $R/Xл$ в общих чертах ведут себя так же, как и показатели фотосинтетической активности, но характеризуются более высокой вариабельностью (табл. 18). В течение вегетационного сезона значения $R/Xл$ колеблются в диапазоне 0.03–12.9 мг О₂/(мг Хл ч). Средние за сезон величины в Шекснинском водохранилище выше, чем в Рыбинском. Аналогичные различия для двух водохранилищ выявлены по численности и биомассе бактериопланктона – основного гетеротрофного компонента планктонного сообщества (Копылов, Косолапов, 2009).

В пределах одного водохранилища $R/Xл$ меняются от 0.1 до 6.2 мг О₂/(мг Хл ч), в пределах каскада — от 0.1 до 7.3 мг О₂/(мг Хл ч). Как и САЧ, $R/Xл$ четко увеличиваются от эвтрофного Ивановского к мезотрофному Волгоградскому водохранилищу.

При рассмотрении всех водохранилищ каскада пониженные значения $R/X_{л}$ отмечаются в Ивановском, Рыбинском, Горьковском и (минимальные) в Чебоксарском, а максимальные – в трех нижних водохранилищах.

Таблица 18

**Показатели дыхательной активности
фитопланктона водохранилищ**
(над чертой пределы, под чертой среднее с ошибкой)

Водохранилище	Период наблюдения	n	R/X _л	
			мг O ₂ /(мг X _л ч)	C _v , %
Шекснинское	V-X 1976-1977	109	<u>0.03-12.9</u> 2.45±0.21	131
Рыбинское	V-X 1981-1982	145	<u>0.04-11.1</u> 1.75±0.13	117
Иваньковское	VIII 1995	26	<u>0.10-2.85</u> 0.92±0.12	68
Рыбинское	VII 1989	75	<u>0.37-5.90</u> 1.97±0.13	59
Горьковское	VIII 1992	27	<u>0.67-5.02</u> 1.90±0.20	54
Волгоградское	VIII 1990	35	<u>0.41-6.25</u> 2.91±0.23	15
Иваньковское	летние данные 1989—1995 гг.	46	<u>0.10-5.09</u> 1.55±0.15	64
Угличское	то же	35	<u>1.18-3.35</u> 1.95±0.11	34
Рыбинское	то же	148	<u>0.11-5.90</u> 1.76±0.07	53
Горьковское	то же	97	<u>0.19-6.94</u> 1.57±0.11	68
Чебоксарское	то же	34	<u>0.22-2.64</u> 1.18±0.11	56
Куйбышевское	то же	25	<u>0.16-7.53</u> 2.38±0.25	79
Саратовское	то же	16	<u>0.22-4.20</u> 2.18±0.23	49
Волгоградское	то же	47	<u>0.41-6.25</u> 2.87±0.19	46

В сезонном плане четко выражено увеличение $R/X_{л}$ в летний период. В Шекснинском водохранилище максимум отмечен в

июне, в Рыбинском — в июле-августе. Осенью $R/X_{л}$ значительно снижаются (рис. 10).

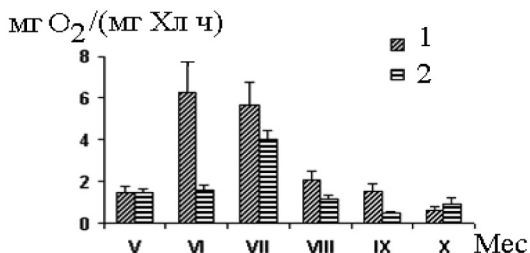


Рис. 10. Сезонная динамика дыхательной активности фитопланктона Шекснинского (1) и Рыбинского (2) водохранилищ

Влияние температуры прослеживается по межгодовым различиям $R/X_{л}$, величины которых выше в годы с устойчивой погодой антициклонального типа, нежели при более прохладных циклонических условиях, хотя в Шекснинском водохранилище разница недостоверна (табл. 19).

Таблица 19

Дыхательная активность хлорофилла в годы с разными температурными условиями (средние за вегетационный сезон величины)

Водохранилище	Год	Температура, ° С	$R/X_{л}$, мг O_2 / (мг Хл ч)
Шекснинское	1976	12.7±1.9	2.46±0.35
	1977	14.2±0.7	2.49±0.25
Рыбинское	1981	15.4±0.5	2.17±0.29
	1982	13.5±0.4	1.38±0.16

Наряду с температурой важным фактором изменчивости $R/X_{л}$, как и САЧ, может быть содержание хлорофилла (рис. 11).

При более однородных условиях летнего периода эта связь прослеживается как для всего каскада, так и для отдельных водохранилищ (табл. 20). Содержание хлорофилла объясняет 21–46% изменчивости $R/X_{л}$, зависимость носит отрицательный характер и чаще всего аппроксимируется степенными или гиперболическими уравнениями. В Горьковском и Чебоксарском водохранилищах дыхательная активность планктона не связана с развитием авто-

трофного сообщества, что, вероятно, свидетельствует о преобладании в водоемах Средней Волги бактериальных процессов.

$R/X_{л}, \text{мг O}_2/(\text{мг ч})$

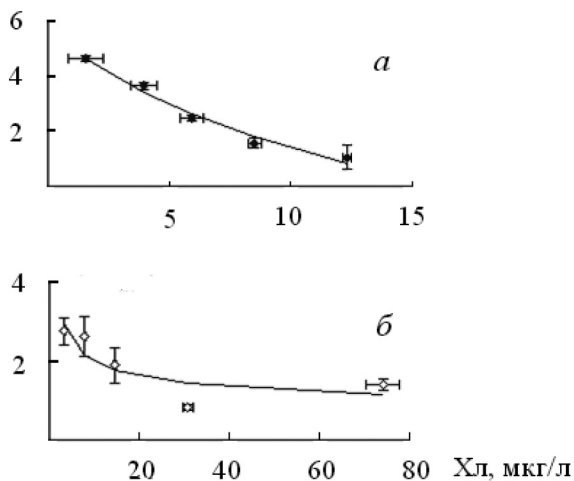


Рис. 11. Связь дыхательной активности фитопланктона с содержанием хлорофилла в Шекснинском (а) и Рыбинском (б) водохранилищах (по данным сезонных наблюдений)

Таблица 20

Характеристика зависимости дыхательной активности фитопланктона (Y) от содержания хлорофилла (X)

Водохранилище	Уравнение регрессии	r^2	F
Иваньковское	$Y=1.21+50.32/X^2$	0.315	20.2
Угличское	$Y=1.61+9.59/X^2$	0.456	27.7
Рыбинское	$Y^*=3.76X^{-0.29}$	0.285	60.3
Горьковское	не рассчитывали	0.060	-
Чебоксарское	не рассчитывали	0.054	-
Куйбышевское	$Y^*=1.556+5.99/X$	0.346	27.5
Саратовское	$Y=1.73+28.99/X^2$	0.447	14.5
Волгоградское	$Y^*=4.95-0.62X^{0.5}$	0.214	12.0
Каскад	$Y^*=0.69+4.09/X^{0.5}$	0.457	408

* данные сглажены.

Биогенные элементы

Волжские водохранилища характеризуются высоким содержанием основных биогенных элементов общего азота и общего фосфора (TN и TP, см. табл. 3), которое типично для эвтрофных вод (Sakamoto, 1966; Vollenweider, 1979; OECD, 1982). Исходя из этого, можно предположить, что фитопланктон в достаточной степени обеспечен биогенным питанием (Kuhl, 1974; Bulgakov, Levich, 1999). Строго говоря, для развития водорослей важное значение имеет пул доступных форм азота и фосфора (Бикбулатов, Степанова, 2002), определение которого, как замечают сами авторы, связано с методическими трудностями.

Сезонная динамика TN и TP по наблюдениям на Шекснинском и Рыбинском водохранилищах выражена слабо (Былинкина и др., 1982; Минеева, Разгулин, 1995). Концентрации TN и TP в каскаде несколько увеличиваются с севера на юг, а отношение TN/TP в основном колеблется в пределах 10—15 (Минеева, 2004), что служит косвенным свидетельством отсутствия биогенного лимитирования фитопланктона (Claesson, 1978).

Регрессионный анализ не выявляет значимой связи Хл *a* с TN и TP ни в сезонном, ни в зональном аспектах: для сезонных изменений Хл *a* в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах $r^2 < 0.10$, а по летним данным для всего каскада $r^2 < 0.20$ (Минеева, 2004). Это подтверждает отсутствие прямого биогенного контроля развития фитопланктона, но не отрицает влияния биогенов на альгоценозы вообще. В водохранилищах Волги это влияние, вероятно, носит более сложный опосредованный характер. Определенную роль при этом могут играть другие факторы среды: световые условия (Ahlgren, 1970; Berman, Pollinger, 1974; Nicholls, Dillon, 1978), динамика вод, пресс зоопланктона (Pridmore et. al, 1985), наличие доступных форм биогенов, оборачиваемость и направленность их потоков, соотношение N/P, неодинаковая потребность в биогенных элементах экологических группировок и отдельных видов водорослей (Сиренко, 1972; Петрова, 1982, 1986; Sakamoto, 1966; Smith, 1983).

Подводный световой режим

Фотосинтез, относящийся к светозависимым процессам, в значительной степени испытывает влияние подводных световых условий. Формирование светового поля в толще воды происходит за счет преломления, поглощения и рассеяния проникающего в воду солнечного излучения. К оптически активным компонентам водной среды относится сама вода, растворенные соли, растворенное органическое вещество, а также взвешенное вещество (гидрозоль), включающее биогенную взвесь – планктон (Кондратьев, Поздняков, 1988; Kirk, 1983).

В водохранилищах Волги выявлено значительное разнообразие гидрооптических условий и широкий диапазон определяющих их параметров: цветности, прозрачности, содержания взвешенного вещества, показателей ослабления ФАР. Оптические свойства воды в волжском каскаде изменяются с севера на юг, свидетельствуя об улучшении подводного светового режима в водохранилищах Нижней Волги и отчасти отражая зональные особенности водоемов (табл. 21). Прозрачность воды увеличивается, а цветность и содержание взвешенного вещества снижаются на наиболее глубококом нижнем участке Волги. Показатель вертикального ослабления ФАР ($\alpha_{\text{ФАР}}$) колеблется в пределах 0.89–2.09 м⁻¹. Монотонность изменения гидрооптических характеристик нарушается на Средней Волге, принимающей воды двух крупнейших притоков – рек Оки и Камы и в наибольшей степени подверженной антропогенному воздействию (Минеева, 2005 а).

К оптически активным компонентам взвеси относятся клетки водорослей, содержащие хлорофилл. Доля его во взвешенном веществе невелика, и лишь в эвтрофных Ивановском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах она достигает максимальных значений (0.74–1.1% массы взвеси) (табл. 22). Вместе с тем почти в каждом водоеме в определенные периоды (как правило, при вегетации синезеленых водорослей) во взвешенном веществе преобладает фитопланктон. В водохранилищах Волги при устойчивой штилевой погоде на акваториях с массовым развитием синезеленых водорослей показатель вертикального ослабления света становится в 1.35 раза выше по сравнению с водой, лишенной водорослей (Пырина и др.,

1972). Такие ситуации наглядно отражает отношение величин прозрачности: фактически измеренной по белому диску (Z_C) и гипотетической, рассчитанной по хлорофиллу ($Z_{Хл}$) (Бульон, 1987). При преобладании в составе взвешенного вещества планктонной компоненты $Z_C/Z_{Хл}$ приближается к единице (Минеева, 2005 а).

По литературным данным вклад фитопланктона в ослабление подводной облученности в озерах колеблется от 30 до 60 % (Ныгес, 1987; Ahlgren, 1970; Cristofor et al., 1994). В волжских водохранилищах вклад фитопланктона в ослабление света ниже: среднее ослабление ФАР хлорофиллом ($\alpha_{Хл}$) составляет 0.10–0.61 м⁻¹ или 7–39 % от $\alpha_{ФАР}$ на Верхней и Средней Волги и 0.14–0.23 м⁻¹ (12–19 %) на Нижней Волге. Разброс величин в каждом водоеме значителен: при минимальных 4–7% максимальные достигают 26–75 % в трех мезотрофных водохранилищах каскада и 75–94 % в умеренно эвтрофных и эвтрофных. Для Шекснинского водохранилища предельные значения колеблются от 1 до 19 %. В каскаде отмечается снижение $\alpha_{Хл}$ с севера на юг (табл. 21). Самые высокие величины получены в Ивановском и Рыбинском водохранилищах в разгар летней вегетации фитопланктона, более низкие – в Угличском, Саратовском и Волгоградском, минимальные – в северном Шекснинском.

На глубину видимости белого диска (глубину прозрачности) во всех водохранилищах Волги проникает чуть более 5 % падающей радиации I_0 . Таким образом, подтверждаются классические представления о том, что диск в воде исчезает из вида на одной и той же оптической глубине (Хатчинсон, 1969). Коэффициент Пула – Аткинса, характеризующий соотношение прозрачности и константы поглощения света (Poole, Atkins, 1929), в среднем для каскада составляет 1.50 ± 0.02 , и средние для водохранилищ величины возрастают с севера на юг (табл. 22). В 50 % случаев коэффициент Пула-Аткинса близок к оригиналу: 1.72 ± 0.01 .

Таблица 21

**Показатели, характеризующие участие фитопланктона
в формировании подводного светового режима водохранилищ**

Водохранилище	Прозрач- ность, м	Цвет- ность, град	Взвесь, мг/л	Хл, мкг/л	Хл, % от ВВ	$\alpha_{\phi_{дп}}$ м ⁻¹	α_{χ_d} м ⁻¹	α_{χ_d} % от $\alpha_{\phi_{дп}}$	Z_c/Z_{χ_d} отн. ед.
Шекснинское	1.10±0.06	73±6	15.6±2.8	5.7±0.9	0.07±0.01	1.77±0.11	0.13±0.02	5.7±0.6	0.35±0.02
Иваньковское	0.97±0.04	65±2	10.1±1.2	26.8±2.9	0.29±0.03	1.46±0.03	0.59±0.06	38.7±3.7	0.65±0.03
Угличское	1.15±0.04	59±4	8.5±0.4	9.9±1.2	0.16±0.04	1.35±0.03	0.22±0.03	15.9±1.8	0.52±0.03
Рыбинское	1.19±0.03	57±2	8.4±0.8	22.7±1.7	0.12±0.01	1.19±0.01	0.50±0.04	41.9±2.9	0.72±0.02
Горьковское	0.96±0.02	46±1	7.5±0.4	18.9±1.5	0.42±0.11	1.47±0.02	0.42±0.03	29.2±2.6	0.57±0.02
Чебоксарское	1.03±0.04	54±2	9.1±2.4	16.1±2.6	0.28±0.09	1.48±0.03	0.35±0.06	23.7±3.8	0.55±0.03
Куйбышевское	1.22±0.03	47±2	6.3±0.5	14.1±2.7	0.16±0.02	1.36±0.02	0.31±0.06	23.0±4.8	0.62±0.04
Саратовское	1.56±0.04	38±2	4.5±0.7	10.9±2.4	0.24±0.04	1.22±0.01	0.24±0.05	19.7±4.4	0.73±0.06
Волгоградское	1.47±0.05	33±1	3.5±0.3	9.5±0.9	0.17±0.03	1.26±0.02	0.21±0.02	16.4±1.6	0.65±0.02

**Облученность на глубине прозрачности и нижней границы
эвфотной зоны в водохранилищах Волги**
(средние величины по: Минеева, 2003)

Водохрани- лище	Облученность		Коэффициент Пула- Аткинса, отн. ед.
	% I_0 на глубине Z_c	МДж/(м ² ·сут) на нижней границе Z_{eu}	
Иваньковское	5.8±0.03	0.18±0.005	1.38±0.05
Угличское	5.6±0.02	0.17±0.005	1.52±0.04
Рыбинское	5.6±0.03	0.17±0.003	1.40±0.03
Горьковское	5.8±0.02	0.16±0.004	1.39±0.02
Чебоксарское	5.8±0.02	0.19±0.01	1.48±0.04
Куйбышевское	5.6±0.02	0.18±0.005	1.63±0.03
Саратовское	5.2±0.01	0.20±0.006	1.90±0.03
Волгоградское	5.3±0.02	0.15±0.007	1.82±0.03

**Эвфотная зона
и световое голодание фитопланктона**

Фонд первичной продукции в основном создается в пределах фотического слоя водоема (эвфотной зоны, Z_{eu}), который принято ограничивать глубиной проникновения 1% поступающей на поверхность воды солнечной радиации I_0 (Одум, 1975; Ерлов, 1980; Talling, 1960; Margalef, 1978; Westlake et al., 1980).

Измерения подводной облученности, выполненные на Шекснинском и Рыбинском водохранилищах, показали, что в течение сезона облученность на уровне нижней границы фотической зоны варьирует в пределах 0.01–0.34 МДж/(м²·сут) при максимальной в мае – июле и минимальной поздней осенью. В каскаде водохранилищ в летний период ее предельные величины составляют 0.05–0.49 МДж/(м²·сут), средние колеблются в небольшом диапазоне и не демонстрируют каких-либо направленных изменений (табл. 22).

Глубина Z_{eu} в водохранилищах Волги, в зависимости от прозрачности и цветности воды, меняется от минимальной 0.2–2.1 м до максимальной 1.2–5.9 м, а средние для водоемов величины – от

Таблица 23

**Глубина (Z_{eu}) и объем (V_{eu}) эвфотной зоны водохранилищ,
ее соотношение с прозрачностью, средней глубиной
и общим объемом водной массы
(над чертой – пределы, под чертой – среднее)**

Водохрани- лище	Эвфотная зона		$Z_{eu} /$ Пр	$H_{cp} /$ Z_{eu}	V_{eu} / V_0 , %	% свето- вого голодания фито- планктона
	Z_{eu} , м	V_{eu} , км ³				
Шекснинское	<u>0.48–4.97</u>	<u>0.45–5.28</u>	2.43	1.46	<u>6.8–80.9</u>	<u>19–93</u>
	2.67±0.09	2.33			35.8	64.2
Иваньковское	<u>0.16–1.23</u>	<u>0.55–1.07</u>	2.66	1.32	<u>48.8–95.3</u>	<u>5–51</u>
	2.58±0.10	0.81			72.6	27.4
Угличское	<u>2.07–4.58</u>	<u>0.44–0.76</u>	2.61	1.67	<u>35.4–60.9</u>	<u>39–64</u>
	3.00±0.10	0.63			50.5	49.5
Рыбинское	<u>0.62–5.71</u>	<u>5.02–18.7</u>	2.58	1.82	<u>19.8–73.5</u>	<u>26–80</u>
	3.07±0.07	10.85			42.7	57.3
Горьковское	<u>1.32–3.66</u>	<u>2.92–5.10</u>	2.68	2.14	<u>33.1–57.8</u>	<u>43–67</u>
	2.57±0.04	3.84			43.6	56.4
Чебоксарское	<u>1.70–3.76</u>	<u>3.26–1.84</u>	2.64	2.24	<u>54.4–30.7</u>	<u>46–69</u>
	2.72±0.10	2.50			41.6	58.4
Куйбышевское	<u>1.45–4.38</u>	<u>34.8–49.5</u>	2.60	2.81	<u>60.8–86.3</u>	<u>14–39</u>
	3.17±0.07	40.37			70.5	29.5
Саратовское	<u>3.23–4.58</u>	<u>6.29–7.77</u>	2.49	1.88	<u>48.9–60.4</u>	<u>40–51</u>
	3.89±0.08	7.01			54.5	45.5
Волгоградское	<u>2.07–5.90</u>	<u>6.48–14.94</u>	2.50	2.74	<u>20.6–47.5</u>	<u>52–79</u>
	3.68±0.10	11.52			36.6	63.4

2.6±0.1 до 3.9±0.1 м (табл. 23). Z_{eu} фактически функционально связана с прозрачностью воды, превышая ее в 2.4–2.7 раза. В меньшей степени Z_{eu} зависит от содержания взвешенного вещества, хлорофилла и цветности воды, т.е. показателей, влияющих на формирование подводного светового поля. Теснота этой связи ме-

няется на разных участках: наибольшее влияние взвеси на Z_{eu} выявлено для Средней и Нижней Волги, хлорофилла – для Верхней и Нижней, цветности – для Нижней. От надводной облученности глубина фотосинтезирующего слоя не зависит (табл. 24).

Таблица 24

Зависимость глубины эвфотной зоны (Y) от показателей, формирующих подводный световой режим водохранилищ (X)

Показатель	Весь каскад				Верх- няя Волга	Сред- няя Волга	Ниж- няя Волга
	Уравнение регрессии	n	r^2	F	r^2		
Прозрачность	$Y = -0.23 + 2.89X^{0.79}$	495	0.99	10 ⁶	0.99	0.99	0.99
Взвесь	$Y = 5.75 \cdot X^{-0.32}$	94	0.47	82	0.29	0.46	0.39
Цветность	$Y = 2.59 + 822/X^2$	349	0.11	42	0.08	0.03	0.18
Хл a	$Y = 3.89 - 0.23 \cdot X^{0.5}$	495	0.25	160	0.30	0.14	0.29
I_0	не рассчитывали		0.02		0.01	0.01	0.05

Фактором, регулирующим первичную продукцию в толще воды, служит перемешивание, которое влияет на распределение биогенов и световые условия. Для оценки обеспеченности клеток световой энергией рассматривают соотношение глубины фотического слоя и глубины перемешивания H_{mix} , влияющего на характер вертикального распределения фитопланктона. Превышение H_{mix} над Z_{eu} характерно, в частности, для полимиктических водоемов и водоемов с высокой степенью гашения облученности. Вся эвфотная зона при этом подвержена перемешиванию, а фитопланктон, не обеспеченный достаточным для роста количеством световой энергии, распределяется в столбе воды довольно равномерно (Tilzer, Bindloss, 1980).

При отсутствии плотностной (температурной и кислородной) стратификации в волжских водохранилищах за H_{mix} можно принять их среднюю глубину. Тогда H_{mix} превосходит Z_{eu} в 1.3—2.7 раза при максимальном превышении на участке Средней Волги и в Волгоградском водохранилище. По классификации С. П. Китаева (1984, 2007) все водохранилища

Волги попадают в разряд олигофотобатных или «оптически очень мелководных». Если же учесть, что в глубоких малопродуктивных озерах (олиготрофное Шотландское оз. Лох-Нес: Jones et al., 1996) отношение H_{cp}/Z_{ei} выше на порядок, то условия развития волжского фитопланктона с этой точки зрения можно было бы считать удовлетворительными, поскольку перемешивание и небольшие глубины способствуют выносу клеток в освещенные слои.

Для оценки степени светового голодания фитопланктона волжских водохранилищ мы рассчитали объем, занимаемый фотическим слоем, и сопоставили его с общим объемом водной массы. Исходя из того, что соотношение этих объемов в среднем меняется от 36% в Шекснинском до 70% в Куйбышевском водохранилище, степень светового голодания фитопланктона соответственно составляет 64–30% (табл. 23).

При этом можно выделить четыре группы водохранилищ: Иваньковское, Куйбышевское (средняя степень светового голодания <30%), Угличское, Саратовское (46–50%), Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское (55–58%), Шекснинское, Волгоградское (>60%). Трактовать такое разбиение сложно. Скорей всего оно определяется морфометрическими особенностями водоемов и динамикой вод, с одной стороны, географическим положением и особенностями водосборного бассейна – с другой. По расчетам Ю. И. Сорокина (1958), световое голодание фитопланктона Рыбинского водохранилища, которое зависит от присутствия гуминовых веществ и взвеси, несколько выше и составляет 65–82%. При интенсивном развитии синезеленых водорослей ситуация усугубляется эффектом самозатенения, как это показано для днепровского фитопланктона (Приймаченко, 1981). Характеризуя степень светового голодания фитопланктона, следует помнить о высокой адаптационной способности водорослей к изменяющимся световым условиям, которая проявляется в изменении клеточного содержания хлорофилла, расположения его молекул в тилакоидах и утилизации низкой интенсивности света при высоком содержании пигмента (Falkowski, Raven, 1997).

Температурная зависимость фотосинтеза и деструкции

К универсальным и, по образному выражению А.С. Константинова (1972), «неустранимым» факторам среды относится температура. Это ключевой фактор развития, сезонной динамики и пространственного распределения гидробионтов, формирования первичной продукции водоемов, географического распространения видов водорослей, их временной и пространственной динамики (Harris, 1986; Seip, Reynolds, 1995; Butterwick et al., 2005). По характеру воздействия на клетки водорослей К. А. Гусева (Гусева, 1961) рассматривала температуру как управляющий фактор среды, считая лимитирующими лишь свет и биогены.

Температура оказывает влияние на активность ферментов, катализирующих различные биохимические процессы, изменяя скорость протекания последних. Согласно общим закономерностям химической кинетики, скорость ферментативных процессов возрастает с ростом температуры. Фотохимические реакции от температуры не зависят, однако и световая, и темновая стадии фотосинтеза включают ферментативные (зависимые от температуры) процессы (Либерт, 1976).

Экспериментальные данные демонстрируют широкий температурный диапазон, в котором возможен рост пресноводных водорослей. В опытах, которые проводились с культурами при температуре от 2 до 35°C, существенные различия скорости роста различных таксонов отмечались при низкой (до 5°C) и высокой (более 25°C) температурах. В первом случае достаточно интенсивно (со скоростью 0.4 и более делений/сут) размножались диатомовые *Asterionella formosa* Hass., криптомонада *Cryptomonas marssonii* Skuja, золотистая *Dinobryon divergens* (Imhof) Lemm., зеленая *Eudorina unicocca* var. *unicocca* G. M. Smith, тогда как у синезеленой водоросли *Tychonema* (*Oscillatoria*) *bourrellyi* (Lund) Anagn. & Kom., ксантофитовой *Tribonema* sp., десмидиевой *Staurostrum cingulum* (W. & G. S. West) G. M. Smith и динофитовой *Ceratium furcoides* (Levander) Langhans

рост практически отсутствовал. Температура 35°C оказалась летальной для большинства культур, и лишь *Aphanizomenon flos-aquae* выживал в этих условиях (Butterwick et al., 2005).

Температурная зависимость фотосинтеза, дыхания и скорости роста организмов описывается одновершинной кривой, на которой выделяется зона экспоненциального нарастания параметра (в соответствии с коэффициентом Q_{10}) в диапазоне минимальной и оптимальной температур с дальнейшим резким спадом до нуля при максимальной температуре (Straškraba, 1999). Из расчета параметров кривой, выполненного М. Штрашкрой для пресноводных водорослей (табл. 25), следует важный вывод о том, что температурный оптимум роста, фотосинтеза и дыхания культур зависит от условий культивирования, а природных популяций – от условий отбора проб. Данные британских альгологов (Butterwick et al., 2005) свидетельствуют о различной чувствительности к температуре различных видов (табл. 25), с чем, очевидно, связана сезонная периодичность водорослей.

Для высших растений умеренной зоны температурный минимум фотосинтеза обычно находится около 0°C, а оптимум — между 20 и 35°C. Нижний температурный предел дыхания высших растений лежит в области отрицательных температур, а температурный оптимум дыхательных процессов выше, чем для фотосинтеза (Либерт, 1976). Аналогичное соотношение оптимальных для фотосинтеза и дыхания температур приводится и для водорослей (табл. 25).

Анализ температурной зависимости природных сообществ, выполненный для фитопланктона небольшого пруда (Aruga, 1965), показывает, что эта зависимость меняется в различные сезоны года. Температурный оптимум фотосинтеза составляет 18°C в январе–апреле и октябре–декабре, но сдвигается в сторону более высоких (24–30°C) температур в мае – сентябре. В наибольшей степени температурный оптимум отличается от температуры водоема при 15°C и ниже, но близок к ней при 20°C и выше. Зависимость фотосинтеза и деструкции от температуры отмечается для водоемов разных регионов (Caffrey,

2003), в том числе и для волжского фитопланктона (Тарасова, 1977; Шмелев, Субботина, 1983).

Таблица 25

**Температурный оптимум и коэффициент Q_{10}
для культур и природных популяций пресноводных водорослей**

Водоросли	Показатель	T_{opt} , °C	Q_{10}	Условия культивирования или отбора проб	Источник
Культуры					
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	Чистая продукция	31.7	3.8	Низкая интенсивность света	Straškraba, 1999
То же	То же	31.1	2.1	Высокая интенсивность света	То же
То же	То же	35.5	2.3	Стандартные условия	То же
То же	Дыхание	41.0	1.7	Стандартные условия	То же
<i>Cymbella epiphytic</i>	То же	24.0	1.8	То же	То же
<i>Asterionella formosa</i>	Скорость роста	17—25*	2.4	Культура, рост при 8—17°C	Butterwick et al., 2005
<i>Tychonema bourrellyi</i>	То же	17*	2.9	То же	То же
<i>Staurastrum cingulum</i>	То же	30*	2.9	То же	То же
<i>Dinobryon divergens</i>	То же	15—17*	1.7	То же	То же
<i>Cryptomonas marssonii</i>	То же	10—15*	1.3	То же	То же
<i>Tribonema sp.</i>	То же	10—15*	1.3	То же	То же
Фитопланктон					
Из водохранилища Слапы	Ассимиляционная активность	25—30*	1.7—2.3*	<i>Steganodiscus</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Fragilaria</i> при $T \sim 20^\circ\text{C}$	Straškraba, 1999
То же	То же	33—37*	1.6—2.6*	<i>Scenedesmus</i> , <i>Chlorella</i> , <i>Selenastrum</i> при повышенной T	То же
Из Shiinjike pond	То же	29.2	1.6	Июнь	То же
То же	То же	30.3	2.5	Август	То же
Бактерии		26.5—33.3	1.3—2.0		То же

* Оценено нами по графикам: Straškraba, 1999, p. 40, Fig. 6; Butterwick et al., 2005, p 296, Fig. 3.

В диапазоне реальных температур зависимость фотосинтеза и деструкции, а также показателей удельной фотосинтетической (САЧ) и респираторной ($R/X_{л}$) активности фитопланктона от температуры, рассчитанная по данным сезонных наблюдений, удовлетворительно аппроксимируется линейными уравнениями (табл. 26). Обращают на себя внимание одинаковые величины угловых коэффициентов в соответствующих уравнениях для температурной зависимости фотосинтеза и деструкции в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, но более низкие в самом северном Шекснинском.

Таблица 26

**Зависимость интенсивности фотосинтеза и деструкции
от температуры воды в водохранилищах Волги**

Водохранилище	<i>n</i>	Уравнение регрессии	<i>r</i>	<i>F</i>
Шекснинское	69	$A_{max} = 0.43 + 0.03 t^{\circ}$	0.65	76.7
		$R = 0.11 + 0.02 t^{\circ}$	0.63	67.0
		$САЧ = 24.67 + 11.45 t^{\circ}$	0.71	106
		$R/X_{л} = -0.22 + 0.26 t^{\circ}$	0.74	128
Рыбинское	105	$A_{max} = -0.18 + 0.14 t^{\circ}$	0.75	168
		$R = -0.34 + 0.06 t^{\circ}$	0.65	92.3
		$САЧ = 75.47 + 3.10 t^{\circ}$	0.45	33.7
		$R/X_{л} = 0.19 + 0.08 t^{\circ}$	0.55	53.8
Горьковское	340	$A_{max} = -0.52 + 0.14 t^{\circ}$	0.76	475
		$R = -0.17 + 0.07 t^{\circ}$	0.73	320

Противоположная картина получена для показателей удельной фотосинтетической и респираторной активности. Невысокие коэффициенты корреляции САЧ и $R/X_{л}$ с температурой в Рыбинском водохранилище обусловлены существенной сезонной изменчивостью характера и тесноты этой зависимости (Минеева, 1990 а).

Зависимость продукционных процессов от температуры, близкая к классической одновершинной, получена для литоральных альгоценозов Рыбинского водохранилища, а для ассимиляционных чисел, как и в нашем случае, она носит линейный характер (Девяткин, 2003). Правомерность линейной аппрок-

симации температурных зависимостей обсуждает Г. Г. Винберг (1987) на примере описания скорости роста водных животных. Автор подчеркивает, что линейный характер сохраняется на значительном участке классической температурной кривой Крота, соответствующем оптимальным для организма температурным условиям. По-видимому, это можно распространить и на процессы метаболизма, для характеристики которых также, как в случае химических и ферментативных реакций, используют температурный коэффициент Вант-Гоффа Q_{10} . Однако если в химических реакциях величина Q_{10} колеблется ≈ 2 , то для ферментативных реакций не приводят постоянных значений Q_{10} (Либерт, 1976).

Таблица 27

**Температурные коэффициенты фотосинтеза
и деструкции в водохранилищах Волги**

Температура, °С	Водохранилище					
	Шекснинское		Рыбинское		Горьковское	
	A_{max}	R	A_{max}	R	A_{max}	R
1–5	1.79	3.32	12.5*	-	-	-
5–10	1.58	2.18	3.22	-	23.9*	8.67*
10–15	1.45	1.75	2.08	4.64	3.22	2.76
15–20	1.37	1.55	1.71	2.36	2.08	1.95
20–25	1.31	1.43	1.52	1.82	1.71	1.65
25–30	1.27	1.35	1.19	1.28	1.52	1.49
Среднее	1.46	1.93	1.95	2.60	2.13	1.96

* – для расчетов среднего Q_{10} не использованы.

Судя по рассчитанным нами коэффициентам Q_{10} (табл. 27), в водохранилищах Волги температурная зависимость фотосинтеза наиболее сильно выражена при температуре ниже 10°C. Аналогичные данные получены для эвтрофного озера Frederiksborg Slotsso, Дания (Stachr, Sand-Jensen, 2006). При низких температурах Q_{10} выше (в Рыбинском и Горьковском водохранилищах – значительно), чем в диапазоне температур 10–25°C. В целом величины Q_{10} сопоставимы с приводимыми в литературе: 1.1–1.2 для фотохимических (Гэлстон и др., 1983) и 2–3 для темновых реакций, из которых складывается процесс фотосинтеза

(Тарчевский, 1977). Судя по снижению Q_{10} с ростом температуры, температурный оптимум фотосинтеза фитопланктона приближается к максимальному для водоемов умеренной зоны значению – 25°C. Это представляется вполне реальным, если ориентироваться на фотосинтетический оптимум высших растений умеренной зоны (25–30°C), а также верхнюю температурную границу ассимиляции углекислоты у водорослей (80°C у сине-зеленых, 60°C у зеленых: (Тарчевский, 1977)). Температурный оптимум синезеленых и зеленых значимо выше, чем у водорослей других отделов (Seip, Reynolds, 1995).

Характер температурной зависимости деструкционных процессов, как и фотосинтетических, меняется в рассматриваемом интервале температур (табл. 27). В Рыбинском и Горьковском водохранилищах деструкция практически не улавливается при температуре ниже 5–10°C и наиболее сильно зависит от нее при температурах ниже 10–15°C, которые можно рассматривать как лимитирующие. Температурный оптимум деструкции планктона в природных условиях должен приближаться к 30°C, как это следует из экспериментальных данных (Романенко, 1982). Более высокие величины Q_{10} , полученные для температурной зависимости деструкции, совпадают с литературными данными (Staehr, Sand-Jensen, 2006), подтверждая более высокую чувствительность к температуре гетеротрофных процессов.

Коэффициенты Q_{10} показателей удельной метаболической активности (табл. 28) также свидетельствуют, что гетеротрофные процессы в большей степени зависят от температуры, нежели автотрофные. В то же время более сильному температурному влиянию подвержен метаболизм фитопланктона северного мезотрофного Шекснинского водохранилища. В литературе приводятся сходные величины Q_{10} для фотосинтетической активности водорослей: 1.7 – в озерах Северо-Запада ЕТ России (Терешенкова, 1983), 1.2–1.8 – для Иваньковского водохранилища (Пырина и др., 1975; Сигарева, 1984), 2.3 для оз. Лох-Левен (Bindloss, 1974). Интересно отметить, что в начале 1970-х годов для фитопланктона Рыбинского водохранилища Q_{10} (2.2–2.5) был выше, чем для Иваньковского (Сигарева, 1984). На этом основании был сделан вывод о большей чувствительности к температур-

ному фактору фитопланктона мезотрофных водоемов (к разряду которых в тот период относилось Рыбинское водохранилище) по сравнению с эвтрофными. Выявленные нами различия температурного коэффициента в Шекснинском и перешедшем начале 1980-х в разряд эвтрофных Рыбинском водохранилищах подтверждают это.

Таблица 28

**Температурные коэффициенты Q_{10} для показателей
метаболической активности фитопланктона
Шекснинского и Рыбинского водохранилищ**

Температура, °С	Водохранилище			
	Шекснинское		Рыбинское	
	САЧ	R/Xл	САЧ	R/Xл
1-10	3.83	5.88	1.36	3.67
5-15	2.39	2.71	1.34	2.36
10-20	1.82	1.92	1.29	1.81
15-25	1.58	1.63	1.25	1.58
Среднее	2.41	3.04	1.31	2.36

Глава 4. Первичная продукция планктона волжских водохранилищ

В исследованиях первичной продукции водоемов используют концентрационные показатели – скорость максимального фотосинтеза (A_{max}), а также интегральную (под единицей площади, ΣA) первичную продукцию (Винберг, 1961; Бульон, 1983). Напомним, что первый показатель отражает скорость процесса и рассматривается как характеристика степени эвтрофирования. Второй – служит мерой общего фонда фотосинтетической продукции, который создается в толще воды в пределах освещенного слоя (эвфотной зоны) и зависит от мощности этого слоя или глубины проникновения лучистой энергии. Интегральная первичная продукция характеризует общую биологическую продуктивность водоема. Для многих водных объектов выявлена ее связь с рыбопродуктивностью (Бульон, Винберг, 1981; Китаев, 1984; Лебедев, 1998; Бульон, 2006).

Изученность первичной продукции волжских водохранилищ

Первичной продукции планктона Волги посвящено большое число работ, обобщивших в основном результаты исследований отдельных водохранилищ (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волгоградское водохранилище..., 1977; Ивановское водохранилище..., 1978; Куйбышевское водохранилище, 1983; Экология фитопланктона..., 1989, 1999; Паутова, Номоконова, 1994; Охупкин и др., 1997). Данных для всего каскада значительно меньше (Гак, 1977; Лаврентьева, 1977; Волга и..., 1978; Романенко, 1984, 1985; Mineeva, 1998). Работы главным образом проводили после зарегулирования Волги, но отдельные наблюдения выполнены на незарегулированных участках до создания Чебоксарского, Саратовского, Волгоградского водохранилищ, а также в верховьях реки (Шамардина, 1980).

Начало продукционных исследований Волги относится к 50-м годам XX столетия. Наиболее обширные сведения о первичной продукции планктона были получены для:

Иваньковского водохранилища (Сорокин, 1961; Пырина, 1966; Кудрявцев, 1974 а; Лаврентьева, 1977; Иваньковское водохранилище..., 1978; Саппо, 1981; Тарасенко, 1983);

Рыбинского водохранилища (Сорокин, 1958; Кузнецов, Карпова, 1966; Кузнецов и др., 1966, 1967, 1971 а, б, 1972 а, б, 1974 а, б, 1977 а–в, 1982 а, б, 1984, 1986; Пырина, 1966; Романенко, 1966, 1985);

Куйбышевского водохранилища (Пырина, 1959, 1966; Сорокин, 1961; Салманов, Сорокин, 1962; Романенко, 1967 а; Иватин, 1968, 1970, 1974; Кудрявцев, 1974 а, б; Ковалевская, Карабанович, 1975; Лаврентьева, 1977; Куйбышевское водохранилище, 1983; Экология фитопланктона..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994);

Волгоградского водохранилища (Далечина, 1971, 1976; Кудрявцев, 1971, 1974а, б; Ковалевская, Карабанович, 1975; Герасимова, 1976; Далечина, Герасимова, 1980).

Менее подробно были исследованы **Шекснинское водохранилище** (Марголина, 1967), **Горьковское водохранилище** (Пырина, 1959; Сорокин и др., 1959; Сорокин, 1961; Романенко, 1967 а; Тарасова, 1973, 1977; Кудрявцев, 1974 а, б; Лаврентьева, 1977; Шмелев, Субботина, 1983), **Саратовское водохранилище** (Пырина, 1959, 1974; Романенко, 1967а Кудрявцев, 1971, 1974 а, б; Герасимова, 1973, 1980, 1981; Дзюбан, 1975–1977; Ковалевская, Карабанович, 1975; Лаврентьева, 1977). И лишь эпизодические определения фотосинтеза были выполнены на **Угличском водохранилище** (Сорокин, 1961; Кудрявцев, 1974 а).

Сезонная динамика первичной продукции

Сезонные исследования первичной продукции были выполнены на Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, которые относятся к разным участкам Волги и различаются трофическим статусом. В течение вегетационного сезона A_{max} и $\sum A$ меняются в широких пределах. Степень изменчивости обоих показателей (коэффициенты вариации) варьирует от умеренной до сильной (табл. 29).

**Первичная продукция Шекснинского, Рыбинского и Горьковского
водохранилищ в зависимости от температуры воды
и развития фитопланктона**

Водохранилище	Год	n	T, °C	Фитопланктон		A _{max} , мг O ₂ /(л · сут)			ΣA, г O ₂ /(м ² · сут)		
				Xл a, мкг/л	C _p , %	Пределы	Среднее	C _p , %	Пределы	Среднее	C _p , %
Шекснинское	1976	42	10.0±1.2	6.6±0.4	46	0.08–1.61	0.68±0.06	65	0.03–1.93	0.66±0.07	72
	1977	77	14.2±0.7	6.9±0.6	85	0.05–3.59	0.86±0.06	66	0.10–2.58	0.85±0.06	71
Рыбинское	1981	114	15.4±0.5	20.3±2.0	108	0.11–8.82	2.40±0.16	75	0.12–11.98	2.78±0.19	77
	1982	102	13.8±0.5	12.7±0.8	72	0.10–7.73	1.32±0.12	100	0.08–5.94	1.36±0.11	92
Горьковское				Биомасса*, мг/л							
	1988	62	16.8±0.7	6.0±0.9	118	0.01–5.44	1.85±0.17	72	0.02–7.07	1.89±0.17	70
	1989	89	14.1±0.6	7.2±0.9	110	0.01–9.28	1.90±0.18	88	0.01–6.92	1.65±0.14	80
	1990	72	13.0±0.7	7.0±0.9	115	0.01–3.84	1.19±0.09	64	0.01–3.38	1.23±0.09	65
	1991	72	16.0±0.5	6.7±0.8	98	0.01–3.84	1.52±0.12	68	0.01–4.92	1.72±0.14	68
	1992	66	15.5±0.5	7.4±1.0	106	0.01–8.00	1.90±0.22	93	0.01–8.96	2.35±0.26	88

* приведено по: Охапкин и др., 1997.

Судя по частоте встречаемости A_{max} , в мезотрофном водоеме (Шекснинское водохранилище) преобладают величины <1 мг O_2 / (л·сут), в умеренно эвтрофном (Рыбинское водохранилище) и эвтрофном (Горьковское) диапазон наиболее часто встречаемых значений A_{max} возрастает до 1–3 мг O_2 / (л·сут) (рис. 12).

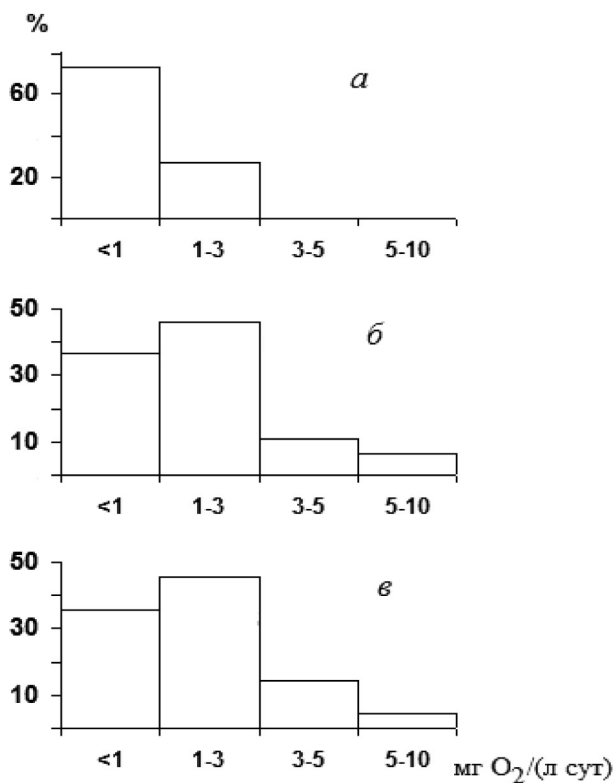


Рис. 12. Частота встречаемости (% общего числа наблюдений n) интенсивности фотосинтеза: *a* – Шекснинское водохранилище (май – октябрь 1976–1977 гг., $n=110$), *б* – Рыбинское водохранилище (май – октябрь 1981–1982 гг., $n=145$), *в* – Горьковское водохранилище (май – октябрь 1988–1992 гг., $n=395$)

Сезонные изменения фотосинтеза, довольно четко выраженные в каждом из трех водохранилищ, характеризуются нарастанием A_{max} от весны к лету и резким снижением осенью (рис. 13, 14). Самые высокие величины A_{max} отмечены в июле – августе в северном Шекснинском водохранилище, в августе – в Рыбинском и в июле – в самом южном из трех Горьковском, где сдвиг летнего пика на более ранние сроки обусловлен ранним прогревом водной толщи. Самые низкие A_{max} наблюдаются осенью при ограниченном поступлении солнечной энергии и снижении температуры воды.

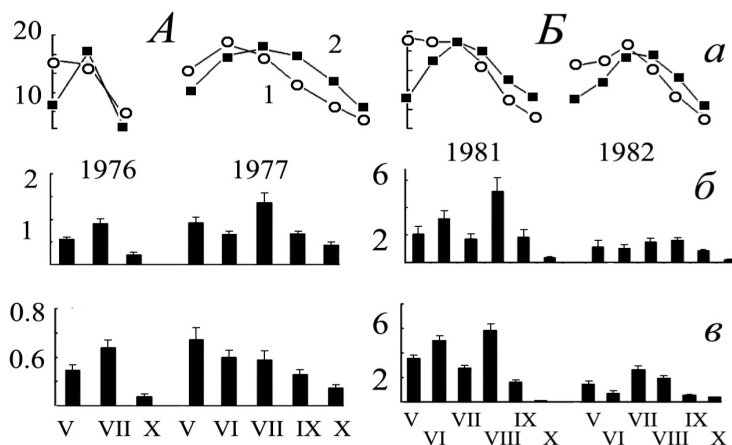


Рис. 13. Сезонная динамика абиотических показателей (*а*) и первичной продукции (*б, в*) в Шекснинском (*А*) и Рыбинском (*Б*) водохранилищах. По оси ординат: *а* – солнечная радиация, МДж/(м² сут) (1) и температуры воды, °С (2); *б* – фотосинтез, мг О₂/(л сут); *в* – интегральная первичная продукция, г О₂/(м² сут); по оси абсцисс – месяцы.

Сезонные изменения фотосинтеза в разной степени определяются обилием фитопланктона и гидроклиматическими условиями. Коэффициенты корреляции (r) свидетельствуют о тесной связи A_{max} с температурой воды во всех трех водохранилищах, с солнечной радиацией в двух более трофных, с содержанием общего фосфора в мезотрофном Шекснинском и с обилием фитопланктона (хлорофиллом) в Рыбинском (табл. 30).

Таблица 30

**Коэффициенты корреляции интенсивности фотосинтеза
с некоторыми факторами среды по данным сезонных наблюдений**

Показатель	Водохранилище		
	Шекснинское	Рыбинское	Горьковское
Хлорофилл <i>a</i>	0.30	<u>0.90</u>	-
Глубина	0.21	0.02	-0.04
Температура	<u>0.52*</u>	<u>0.54</u>	<u>0.65</u>
Прозрачность	-0.04	0.07	-0.26
Солнечная радиация	0.23	<u>0.49</u>	<u>0.73</u>
Общий фосфор	<u>-0.72</u>	-0.04	-
Общий азот	-0.08	-0.19	-

* достоверны при $P < 0.05$. Прочерк – отсутствие данных

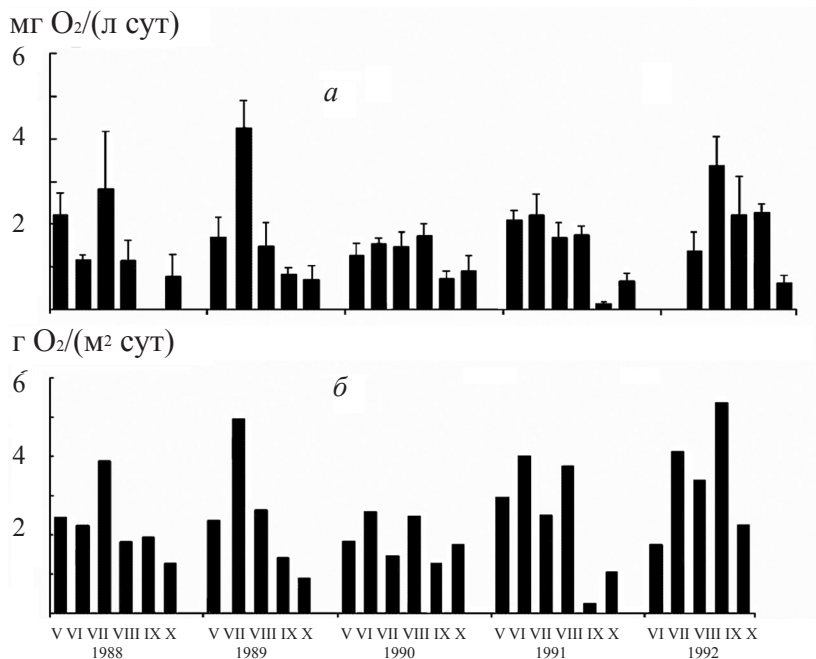


Рис. 14. Сезонная динамика фотосинтеза (а) и интегральной первичной продукции (б) в Горьковском водохранилище

Характер и теснота связи между A_{max} и Хл a меняется в зависимости от сезона года, что, очевидно, и обусловило невысокую величину r в Шекснинском водохранилище, рассчитанную за весь период вегетации (май – октябрь). В конечном итоге соотношение A_{max} и Хл a связано с сезонными изменениями ассимиляционной активности хлорофилла. Напомним, что АЧ испытывают влияние ряда факторов, в первую очередь температурного и светового (см. гл. 3). Из уравнений регрессии (табл. 31) следует, что наибольшим выходом фотосинтетической продукции на единицу хлорофилла характеризуются весеннее и летнее сообщества фитопланктона, а самой низкой – осеннее. Энергия ФАР в верхнем 50-сантиметровом слое воды, в пределах которого располагается фотосинтетический максимум, весной и летом соответствует насыщающей 0.11–0.54 МДж/(м²·ч), а осенью снижается до лимитирующего фотосинтез уровня 0.02–0.1 МДж/(м²·ч).

Таблица 31

**Зависимость интенсивности фотосинтеза (Y)
от содержания хлорофилла (X) в Шекснинском
и Рыбинском водохранилищах в различные сезоны**

Водохранилище	Годы	Сезон	Уравнение регрессии	n	r	F
Шекснинское	1976–1977	Весна	$Y = 0.475 + 0.046 X$	28	0.44	6.1
		Лето	$Y = 0.479 + 0.056 X$	39	0.87	119
		Осень	$Y = 0.313 + 0.030 X$	41	0.50	15
Рыбинское	1981–1982	Весна	$Y = 0.509 + 0.080 X$	26	0.88	62
		Лето	$Y = 0.901 + 0.083 X$	77	0.83	137
		Осень	$Y = 0.106 + 0.057 X$	50	0.78	65

В межгодовом аспекте повышенная интенсивность фотосинтеза отмечается в годы с высокой инсоляцией и температурой воды, что обычно совпадает с преобладанием антициклональной погоды с большим числом штилевых дней, благоприятной для развития и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона. В наибольшей степени это проявляется на обширных открытых озеровидных акваториях Шекснинского и Рыбинского водохранилищ, где при типичных для водоемов частых ветрах динамическое воздействие препятствуют массовой вегетации синезеленых водорослей летом. В первом из них наиболее сильное влияние

на фотосинтез оказывает температура воды (данные 1977 г.), во втором – прослеживается опосредованная связь между температурой, содержанием хлорофилла и фотосинтезом (данные 1981 г.). Для Горьковского водохранилища такой четкой картины не наблюдается, однако самый низкий фотосинтез получен в 1990 г. при минимальной среднесезонной температуре воды (табл. 29).

Интегральная первичная продукция в основном сохраняет и повторяет тенденции временных и пространственных изменений A_{max} (рис. 13, 14, табл. 29). Повышенные величины $\sum A$ получены при благоприятных световых условиях, когда при высокой инсоляции в штилевую погоду в водохранилищах с небольшой глубиной фотосинтез идет фактически до дна. При массовой вегетации синезеленых водорослей в летний период $\sum A$ может быть ниже, чем весной, из-за недостаточной облученности на нижних горизонтах. Осенью при общем дефиците лучистой энергии $\sum A$ снижается до минимума.

Сезонные изменения $\sum A$ тесно связаны с интенсивностью фотосинтеза. Из абиотических показателей заметную роль играет температура и инсоляция, а в северном мезотрофном Шекснинском водохранилище – содержание фосфора. В Рыбинском водохранилище $\sum A$ зависит еще и от обилия фитопланктона (табл. 32).

Таблица 32

Коэффициенты корреляции интегральной первичной продукции с некоторыми факторами среды по данным сезонных наблюдений

Показатель	Водохранилище		
	Шекснинское	Рыбинское	Горьковское
A_{max}	<u>0.72*</u>	<u>0.93</u>	<u>0.88</u>
R	<u>0.37</u>	<u>0.63</u>	<u>0.62</u>
Хлорофилл	0.07	<u>0.76</u>	-
Глубина	0.29	0.09	0.04
Температура	<u>0.43</u>	<u>0.53</u>	<u>0.51</u>
Прозрачность	<u>0.50</u>	<u>0.30</u>	0.09
Солнечная радиация	<u>0.37</u>	<u>0.39</u>	<u>0.42</u>
Общий фосфор	<u>-0.37</u>	-0.04	-
Общий азот	0.26	-0.01	-

* достоверны при $P < 0.05$.

Суммарная за вегетационный сезон (май – октябрь) первичная продукция в мезотрофном Шекснинском водохранилище составляет 45.4 г С/м^2 ; в умеренно эвтрофном Рыбинском и эвтрофном Горьковском она существенно выше – 113.4 и 101.6 г С/м^2 . При этом более высокая величина $\sum A$ в Рыбинском водохранилище обусловлена большей глубиной фотического слоя (см. табл. 23).

В сезонном цикле основной запас органического вещества в Шекснинском водохранилище синтезируется весной и летом, в Рыбинском и Горьковском – только летом. При этом в более северном Рыбинском максимум приходится на август, а затем темпы продуцирования снижаются; в более южном Горьковском максимум отмечается в июле, а осеннее понижение выражено менее резко (рис. 15).

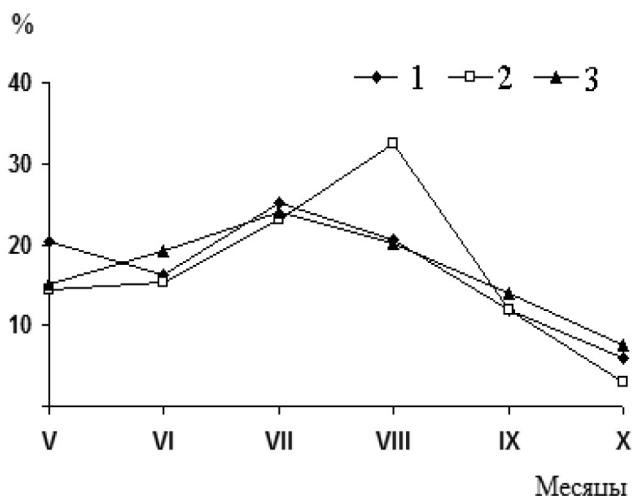


Рис. 15. Сезонные изменения фонда первичной продукции (% суммарной за май – октябрь) в Шекснинском (1), Рыбинском (2) и Горьковском (3) водохранилищах

Средняя за сезон первичная продукция в Шекснинском водохранилище (A_{max} и $\sum A$) близка к величинам, которые для большого числа озер таежной зоны приводит С. П. Китаев. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах эти показатели не-

сколько ниже средних, рассчитанных для озер лесной зоны (Китаев, 1984). Сравнение с данными предыдущих исследований показывает, что сезонный ход A_{max} не претерпел каких-либо изменений за прошедшие 15–20 лет (Сорокин, 1958, 1969; Марголина, 1967; Шмелев, Субботина, 1983; Романенко, 1985).

Пространственное распределение первичной продукции

В водохранилищах Волги четко выделяются участки с различной биологической продуктивностью, основу которой составляет фонд первичной продукции. В главе 3 рассмотрены особенности пространственного распределения фитопланктона (хлорофилла), неоднородность которого особенно выраженная на макромасштабном уровне, обусловлена наличием обширных акваторий с морфометрически разнородными участками, присутствием в водохранилищах водных масс различного генезиса, поступлением вод притоков. При сложной морфометрии водохранилищ, на основе особенностей водного режима и показателей водных масс, акваторию подразделяют на определенные участки (плесы), которые различаются и по своей продуктивности.

Пространственное распределение первичной продукции исследовано в летний период на Иваньковском (1995 г.), Рыбинском (1989 г.), Горьковском (1992 г.) и Волгоградском (1990 г.) водохранилищах. В это время для водохранилищ характерно высокое обилие фитопланктона и устойчивые абиотические условия: незначительная вариабельность температуры и характеристик водных масс (прозрачности, цветности, электропроводности (табл. 33). Интенсивность фотосинтеза при этом, как и содержание хлорофилла, характеризуется умеренной степенью изменчивости: коэффициенты вариации средних величин A_{max} составляют 49–78%. Распределение интегральной первичной продукции еще более однородно, ее вариабельность выражена в меньшей степени.

Таблица 33

**Характеристика пространственного распределения первичной
продукции, содержания хлорофилла и некоторых абиотических
характеристик в водохранилищах в летний период**

Водохрани- лище	Год, месяц	<i>n</i>	Показатель	Пределы	Среднее	<i>C_p</i> , %
Иваньковское	1995, VIII	26	Хл, мкг/л	11.0–74.5	27.4±3.0	56
			<i>T</i> °С	19.3–23.8	21.2±0.2	4.4
			Пр, см	40–195	103±6	29
			Цв, град	50–110	67±2	19
			Эл, мкСим/см	164–404	211±8	20
			<i>A_{max}</i> , мг О ₂ /(л·сут)	0.26–6.92	1.96±0.30	78
			$\sum A$, г О ₂ /(м ² ·сут)	0.29–3.33	1.67±0.16	50
Рыбинское	1989, VIII	75	Хл, мкг/л	6.3–102.4	20.5±3.4	92
			<i>T</i> °С	20.4–22.4	21.2±0.1	2.4
			Пр, см	45–160	123±5	21
			Цв, град	40–55	48±1	9.0
			Эл, мкСим/см	157–185	170±1	4.4
			<i>A_{max}</i> , мг О ₂ /(л·сут)	1.32–11.0	3.32±0.23	60
			$\sum A$, г О ₂ /(м ² ·сут)	0.82–5.31	2.92±0.11	32
Горьковское	1992, VIII	27	Хл, мкг/л	7.3–51.9	25.8±2.3	47
			<i>T</i> °С	19.4–23.1	20.9±0.2	4.9
			Пр, см	45–145	92±4	21
			Цв, град	40–45	42±0.5	5.9
			<i>A_{max}</i> , мг О ₂ /(л·сут)	1.10–8.15	3.50±0.36	53
			$\sum A$, г О ₂ /(м ² ·сут)	1.10–7.74	3.04±0.28	48
Волгоградское	1990, VIII	35	Хл, мкг/л	1.6–44.2	10.0±1.2	72
			<i>T</i> °С	20.4–23.0	21.6±0.1	2.9
			Пр, см	75–260	144±6	25
			Цв, град	20–40	32±1	16
			Эл, мкСим/см	273–310	288±2	4.1
			<i>A_{max}</i> , мг О ₂ /(л·сут)	0.43–5.30	2.30±0.19	49
			$\sum A$, г О ₂ /(м ² ·сут)	1.15–7.02	3.12±0.22	42

Распределение фотосинтеза по акватории водохранилищ соответствовало горизонтальному распределению хлорофилла. Повышенная интенсивность фотосинтеза в Иваньковском водохранилище традиционно (Иваньковское водохранилище...,

1978) отмечается в мелководном высоко эвтрофном Шошинском плесе, в Рыбинском – в эвтрофном Шекснинском плесе, а также на прибрежных мелководьях. Минимальный фотосинтез зарегистрирован в Главном плесе. В Горьковском и Волгоградском водохранилищах выделяются акватории, расположенные ниже городов и населенных пунктов и подверженные прямому антропогенному воздействию, в том числе тепловому стоку Костромской ГРЭС в Горьковском.

Интенсивность продукционных процессов в разгар лета определяется развитием фитопланктона, однако теснота связи A_{max} с содержанием хлорофилла убывает по мере продвижения на юг (табл. 34). Довольно высокие положительные коэффициенты корреляции обнаружены между A_{max} и содержанием биогенных веществ в Ивановском и Рыбинском водохранилищах, тогда как в Горьковском прослеживается только влияние фосфора, а в Волгоградском корреляция недостоверна. Фотосинтетическая аэрация насыщает воду кислородом и заметно смещает рН воды в щелочную сторону на участке Верхней Волги. Опосредованно, за счет более высокого обилия водорослей, фотосинтез отрицательно связан с прозрачностью воды. В период максимального прогрева температура мало влияет на A_{max} . Совокупность рассмотренных факторов почти полностью контролирует фотосинтез в Ивановском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах ($r^2=0.97-0.99$). В Волгоградском водохранилище, где $r^2=0.55$, по-видимому, велико влияние неучтенных нами факторов, наиболее существенными из которых для фотосинтеза могут быть пресс зоопланктона и высокая проточность.

Если в разгар лета по величине A_{max} среди четырех водохранилищ различных регионов Волги лидируют Рыбинское и Горьковское, то интегральная первичная продукция четко возрастает с севера на юг. Судя по коэффициентам корреляции (табл. 34), в каждом водохранилище самая высокая $\sum A$ приурочена к участкам с максимальным содержанием хлорофилла и высокой интенсивностью метаболизма планктона – высоким фотосинтезом, а также деструкцией ОВ, обсуждаемой в главе 5.

Из биогенных элементов для ΣA отмечена слабая связь только с общим азотом и только в Рыбинском водохранилище. Умеренная связь ΣA с температурой воды прослеживается в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Продукционные процессы способствуют увеличению содержания растворенного кислорода, смещению рН в щелочную сторону и снижению прозрачности воды. Падающая радиация прямого влияния на ΣA не оказывает, вероятно, в силу того, что (как отмечалось в гл. 3) облученность в пределах фотического слоя распределяется однотипно во всех водохранилищах, и на нижней границе последнего ее величины близки.

Таблица 34

Коэффициенты корреляции между первичной продукцией и факторами среды в летний период

Показатель	Водохранилище							
	Иваньковское		Рыбинское		Горьковское		Волгоградское	
	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA	A_{max}	ΣA
A_{max}	1.00	0.81	1.00	0.49	1.00	0.89	1.00	0.85
Хлорофилл <i>a</i>	0.84*	0.53	0.96	0.49	0.76	0.55	0.52	0.44
Солнечная радиация	0.00	-0.00	-0.13	0.02	-0.00	-0.00	0.11	-0.03
Глубина станции	0.23	0.36	-0.20	0.16	0.09	0.21	-0.22	0.01
Температура воды	0.02	0.30	-0.14	0.37	0.50	0.47	0.27	0.14
Прозрачность	-0.74	-0.52	-0.61	0.18	-0.53	-0.15	-0.52	-0.13
Цветность	-0.05	-0.17	-0.08	0.03	-0.02	0.00	0.40	0.17
O ₂ , % насыщения	0.39	0.49	0.41	0.43	0.49	0.49	0.09	0.27
рН	0.52	0.58	0.28	0.14	0.36	0.22	-	-
Общий азот	0.58	0.30	0.74	0.30	0.32	0.22	0.20	0.24
Общий фосфор	0.67	0.31	0.49	-0.04	0.52	0.18	0.14	-0.01

* достоверны при $P < 0.05$.

Величины первичной продукции различаются и в плесах водохранилищ. В Шекснинском водохранилище средняя для Белого озера и речной части ΣA весной составила 0.8–1.6, летом 1.1–1.8, осенью 0.1–0.5 г O₂/(м²·сут). В Рыбинском водохранилище диапазон ΣA гораздо шире, по данным 1981–1982 гг. средние для плесов варьировали от 0.4 до 3.6 весной, от 0.5 до 5.8 летом, от 0.1 до 1.1 г O₂/(м²·сут) осенью. В Горьковском

водохранилище аналогичные пределы $\sum A$ в речной части и озеровидном приплотинном расширении составили соответственно 1.2–3.7, 1.1–4.8 и 0.9–2.3 г $O_2/(m^2 \cdot \text{сут})$ (рис. 13, 14). В таблице 35 представлен вклад отдельных плесов в общий фонд синтезируемого органического вещества.

Таблица 35

Количество органического вещества (10^3 т С), образованного за счет первичной продукции планктона за вегетационный сезон на разных участках водохранилищ (% суммарного для водоема)

Водохранилище	Участок, плес	Площадь, км ²	Год	Первичная продукция		
				за сутки	за сезон	%
Шекснинское	Речной	381	1976	0.01	19.1	30.5
			1977	0.12	24.6	31.6
	Белое озеро	1284	1976	0.22	43.6	69.5
			1977	0.27	53.2	68.4
Рыбинское	Волжский	455.3	1981	0.90	190.2	9.7
		483.7	1982	0.68	138.9	11.1
	Главный	2838.2	1981	6.75	1425.3	73.0
		2897.5	1982	4.12	867.8	69.5
	Шекснинский	517.3	1981	1.36	287.1	14.7
		589.0	1982	0.97	202.1	16.2
	Моложский	167.7	1981	0.24	50.6	2.6
		178.8	1982	0.19	39.4	3.2
Горьковское	Речной	930	1988	0.66	146.1	59.9
			1989	0.66	145.5	56.4
			1990	0.39	86.5	50.3
			1991	0.49	108.0	49.6
			1992	0.77	168.8	54.6
	Озеровидный	640	1988	0.44	98.0	40.1
			1989	0.51	112.3	43.6
			1990	0.39	85.3	49.7
			1991	0.50	109.8	50.4
			1992	0.64	140.2	45.4

Примечание. Продолжительность вегетационного (безледного) периода принята равной 200 сут.

Расчеты общего количества ОВ, создаваемого в водоеме за счет фотосинтеза фитопланктона, показывают, что основная масса ОВ образуется в пределах обширных по площади акваторий. В Шекснинском водохранилище около 70% фонда пер-

вичной продукции образуется в Белом озере и только 30% в речной части. В Рыбинском водохранилище лидирует Главный плес, где создается около 70% первичной продукции водоема. В Горьковском вклад двух участков в эти процессы различается в меньшей степени, однако более высокая доля принадлежит более обширной речной части.

Первичная продукция прибрежных мелководий

Основные продукционные исследования волжских водохранилищ выполнены в глубоководной пелагической зоне. Значительно меньше материалов получено для литорали, роль которой в формировании общей продуктивности водоемов весьма существенна. Прибрежная литоральная зона служит барьером для привноса аллохтонных взвешенных, биогенных и загрязняющих веществ. Эффективность функционирования литорали определяется ее размерами, а также направленностью и интенсивностью физико-химических и биологических процессов.

Наиболее подробно состав и продуктивность прибрежных планктонных фитоценозов исследованы в Рыбинском водохранилище с его обширными мелководными участками, занимающими при НПУ 30–44% площади в речных и 14% в Главном плесе (Бакастов, 1976). Данные разных лет, составляющие довольно продолжительный, хотя и прерывистый, ряд, включают сезонные наблюдения в Волжском плесе, проводившиеся в 50-е и 70-е гг. XX в., а также съемки всей акватории водохранилища в августе 1971 г. и мае – сентябре 1972 г. (Приймаченко, 1959; Сорокин, 1968, 1971; Старикова, Сорокин 1971; Башкатова, 1976; Елизарова, Сигарева, 1976; Пырина и др., 1976; Девяткин, 1983; Корнева, 1983, 1993; Елизарова, 1988).

Наши наблюдения выполнены на станциях с глубиной не более 2–2.5 м, которые располагались на участках, лишенных высшей водной растительности. В 1989 г., за исключением нескольких, они были приурочены к мелководьям открытого типа. В 1992–1993 гг. съемки проводили в том же районе, что и в 1970-е гг., по разрезу от берега вблизи пос. Борок на мелководьях защищенного и далее открытого типа к руслу Волги.

Своеобразие абиотических условий мелководий касается в первую очередь их термического режима. Литоральные участки характеризуются обычным сезонным ходом температуры, но реагируют на локальные кратковременные изменение погодных условий ее резким повышением или понижением. В пелагиали, водная масса которой более инертна, сезонные изменения температуры воды происходят плавно. Литоральная зона прогревается более интенсивно, чем пелагиаль, поэтому средняя температура воды здесь выше. К характерным особенностям мелководий относится также более низкая прозрачность при повышенном содержании взвешенного вещества и биогенных элементов, более высокая цветность воды, особенно на защищенных участках. При интенсивной сработке водохранилища к концу сезона в отдельные годы мелководья осушаются, как это произошло осенью 1992 г. при отметке уровня ниже 99 м БС. В летний период при массовой вегетации водорослей на мелководных станциях заметно увеличивается содержание растворенного кислорода, а по цветности они мало отличаются от основной водной массы водохранилища (табл. 36 и 37).

Таблица 36

**Абиотические характеристики мелководной и глубоководной зоны
Волжского плеса Рыбинского водохранилища**
(средние показатели за май – октябрь 1993 г.)

Показатель	Мелководье		Глубоководная часть
	защищенное	открытое	
Температура, °C	15.7±1.4	14.3±1.3	14.0±1.3
Прозрачность, м	0.82±0.05	1.15±0.11	1.46±0.05
Цветность, град	75±7	72±5	69±4
Электропроводность, мСм/см	194±7	194±8	202±9
Взвесь, мг/л	17.1±2.9	10.9±2.7	5.4±0.5
O ₂ , % насыщения	98±4	100±2	97±3
TN, мг/л	0.95±0.08	0.86±0.07	0.82±0.04
TP, мкг/л	80±6	70±5	70±5

Состав фитопланктона мелководной и глубоководной зоны характеризуется высокой степенью сходства. Весной и осенью

основу биомассы составляют диатомовые водоросли, в разгар лета к ним присоединяются синезеленые, но их массовое развитие наблюдалось лишь эпизодически. В разгар лета на отдельных участках отмечена высокая биомасса зеленых водорослей (Башкатова, 1976; Корнева, 1983, 1993; Елизарова, 1988).

Таблица 37

**Абиотические характеристики мелководной (над чертой)
и глубоководной (под чертой) зоны в плесах
Рыбинского водохранилища в июле 1989 г.**

Показатель	Волжский плес	Главный плес	Шекснин- ский плес	Моложский плес
Число станций	<u>8</u> 4	<u>11</u> 16	<u>5</u> 9	<u>7</u> 9
Температура, °С	<u>22.6±0.2</u> 21.6±0.4	<u>23.1±0.5</u> 21.4±0.2	<u>22.0±0.5</u> 21.3±0.2	<u>20.4±0.4</u> 20.5±0.4
Прозрачность, м	<u>0.90±0.02</u> 1.15±0.02	<u>0.85±0.03</u> 1.40±0.02	<u>0.65±0.02</u> 0.75±0.02	<u>0.80±0.03</u> 1.10±0.02
Цветность, град	<u>40–45</u> 40–45	<u>40–50</u> 40–50	<u>45</u> 45	<u>45–55</u> 45–55
O ₂ , % насыщения	<u>98±8</u> 86±3	<u>97±2</u> 89±3	<u>114±16</u> 109±4	<u>90±3</u> 87±2
TN, мг/л	<u>1.12±0.10</u> 1.06±0.06	<u>1.10±0.08</u> 1.04±0.05	<u>2.25±0.60</u> 1.71±0.36	<u>1.02±0.09</u> 0.98±0.03
TP, мкг/л	<u>90±9</u> 81±8	<u>49±7</u> 31±2	<u>125±27</u> 85±12	<u>52±4</u> 48±2

Содержание Хл *a* в течение вегетационных сезонов 1992–1993 гг. на мелководье Волжского плеса изменялось от 1.5–3 мкг/л ранней весной и глубокой осенью до 40–90 мкг/л в разгар весны и лета. Первый весенний пик формировался при температуре воды около 9°С в начале (1992 г.) или середине (1993 г.) мая, второй – в начале июня при температуре около 15°С. После незначительного понижения наблюдался новый подъем, соответствующий летнему максимуму в развитии водорослей и продолжавшийся с середины июня до середины августа – начала сентября. Осенний пик (12–25 мкг/л) был отмечен в начале октября при температуре воды около 4°С (1993 г.). Глубоководный участок характеризовался более низким содержанием хлорофилла (в максимумах оно не превышало

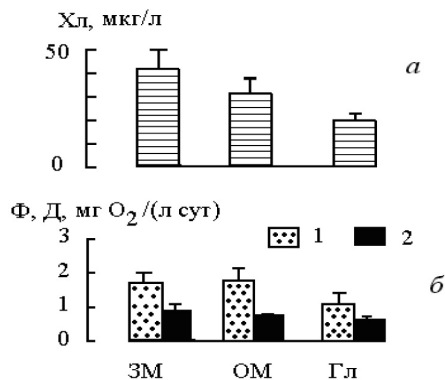


Рис. 16. Содержание хлорофилла (а), интенсивность фотосинтеза (1) и деструкции (2) (б) на разных биотопах Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 1993 г.: ЗМ – защищенное мелководье, ОМ – открытое мелководье, Гл – близлежащий глубоководный участок

37 мкг/л), чередованием подъемов и спадов летом и отсутствием осеннего пика (рис. 16).

Средние для биотопов показатели свидетельствуют о наиболее интенсивном развитии водорослей в защищенных участках (табл. 38).

Таблица 38

Средние за вегетационный сезон 1993 г. показатели развития и метаболизма фитопланктона мелководной и глубоководной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища
(для Хл а над чертой – 1992 г.)

Показатель	Мелководье		Глубоководная часть
	защищенное	открытое	
Хл а, мкг/л	<u>38.0±7.8</u> 29.8±3.3	<u>29.3±5.5</u> 21.5±3.1	<u>17.7±3.3</u> 11.8±2.3
Хл/TN, мкг/мг	33±4	29±5	16±4
Хл/TP, мкг/мкг	0.40±0.04	0.33±0.05	0.19±0.04
$Z_c/Z_{Хл}$	0.56±0.05	0.62±0.08	0.71±0.04
A, мг O ₂ /(л сут)	1.93±0.33	2.02±0.50	1.21±0.40

Таблица 39

Средние показатели развития и метаболизма фитопланктона мелководной (над чертой) и глубоководной (под чертой) зоны в плесах Рыбинского водохранилища в июле 1989 г.

Показатель	Волжский плес	Главный плес	Шекснинский плес	Моложский плес
Хл мкг/л	<u>20.1±1.8</u> 16.1±2.2	<u>26.8±3.8</u> 16.5±2.0	<u>65.0±12.2</u> 30.3±3.7	<u>49.0±9.5</u> 21.1±2.4
Хл/ТН,	<u>19±2</u>	<u>28±2</u>	<u>30±5</u>	<u>36±5</u>
мкг/мг	18±3	19±2	26±2	21±1
Хл/ТР,	<u>0.26±0.07</u>	<u>0.83±0.18</u>	<u>0.53±0.18</u>	<u>0.76±0.12</u>
мкг/мкг	0.23±0.04	0.54±0.09	0.49±0.09	0.42±0.03
$Z_c/Z_{Хл}$	<u>0.57±0.04</u> 0.66±0.04	<u>0.57±0.04</u> 0.84±0.04	<u>0.58±0.03</u> 0.72±0.05	<u>0.72±0.06</u> 0.75±0.03
$A_{max}^?$	<u>2.56±0.15</u>	<u>2.78±0.31</u>	<u>5.23±1.01</u>	<u>4.77±0.79</u>
мг O ₂ /(л сут)	2.50±0.18	2.20±0.17	4.77±0.31	2.67±0.20
Часовые АЧ,	<u>21.7±0.6</u>	<u>11.4±3.8</u>	<u>10.1±2.5</u>	<u>12.9±0.8</u>
мг O ₂ /мг Хл	19.9±2.1	12.8±0.7	12.2±0.8	13.7±0.9
%U от I ₀	<u>0.32±0.06</u> 0.46±0.15	<u>0.30±0.05</u> 0.38±0.17	<u>0.88±0.23</u> 0.80±0.29	<u>0.77±0.37</u> 0.37±0.16

В июле 1989 г. повышенными концентрациями хлорофилла в каждом из четырех плесов водохранилища также выделялись мелководья, где максимальные значения (31–122 мкг/л) были существенно выше, чем в пелагиали (26–52 мкг/л). Для средних это превышение составило 20 и 60% в Волжском и Главном плесах и было более чем двукратным в Шекснинском и Моложском (табл. 39). Максимальное обилие фитопланктона в Волжском и Моложском плесах характерно для защищенных и полужащищенных мелководий (Югский и Мшичинский заливы, мелководья Вессьгонского расширения), а в Шекснинском и Главном – для открытого побережья восточного берега, наиболее подверженного ветровому нагону (Минеева, 1993 б).

Повышенное обилие фитопланктона мелководной зоны обусловлено сочетанием нагонных явлений с факторами, стимулирующими развитие фитопланктона – более высокой обеспеченностью клеток биогенным питанием и более интенсивным прогревом воды. Интересно отметить, что в начале 1970-х гг. определен-

ных различий в содержании Хл *a* между мелководной и пелагической зонами не прослеживалось ни для средних за сезон, ни для максимальных летних величин (табл. 40). В последующие годы ситуация изменилась, и на мелководьях стало отмечаться повышенное обилие фитопланктона (содержание Хл *a*), свидетельствующее о более высоком уровне трофии этих участков и их существенной роли в эвтрофировании водоема.

Таблица 40

Содержание хлорофилла (мкг/л) в мелководной (1) и глубоководной (2) зоне плесов Рыбинского водохранилища в начале 1970-х годов (приведено по: Пырина и др., 1976)

Год, месяц	Волжский плес		Главный плес		Шекнинский плес		Моложский плес	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1971, VIII	19.2	16.0	8.0	9.0	9.5	17.4	8.9	15.6
1972, VII	18.4	15.2	9.9	11.1	19.0	9.6	42.1	45.2
V–X	16.1	14.8	7.1	8.0	17.6	12.9	16.2	20.9

Пигментные характеристики, отражающие состояние и состав альгоценозов (относительное содержание феопигментов, пигментный индекс, доля различных хлорофиллов в общем фонде зеленых пигментов) на русловых и литоральных участках практически не различались. Это относится как к сезонным данным для Волжского плеса, так и летним для всей акватории водохранилища (Минеева, 1999).

Отношения Хл/ТР и Хл/ТN («отклики» фитопланктона на азот и фосфор) на мелководных станциях не выходят за пределы, приводимые в литературе (Винберг, 1986), в том числе и установленные нами ранее для Рыбинского водохранилища (Минеева, Разгулин, 1995; Mineeva, 1993). Однако их средние величины достоверно выше, чем на станциях пелагиали (табл. 38, 39), что указывает на более высокий выход хлорофилла на единицу содержания общего азота и общего фосфора или на более интенсивное их потребление фитопланктоном мелководной зоны.

Мы неоднократно подчеркивали, что важнейшим фактором развития и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона яв-

ляется свет, и сами клетки водорослей в составе взвешенного вещества оказывают влияние на проникновение и рассеяние света в водной среде. Отношение $Z_c/Z_{хлр}$, которое должно приближаться к 1 при преобладании в составе взвеси фитопланктона, на мелководьях во всех случаях ниже, чем в глубоководной зоне (табл. 38, 39). Минимальная средняя величина получена для закрытого побережья, где возрастало общее содержание и взвешенного вещества, и хлорофилла. Получается, что, несмотря на высокое обилие, фитопланктон литорали не играет значительной роли в формировании подводного светового поля, которое определяется здесь взмученным терригенным материалом и детритом.

Интенсивность фотосинтеза в единице объема воды на мелководьях (особенно закрытых) выше, чем в пелагической части водохранилища (табл. 38, 39). Интенсификацию фотосинтеза в побережье, обусловившую близкое к 100% содержание растворенного кислорода, связывают не только с более высоким обилием планктонных водорослей, но и с повышенной скоростью биохимических процессов (Петрова, 1990), в частности оборота фосфатов (Былинкина, Генкал, 1974). Высокий уровень первичного продуцирования обусловлен высокой ассимиляционной активностью фитопланктона и интенсивным использованием водорослями лучистой энергии.

Вклад мелководной зоны в фонд синтезированного фитопланктоном органического вещества в Волжском плесе по данным 1992–1993 гг. колеблется в пределах 29–55% (табл. 41), для всего водохранилища (июль 1989 г.) этот вклад оценивается в 16%.

По разнице валовой первичной продукции и деструкции можно оценить чистую продукцию и по аналогии с ВП рассчитать ее на площадь плесов и рассматриваемых участков. В летом 1989 г. ЧП в Волжском, Моложском и Шекснинском плесах составила соответственно 186, 158 и 453 т С/сут, в Главном – 2104 т С /сут. Сравнение с ВП показывает, что в глубоководной части речных плесов в виде чистой продукции остается 42–67% ОВ, в Главном плесе – 83%; на мелководьях эта доля соответственно составляет 33–58 и 17%.

**Первичная продукция мелководной и глубоководной зоны
Рыбинского водохранилища**

Плес	Период наблюдения	Мелководная зона			Глубоководная зона		
		S , км ²	$\frac{\sum A}{T}$ г/сут	%	S , км ²	$\frac{\sum A}{T}$ г/сут	%
Волжский	1992, V–IX	192	123	37	321	195.3	63
	1993, V–IX	169	87	42	326	110	58
	1989, VII	150	130	20	283	518	80
Главный	Тот же	496	503	10	2270	4406	90
Моложский	Тот же	54	70	27	91	191	73
Шекснинский	Тот же	210	409	34	294	813	66

Примечание. S – площадь участка при уровне в момент наблюдения

**Первичная продукция
в каскаде водохранилищ**

В пределах каскада, простирающегося с севера на юг более чем на 2500 км, интенсивность фотосинтеза в водохранилищах Верхней, Средней и Нижней Волги изменяется от минимальных 0.2–0.4 до максимальных 9.6, 7.6 и 5.3 мг O_2 /(л · сут). Соответствующие средние значения для отдельных сроков составляют 0.8–4.1, 1.3–4.4 и 1.8–2.8 мг O_2 /(л · сут). Диапазон наиболее часто встречаемых значений A_{max} составляет 1–3 мг O_2 /(л · сут) (рис. 17). Во всех водохранилищах каскада фотосинтез выше, чем в сопредельном самом северном Шекснинском (табл. 42). Наиболее высокой скоростью фотосинтеза (средние и модальные значения A_{max} более 3 мг O_2 /(л · сут)) постоянно выделяется Шошинский плес Ивановского водохранилища, а также участки Средней Волги ниже впадения притоков: Костромы, Немды и Унжи – в Горьковском; Оки, Ветлуги и Суры – в Чебоксарском; Камы, Усы и Черемшана – в Куйбышевском (рис. 18).

В целом каскаде, как и в отдельных водохранилищах, интенсивность фотосинтеза характеризуется величинами, типичными для эвтрофных вод, несмотря на ощутимые различия в развитии фитопланктона (содержании хлорофилла a) (Минеева, 2004).

Первичная продукция в каскаде водохранилищ

Водохранилище	Год, месяц	A_{max} , мг O_2 /(л сут)		$\sum A$, г O_2 /(м ² ·сут)	
		пределы	среднее	пределы	среднее
Иваньковское	1989, VIII*	1.08–9.64	4.41±1.26	1.30–3.55	2.56±0.38
	1991, VIII	1.57–7.28	3.82±0.86	1.41–6.55	3.64±0.77
Угличское	1989, VIII*	0.91–2.72	1.41±0.33	1.09–2.58	1.60±0.30
	1991, VIII	0.95–3.73	2.70±0.87	0.95–5.74	3.17±0.77
Рыбинское	1989, VII	1.42–6.95	2.93±0.21	0.82–5.31	2.92±0.11
	1992, VIII	0.25–2.08	1.22±0.17	0.28–2.50	1.58±0.22
Горьковское	1989, VIII*	2.02–6.98	4.03±0.75	1.88–8.08	4.02±0.80
	1990, VIII	0.66–4.04	2.21±0.39	0.66–4.06	2.27±0.43
	1991, VIII	1.19–3.45	2.23±0.28	1.22–3.80	2.26±0.29
Чебоксарское	1989, VIII*	2.10–7.15	4.40±0.71	2.13–5.72	3.90±0.56
	1990, VIII	0.68–4.07	2.28±0.49	0.43–3.45	2.19±0.44
	1991, VIII	0.35–6.28	2.31±0.77	0.49–6.14	2.53±0.74
Куйбышевское	1989, VIII*	1.44–7.60	3.22±0.42	1.44–8.36	3.78±0.48
	1990, VIII	0.77–6.62	2.62±0.48	0.92–9.93	3.31±0.71
	1991, VIII	0.66–3.28	1.54±0.16	0.86–3.39	1.98±0.18
Саратовское	1989, VIII*	1.54–2.62	2.15±0.19	2.31–3.67	3.07±0.22
	1990, VIII	0.64–3.40	1.77±0.40	1.02–5.27	2.94±0.63
	1991, VIII	1.16–3.14	2.38±0.26	1.74–4.97	3.71±0.40

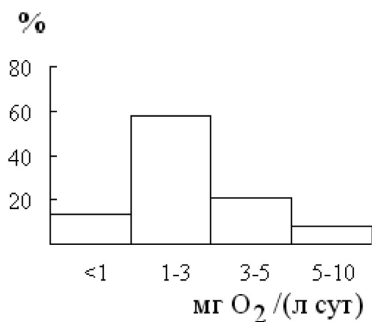


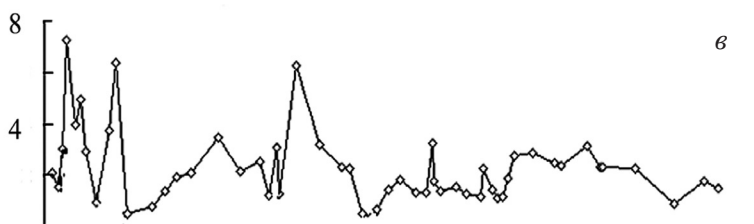
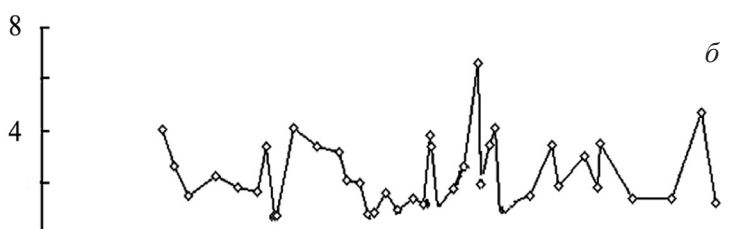
Рис. 17. Частота встречаемости (% общего числа наблюдений n) интенсивности фотосинтеза в каскаде водохранилищ Волги (лето 1989–1992 гг., $n = 360$)

Весьма важным представляется анализ факторов, которые могли бы влиять на первичную продукцию планктона водохранилищ – молодых по возрасту водоемов со сложными динамическими процессами и импульсно-стабилизированными экосистемами. Фотосинтез в наибольшей степени зависит от содержания биогенов и хлорофилла, который может составлять существенную долю взвешенного вещества.

Температура оказывает умеренное влияние, глубина станции выступает ограничивающим фактором. Цветность обусловлена присутствием гуминовых соединений, которые ухудшают световые условия и трудно поддаются биологическому окислению, однако, подобно гиббереллинам, могут стимулировать развитие водорослей (Харкевич, 1960; Гусева, 1966; Guminski, 1983). Окрашенное растворенное органическое вещество может стать доступным для водорослей после микробиальной или фотохимической деструкции. Добавление его в воду может стимулировать рост водорослей, меняя доступность азота, фосфора и неорганического углерода (Klug, 2005). В отличие от менее гумифицированных днепровских водохранилищ (Приймаченко, 1981), цветность не угнетает фотосинтез волжского фитопланктона. Высокие коэффициенты корреляции между A_{max} и прозрачностью, степенью насыщения воды кислородом, рН воды, содержанием взвеси свидетельствуют о том, что продукционные процессы оказывают заметное влияние на условия среды, изменяя световой и газовый режим водоемов (табл. 43).

Осредненная для всего каскада интенсивность фотосинтеза в разгар лета характеризуется средней степенью изменчивости (табл. 44). Более низкий фотосинтез отмечен в 1991 г. и обусловлен экстремально высокой водностью этого года (Литвинов, Минеева, 1997).

мг O_2 /(л сут)



Ив Рыб Чебокс Саратовское
Угл Горьк Куйбышевское Волгоградское

Рис. 18. Фотосинтез фитопланктона в каскаде волжских водохранилищ в августе 1989–1991 гг. (*a–в* соответственно)

Таблица 42

Первичная продукция в каскаде водохранилищ

Водохранилище	Год, месяц	A_{max} , мг O_2 /(л сут)		ΣA , г O_2 /(м ² ·сут)	
		пределы	среднее	пределы	среднее
Иваньковское	1989, VIII*	1.08–9.64	4.41±1.26	1.30–3.55	2.56±0.38
	1991, VIII	1.57–7.28	3.82±0.86	1.41–6.55	3.64±0.77
Угличское	1989, VIII*	0.91–2.72	1.41±0.33	1.09–2.58	1.60±0.30
	1991, VIII	0.95–3.73	2.70±0.87	0.95–5.74	3.17±0.77
Рыбинское	1989, VII	1.42–6.95	2.93±0.21	0.82–5.31	2.92±0.11
	1992, VIII	0.25–2.08	1.22±0.17	0.28–2.50	1.58±0.22
Горьковское	1989, VIII*	2.02–6.98	4.03±0.75	1.88–8.08	4.02±0.80
	1990, VIII	0.66–4.04	2.21±0.39	0.66–4.06	2.27±0.43
	1991, VIII	1.19–3.45	2.23±0.28	1.22–3.80	2.26±0.29
Чебоксарское	1989, VIII*	2.10–7.15	4.40±0.71	2.13–5.72	3.90±0.56
	1990, VIII	0.68–4.07	2.28±0.49	0.43–3.45	2.19±0.44
	1991, VIII	0.35–6.28	2.31±0.77	0.49–6.14	2.53±0.74
Куйбышевское	1989, VIII*	1.44–7.60	3.22±0.42	1.44–8.36	3.78±0.48
	1990, VIII	0.77–6.62	2.62±0.48	0.92–9.93	3.31±0.71
	1991, VIII	0.66–3.28	1.54±0.16	0.86–3.39	1.98±0.18
Саратовское	1989, VIII*	1.54–2.62	2.15±0.19	2.31–3.67	3.07±0.22
	1990, VIII	0.64–3.40	1.77±0.40	1.02–5.27	2.94±0.63
	1991, VIII	1.16–3.14	2.38±0.26	1.74–4.97	3.71±0.40
Волгоградское	1989, VIII*	1.40–4.68	2.84±0.47	1.96–6.55	4.00±0.66
	1990, VIII	0.43–5.30	2.30±0.19	1.15–7.02	3.12±0.22
	1991, VIII	0.89–2.34	1.84±0.24	1.60–3.84	3.12±0.35

* расчетные величины.

Таблица 43

**Коэффициенты корреляции между первичной продукцией
и некоторыми факторами среды в каскаде
волжских водохранилищ (лето 1991 г.)**

Показатель	A_{max}	ΣA	Показатель	A_{max}	ΣA
ΣA	<u>0.90</u>	1.00	Цветность	<u>0.53</u>	<u>0.26</u>
A_{max}	1.00	<u>0.90</u>	Электропроводность	-0.08	0.02
Хлорофилл <i>a</i>	<u>0.48</u>	<u>0.42</u>	O ₂ , %	<u>0.68</u>	<u>0.63</u>
Глубина станции	<u>-0.32</u>	<u>0.50</u>	pH	<u>0.64</u>	<u>0.50</u>
Солнечная радиация	<u>0.46</u>	-0.16	Общий азот	<u>0.52</u>	<u>0.40</u>
Температура воды	<u>0.45</u>	<u>0.48</u>	Общий фосфор	<u>0.60</u>	<u>0.47</u>
Прозрачность	<u>-0.38</u>	-0.14	Взвесь	<u>0.48</u>	0.22

Таблица 44

**Характеристика изменчивости первичной продукции
в масштабах каскада в летний период разных лет**

Год, месяц	A_{max} , мг O ₂ /(л·сут)			ΣA , г O ₂ /(м ² ·сут)		
	Пределы	Среднее	Cv, %	Пределы	Среднее	Cv, %
1989, VIII	0.91–9.64	3.15±0.24	62	1.09–8.36	3.29±0.21	51
1990, VIII	0.64–6.62	2.28±0.21	60	0.43–9.93	2.86±0.23	66
1991, VIII	0.25–7.28	2.11±0.17	65	0.28–6.55	2.53±0.17	53

Интегральная первичная продукция изменялась в пределах 0.29–6.55 г O₂/(м²·сут) на Верхней Волге, 0.66–9.93 г O₂/(м²·сут) – на Средней Волге и 1.02–6.55 г O₂/(м²·сут) – на Нижней Волге. Средние для водоемов составили 1.60–3.64, 1.98–4.02 и 2.94–4.00 г O₂/(м²·сут) соответственно. В пределах всего каскада ΣA характеризуется умеренной степенью изменчивости (табл. 44). Интересно отметить, что близкие величины ΣA получены для всех водохранилищ каскада. В эвтрофных водах

это обусловлено высоким обилием и фотосинтезом фитопланктона, в мезотрофных – увеличением глубины фотосинтезирующего слоя. Еще в 1950-е годы В. Роде показал, что мелководные эвтрофные озера по величине первичной продукции не отличаются от глубоководных морфометрически олиготрофных (приведено по: Винберг, 1960). Сходными показателями характеризуются, в частности, мелководное эвтрофное Иваньковское водохранилище и более глубокое мезотрофное оз. Плещеево (Пырина и др., 1986, 1989). Среди факторов, влияющих на ΣA , главенствующее положение занимает скорость фотосинтетических процессов, умеренное влияние оказывает степень развития водорослей, содержание азота и фосфора. Фотосинтетические процессы влияют на газовый режим и рН воды.

Для первичной продукции отдельных водохранилищ каскада выявляется связь с их географическим положением, морфологическими и морфоэдафическими характеристиками (табл. 45) Значительная протяженность волжского каскада с севера на юг от

Таблица 45

Коэффициенты корреляции Спирмена между показателями первичной продукции и некоторыми параметрами водохранилищ (в скобках уровень значимости)

Показатель	Первичная продукция под м ²		Запас автохтонного ОВ в водоеме	
Широта	<u>-0.83</u>	(0.005)	-0.47	(0.20)
Долгота	<u>0.64</u>	(0.07)	<u>0.63</u>	(0.02)
Средняя глубина, H_{cp}	<u>0.43</u>	(0.07)	<u>0.75</u>	(0.00)
Длина	0.36	(0.14)	<u>0.71</u>	(0.00)
Площадь водоема, S_l	0.00	(1.00)	<u>0.92</u>	(0.00)
Объем	0.12	(0.62)	<u>0.93</u>	(0.00)
Площадь водосбора, S_2	<u>0.52</u>	(0.03)	<u>0.67</u>	(0.00)
S_l/H_{cp}	-0.21	(0.40)	<u>0.78</u>	(0.00)
S_2/S_l	<u>0.49</u>	(0.04)	0.10	(0.68)
$Z_{1\%}$	0.09	(0.72)	<u>0.48</u>	(0.04)
Zc/H_{cp}	<u>-0.49</u>	(0.04)	<u>-0.69</u>	(0.00)
Водообмен	<u>0.43</u>	(0.07)	-0.33	(0.18)

южной тайги до полупустыни объясняет тесную зависимость биологической продуктивности водохранилищ от широтной зональности. Влияние на продуктивность водных экосистем географической широты, интегрирующей изменения климатических и эдафических факторов, продемонстрировано в глобальном аспекте для годовой первичной продукции водоемов, расположенных от высоких широт до тропиков (Бульон, 2003; Brylinsky, Mann, 1973).

Для волжских водохранилищ также прослеживается тесная связь первичной продукции и географической долготы (рис. 19), выявляющая влияние региональных климатических условий и почвенных особенностей водосборной территории. Континентальность климата в волжском бассейне заметно увеличивается с запада на восток с удалением от Атлантического океана, а режим климатических областей и подобластей формируется под влиянием не только широтной, но в значительной степени меридиональной циркуляции воздушных масс (Волга и..., 1978). Географическое положение (широта и долгота) объясняют довольно высокую долю изменчивости интегральной первичной продукции водохранилищ: $r^2 = 0.64$.

Менее тесно, но также достоверно первичная продукция водохранилищ положительно связана со средней глубиной, площадью водосбора, показателем удельного водосбора, интенсивностью водообмена. Общий же запас органического вещества в водоеме, образуемый при фотосинтезе планктона, в значительной степени зависит от морфометрических особенностей водохранилищ, показателя открытости, глубины фотосинтезирующего слоя. При этом достаточно сложно интерпретировать отрицательную связь ΣA и суммарного запаса автохтонного ОВ с показателем оптической глубины водоема (табл. 45).

Вклад отдельных водохранилищ в общий фонд первичной продукции каскада неравнозначен. Около 70% всего фонда автохтонного органического вещества синтезируется в трех самых крупных водохранилищах – Рыбинском, Куйбышевском и Волгоградском, а минимальное относительное количество – в Ивановском и Угличском. Несмотря на то что за минувшие десятилетия изменения первичной продукции выявлены лишь для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ (в первом – рост, во втором – снижение), заметно перераспределилась доля отдельных водоемов. Для Горьков-

ского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского и особенно для Рыбинского она стала выше, чем в 50–60-е гг., а для Чебоксарского существенно ниже, нежели оценивалась для незарегулированного участка (Волга и..., 1978; Романенко, 1985) (табл. 46).

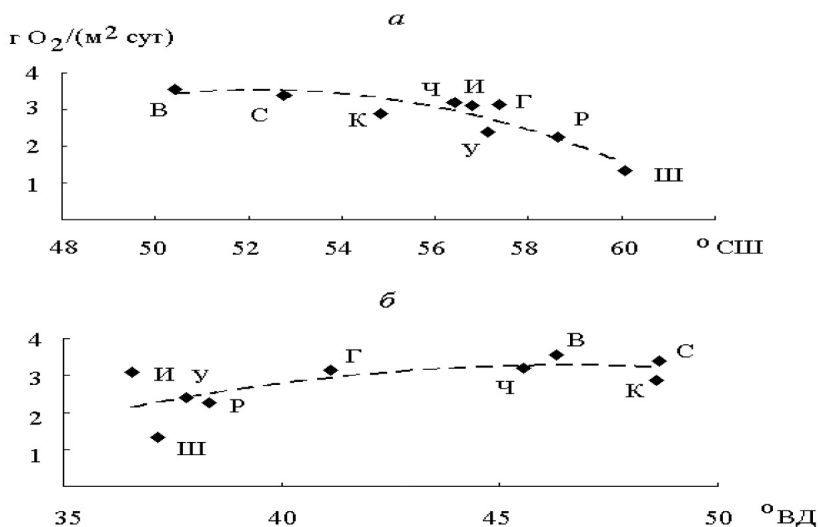


Рис. 19. Связь первичной продукции волжских водохранилищ с географической широтой (а) и долготой (б): Ш – Шекснинское, И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское

Все водохранилища Волги характеризуются довольно высокой интенсивностью фотосинтеза, которая поддерживается за счет достаточной обеспеченности водорослей биогенным питанием на всем протяжении каскада, за счет высокого обилия фитопланктона эвтрофных участков и высокой ассимиляционной активности альгоценозов мезотрофных акваторий.

**Фонд первичной продукции, создаваемой фитопланктоном
водохранилищ в разные годы**
(в скобках – % суммарного фонда для каскада)

Водохрани- лище	т С за сут	т С за сут*	10 ³ т С за вегетационный период	Источник сведений
	1989–1991 гг.	1950 – 1960-е гг.		
Иваньковское	304 (1.8%)	311	56 (2.4%)	Пырина, 1966
Угличское	178 (1.1%)	172	31 (1.3%)	Романенко, 1985
Рыбинское	3071 (18.5%)	1922	346 (14.8%)	Романенко, 1971
Горьковское	1499 (9.0%)	988	178 (7.6%)	Сорокин и др., 1959
Чебоксарское	1042 (6.3%)	2500	450 (19.3%)	Тарасова, 1974
Куйбышевское	5314 (32.0%)	3794	683 (29.2%)	Иватин, 1970
Саратовское	1862 (11.2%)	1117	201 (8.6%)	Герасимова, 1973; Дзюбан, 1975
Волгоградское	3329 (20.1%)	2183	393 (16.8%)	Далечина, 1971
Всего	17265	12989	2338	

* рассчитано по суммарным данным за вегетационный период 180 суток (май-октябрь).

Первичная продукция и общий запас органического вещества

Проточные лотические системы, в том числе и преобразованные гидростроительством, получают значительный приток аллохтонного ОВ (Одум, 1975, 1986; Vannote et al., 1980). К этим поступлениям относится сток с водосбора, выщелачивание ОВ из зоны временного затопления, ОВ атмосферных осадков и сточных вод (Романенко, 1967 а). Аллохтонному ОВ должна принадлежать заметная роль в функционировании таких экосистем.

В волжском каскаде существенной аллохтонной составляющей можно считать приток ОВ из расположенного выше водоема, поскольку более половины объема поверхностного притока в верхних и более 90% в нижних водохранилищах дает волжский

поток. Исключение составляет Рыбинское водохранилище, в которое по руслу Волги поступает около 35% притока, а остальную часть приносят Молога, Шексна (29%) и малые реки (36%) (Рыбинское водохранилище..., 1972). Судя по оценкам годового биостока из Горьковского водохранилища, составляющего 10.3×10^3 т С и складывающегося из 58×10^3 т сырой бактериальной биомассы, 80×10^3 т фитопланктона, 4079 т зоопланктона и 5.9 т бентоса (Шахматова и др., 1975), это поступление вносит весьма существенный вклад в баланс биогенного органического вещества.

Для расчетной оценки «добавки» ОВ за счет такого поступления мы использовали данные, полученные в летний период 1989 и 1991 гг. Принцип расчета заимствован из работы Ю. С. Даченко. За основу модели выноса фосфора в волжском каскаде им принята гипотеза мгновенного перемешивания, согласно которой концентрация элемента в сбросе равна средней концентрации в водохранилище (Даченко, 2002). Расчеты основаны на средних многолетних для августа объемах сброса воды через гидроузлы (Гидрометеорологический режим..., 1975; Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997; Паутова, Номокнова, 2001), среднем для водоема содержании органического углерода и его лабильной фракции, оцененной по соотношению ХПК и БПК₅ (Бикбулатова, Бикбулатов, 1982; Былинкина, Трифонова, 1982; Былинкина и др., 1982; Экологические проблемы..., 2001; Минеева, Бикбулатова, 2008). Поступление ОВ в Ивановское водохранилище рассчитано по данным для Верхневолжского водохранилища. В фонде автохтонного ОВ учитывали продукцию макрофитов, известную для Верхней Волги, Горьковского водохранилища и Нижней Волги (Волга и..., 1978; Экологические проблемы..., 2001). Первичная продукция планктона составляет более 90% этого фонда и возрастает с севера на юг. Лишь в Ивановском водохранилище, которое характеризуется высокой степенью прогрессирующего зарастания и соответственно макрофитным путем эвтрофирования (Покровская и др., 1983; Пырина, Ляшенко, 2005), вклад альгоценозов гораздо ниже. Близкой величиной оценивается доля фитопланктона в общем фонде первичной продукции днепровских водохранилищ (Приймаченко, 1981).

Содержание общего органического вещества ($C_{\text{общ}}$) в волжском каскаде изменяется в пределах 7.1–11.8 г/м³ или 39.1–70.8 г/м². Причем для первого показателя прослеживается тенденция к снижению от верхних водохранилищ к нижним, обусловленная снижением объема боковых притоков, а для второго, напротив, - к повышению вследствие увеличения глубины водохранилищ. Соотношение трудноусваиваемой и лабильной фракций в органическом комплексе водной толщи определяется, главным образом, масштабами продукционных процессов и уровнем внешней нагрузки. Содержание лабильного ОВ ($C_{\text{лаб}}$) в водохранилищах Волги колеблется от 4.4 до 15.2% $C_{\text{общ}}$. Эти пределы несколько шире приведенных Г. Л. Марголиной (1989) – 8–11%. Наибольший вклад в общий фонд ОВ лабильная фракция вносит во внутрикаскадном Чебоксарском водохранилище, принимающем воды второго по величине притока Волги – р. Оки. Несколько ниже доля $C_{\text{лаб}}$ в головном эвтрофном Ивановском и в замыкающем каскад, втором по величине, самом глубоком мезотрофном Волгоградском водохранилище. Остальные водохранилища характеризуются близкими, но более низкими значениями. Абсолютное содержание $C_{\text{лаб}}$ составляет 0.37–1.15 г/м³ или 2.57–7.42 г/м². Оно минимально в мезотрофных русловых Саратовском и Угличском водохранилищах, а максимально – в Ивановском и Чебоксарском (первый показатель), Волгоградском, Куйбышевском и Чебоксарском (второй) (табл. 47).

Вклад фотосинтетической продукции планктона в содержание $C_{\text{общ}}$ невелик и не превышает 2.4%. По отношению к $C_{\text{лаб}}$ он на порядок выше, достигает максимального значения в транзитном Саратовском водохранилище, промежуточных – в русловых Ивановском, Угличском, Горьковском, минимальных – в самых больших по своим морфометрическим показателям Рыбинском, Куйбышевском, Волгоградском, а также в Чебоксарском водохранилище (табл. 47).

В общем фонде ОВ очевидно преобладает аллохтонное трудно окисляемое ОВ. Это подтверждается слабой связью общего ОВ с первичной продукцией, также с лабильным ОВ (Минеева, Бикбулатова, 2008), на содержание которого фотосинтетическая продукция оказывает заметное влияние в водохранилищах каскада.

Лишь транзитное Саратовское водохранилище выпадает из общего массива данных (рис. 20).

Таблица 47

Первичная продукция планктона (ПП) волжских водохранилищ и содержание в воде общего ($C_{\text{общ}}$), лабильного ($C_{\text{лаб}}$) органического вещества (приведено по: Бикбулатова, Бикбулатов, 1982; Экологические проблемы..., 2001)

Водохранилище	$C_{\text{общ}}$		$C_{\text{лаб}}$			ПП за сутки			
	г/м ³	г/м ²	г/м ³	г/м ²	% $C_{\text{общ}}$	г O ₂ /м ²	г C/м ²	% $C_{\text{общ}}$	% $C_{\text{лаб}}$
Иваньковское	11.5	39.1	1.15	3.93	10.0	3.10	0.93	2.38	23.7
Угличское	11.8	59.0	0.52	2.59	4.4	2.39	0.72	1.21	27.6
Рыбинское	11.1	62.0	0.81	4.53	7.3	2.25	0.68	1.09	14.9
Горьковское	12.3	67.7	0.67	3.67	5.4	3.14	0.94	1.39	25.7
Чебоксарское	9.5	44.4	1.43	6.74	15.2	3.22	0.96	2.17	14.3
Куйбышевское	7.6	70.8	0.56	5.22	7.4	2.88	0.86	1.22	16.5
Саратовское	7.2	50.3	0.37	2.57	5.1	3.39	1.02	2.02	39.6
Волгоградское	7.1	70.8	0.74	7.42	10.5	3.56	1.07	1.51	14.4

На основе полученных данных нами оценен общий запас ОВ в водохранилищах, поступление ОВ в каждое водохранилище из вышележащего, а также вклад первичной продукции в этот запас и поступление. Напомним, что летом в волжских водохранилищах ежемесячно создается около 20–30% фонда автохтонного ОВ, синтезируемого фитопланктоном за вегетационный сезон (см. рис. 15). Что касается общего ОВ, то в летнюю межень отмечаются повышенные концентрации $C_{\text{общ}}$, обусловленные снижением объема водного стока (Бикбулатова и др., 2006).

Расчеты показывают, что три крупнейших водохранилища каскада – Рыбинское, Куйбышевское и Волгоградское – обладают максимальным запасом ОВ и его лабильной составляющей. За счет этого запаса осуществляется поступление ОВ из вышележащих водохранилищ в нижележащие. В целом поступление ОВ резко возрастает с севера на юг в соответствии с увеличивающимся объемом волжского потока. Максимальное количество лабильной фракции,

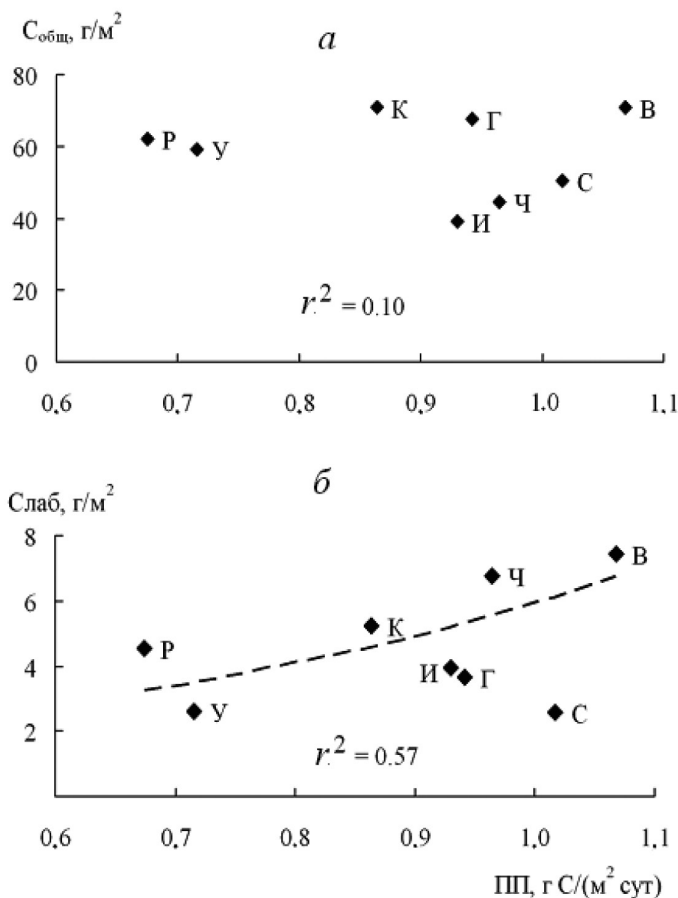


Рис. 20. Связь первичной продукции (ПП) с содержанием общего (а) и лабильного (б) органического вещества в водохранилищах Волги: И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское; пунктир – линия тренда (приведено по: Минеева, Бикбулатова, 2008)

связанной с продукционными процессами, поступает из Чебоксарского водохранилища в Куйбышевское, а в водохранилищах Нижней Волги оно снижается. При повышенном относительном содер-

жании лабильного ОВ в Ивановском и Чебоксарском водохранилищах наиболее высока доля $C_{\text{лаб}}$ в поступлении ОВ соответственно в Угличское и Куйбышевское водохранилища (табл. 48).

Таблица 48

**Поступление органического вещества в водохранилища каскада
в среднем за сутки для августа 1989 и 1991 гг.**

Водохранилище	Запас ОВ, т		Приток ОВ, т/сут			% ($C_{\text{общ1}} + \text{ПП}$) от запаса		% ($C_{\text{лаб1}} + \text{ПП}$) от запаса	
	$C_{\text{общ}}$	$C_{\text{лаб}}$	$C_{\text{общ1}}$	$C_{\text{лаб1}}$	ПП	$C_{\text{общ}}$	$C_{\text{лаб}}$	$C_{\text{общ}}$	$C_{\text{лаб}}$
Иваньковское	12880	1293	140.1	8.4	479.8	4.8	47.9	3.8	37.8
Угличское	14750	648	113.9	11.4	195.5	2.1	47.7	1.4	31.9
Рыбинское*	281527	20550	194.2	10.8	3269.4	1.2	16.9	1.1	16.0
Горьковское	108486	5884	1179.0	86.1	1524.6	2.5	45.9	1.5	27.4
Чебоксарское	43496	6593	1428.4	77.5	1041.7	5.7	37.5	2.6	17.0
Куйбышевское	436244	32185	1958.2	296.8	5313.6	1.7	22.6	1.3	17.4
Саратовское	92521	4720	3708.4	273.6	1871.7	6.0	118.2	2.3	45.5
Волгоградское	222771	23334	3408.9	173.9	3385.6	3.0	29.1	1.6	15.3

Примечание. ПП – продукция фитопланктона и макрофитов (приведено по: Волга и..., 1978; Романенко, 1985; Экологические проблемы..., 2001); * поступление с волжскими водами.

Продукция фитопланктона в сумме с продукцией высшей водной растительности также увеличивается с севера на юг (табл. 47). Доля автохтонного ОВ (первичной продукции) в составе присутствующего в водоеме лабильного ОВ колеблется от 14.5% (Волгоградское) до 40% (Саратовское). Общее поступление легкоокисляемого ОВ минимально для Ивановского и Угличского водохранилищ, максимально для Куйбышевского. Промежуточное положение в порядке возрастания занимают Чебоксарское, Горьковское, Саратовское, Рыбинское, Волгоградское. Процент этого поступления невелик на фоне общего запаса ОВ в водоемах каскада, но весьма ощутим в сравнении с содержанием его лабильной фракции, подверженной биологическому окислению (табл. 48).

Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона

В экосистеме любого типа часть общего энергетического потока проходит через ее живые компоненты. Отношение величин потока энергии в разных точках пищевой цепи, выраженное в процентах, называется энергетической эффективностью (Одум, 1986). Основным энергетическим источником для водной экосистемы служит энергия Солнца, которую ассимилируют растительные организмы. В исследованиях первичной продукции рассматривают показатель эффективности утилизации солнечной энергии, или коэффициент использования света $\%U$, который выражают в процентах от поступающей на поверхности водоема энергии (интегральной по спектру (I_0) или ФАР). Этот показатель называют экологической эффективностью (Винберг, 1960; Dubinsky, Berman, 1976), не отождествляя его с физиологической эффективностью, под которой понимается квантовый выход фотосинтеза (Кобленц-Мишке, 1979; Talling, 1982). Эффективность использования солнечной энергии пресноводным фитопланктоном колеблется от 0.01 до 4.0%, составляя в среднем 0.5% от I_0 (Винберг, 1960). В этом отношении фитопланктон почти не уступает наземной растительности, способной усваивать до 5% энергии света. Для разнотипных водоемов получены близкие значения $\%U$: в Нарочанских озерах 0.15–0.23% (Михеева и др., 1979), в водохранилищах Днепра 0.01–2.78% (Приймаченко, 1981), в оз. Байкал – до 0.6% (Вотинцев, Мещерякова, 1969), в рыбоводных прудах – 0.10–0.23% (Сокольский и др., 1981). В морских (Федоров, Бобров, 1977) и океанических (Кобленц-Мишке, 1977, 1979) водах разной продуктивности коэффициент использования света такой же, как и в пресных – 0.01–5.0%.

В волжских водохранилищах эффективность утилизации солнечной энергии изменяется в широких пределах. Данные сезонных наблюдений (табл. 49) показывают, что ее величины составили в Шекснинском водохранилище 0.04–0.18%, в Рыбинском 0.02–1.0%, в Горьковском 0.03–0.55% от I_0 при минимальных в мезотрофном Шекснинском водохранилище, максимальных – в Рыбинском при высоком обилии фитопланктона в 1981 г.

Сезонные изменения $\%U$ в общих чертах повторяют динамику первичной продукции, характеризуясь летним увеличением и осенним снижением, особенно отчетливым в Рыбинском водохранилище (рис. 21).

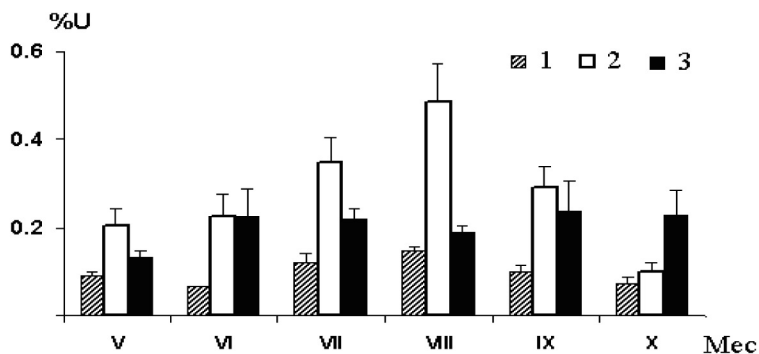


Рис. 21. Сезонные изменения эффективности утилизации солнечной энергии ($\%U$ интегральной по спектру радиации) в Шекснинском (1, данные 1976-1977 гг.), Рыбинском (2, данные 1981-1982 гг.) и Горьковском (3, данные 1988-1991 гг.) водохранилищах

Таблица 49

Эффективность утилизации солнечной энергии ($\%$ от I_0) при фотосинтезе волжского фитопланктона в разные годы

Водохранилище	Год	Пределы	Среднее
Шекснинское	1976	0.04–0.10	0.08±0.01
	1977	0.06–0.18	0.11±0.01
Рыбинское	1981	0.08–1.02	0.35±0.04
	1982	0.02–0.53	0.20±0.03
	1988	0.13–0.39	0.22±0.03
Горьковское	1990	0.09–0.55	0.26±0.06
	1991	0.03–0.25	0.17±0.03
	1992	0.06–0.32	0.20±0.03

В мезотрофном водоеме (Шекснинское водохранилище) $\%U$ ниже, чем в умеренно эвтрофном (Рыбинское), где этот показатель в свою очередь ниже, чем в эвтрофном (Иваньковское, 1971–1973 гг., Иваньковское водохранилище, 1978; Минеева, Сигарева, 1984). Обращает на себя внимание низкая (ниже, чем в Рыбинском) эффективность использования света фитопланктоном Горьковского водохранилища в течение всего вегетационного сезона, что можно считать одним из факторов, ограничивающих первичную продукцию этого водоема. В главе 6 будет рассмотрено соотношение первичной продукции и деструкции органического вещества $(\Sigma A/\Sigma R)$, которое в Горьковском водохранилище постоянно <1 .

В волжском каскаде летом эффективность утилизации изменяется в пределах 0.02 – 0.93% от I_0 , а средние для водохранилищ от 0.13% (Чебоксарское) до 0.54% (Волгоградское). Эти значения ниже полученных И. Л. Пыриной, по данным которой диапазон $\%U$ составил 0.01–2.12% (Пырина, 1967 в). В 1989 г. зафиксировано снижение $\%U$ в каскаде от Иваньковского к Рыбинскому водохранилищу, увеличение в Горьковском и (до максимума) в Волгоградском; в 1991 г. отчетливо выражен максимум в Чебоксарском водохранилище. Если сопоставить с энергией солнечной радиации чистую продукцию, то получается, что она аккумулирует 0.10–0.41% I_0 . Иными словами, в экосистеме волжских водохранилищ следующему трофическому уровню доступно от 54 до 85% (в среднем $73 \pm 2\%$) преобразованной в валовую первичную продукцию солнечной энергии (рис. 22).

Зависимость $\%U$ от температуры показывает, что наиболее сильно на изменения последней реагирует фитопланктон Рыбинского водохранилища, где эффективность использования световой энергии возрастает в среднем в 2.33 раза на каждые 10°C . В двух других водохранилищах этот прирост слабее: в самом северном мезотрофном Шекснинском он составляет 1.34, в Горьковском – 1.98 раз. Для простирающегося с севера на юг каскада эта реакция еще более резкая и $\%U$ увеличивается в 2.66 раза на 10°C .

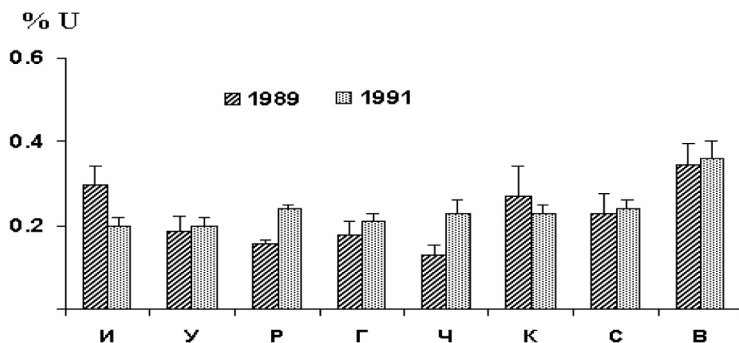


Рис. 22. Эффективность утилизации солнечной энергии (% интегральной по спектру радиации) фитопланктоном волжских водохранилищ в летний период 1989 и 1991 гг.: (И – Ивановское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское)

К факторам изменчивости показателя $\%U$ относятся поступление солнечной радиации, температура воды и содержание хлорофилла, достоверная связь с которыми прослеживается и в сезонном, и в географическом аспектах (табл. 50). Для всего каскада, а также Шекснинского и Горьковского водохранилищ зависимость $\%U$ от надводной облученности носит отрицательный характер. Со ссылкой на работу Г. Бауэра об этом же пишут В. Д. Федоров (1979), а также А. Д. Приймаченко (1981), получившая аналогичные результаты для фитопланктона днепровских водохранилищ. Это еще раз демонстрирует возможности световой адаптации водорослей (Reynolds, 1984; Falkowski, Raven, 1997), использующих низкую световую энергию с более высокой эффективностью. В Рыбинском водохранилище данная зависимость напоминает известную световую кривую фотосинтеза, которая выходит на плато в диапазоне 15–20 МДж/(м²·сут), а затем демонстрирует подобие светового ингибирования.

Связь эффективности утилизации с обилием фитопланктона наилучшим образом прослеживается в широком диапазоне концентраций хлорофилла: для сезонных изменений в Рыбинском водохранилище, где она носит линейный характер, а также по лет-

ним данным для каскада, где она аппроксимируется степенной функцией. Ранее И. Л. Пыриной (1966, 1967 в) для Ивановского, Рыбинского и Куйбышевского, а нами для Шекснинского и Рыбинского водохранилищ (Минеева, 1987) было показано, что эта связь, отражающая изменчивость $\%U$ в водах разной трофии, проявляется лишь при сходстве условий подводного светового режима.

Таблица 50

**Характеристика зависимости эффективности утилизации
солнечной энергии фитопланктоном водохранилищ (Y)
от некоторых факторов (X)**

Водохранилище, период	Параметры	Уравнение регрессии	r^2	F
Шекснинское V–X 1976–1977	Падающая радиация	$Y=0.101-1.47 \cdot 10^{-6} X^3$	0.61	20.4
	Температура	$Y=0.065+0.003 X$	0.34	7.9
	Прозрачность	$Y=0.208-0.098 X^{-1}$	0.48	15.0
	Хлорофилл	$Y=0.079+3.47 \cdot 10^{-5} X^3$	0.52	14.4
Рыбинское V–X 1981–1982	Падающая радиация	$Y=-0.017+0.040 X-0.001 X^2$	0.57	41.7
	Температура	$Y=0.100+0.001 X^2$	0.41	32.5
	Прозрачность	не рассчитывали	0.10	-
	Хлорофилл	$Y=0.055+0.014 X$	0.68	99.0
Горьковское V–X 1988–1992	Падающая радиация	$Y=0.156+4.030 X^{-2}$	0.49	27.6
	Температура	$Y=-0.179+0.083 X^{0.5}$	0.49	21.0
	Прозрачность	не рассчитывали	0.10	-
Каскад VIII 1989–1991	Падающая радиация	$Y=0.646-0.104 X^{0.5}$	0.41	25.7
	Температура	$Y=0.453-3.845 X^{-1}$	0.37	21.9
	Прозрачность	не рассчитывали	0.01	-
	Хлорофилл	$Y=0.063 X^{0.48}$	0.53	40.2

В широком же диапазоне прозрачности именно последняя (т. е. подводные световые условия) определяет эффективность использования лучистой энергии фитопланктоном. На примере ряда озер Ярославской и Вологодской областей было продемонстрировано, что $\%U$ выше в мезотрофных прозрачных Плещеевом и Сиверском, чем в эвтрофных малопрозрачных Покровском и Благо-

вещенском (Минеева, Сигарева, 1984). Из всех рассматриваемых случаев лишь в Шекснинском водохранилище, в белозерском плесе которого оптический режим крайне не стабилен, $\%U$ зависит от прозрачности воды, объясняющей около 48% его изменчивости. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах с прозрачностью связано около 10% изменчивости $\%U$, в каскаде – всего около 1%.

Связь $\%U$ с продуктивностью водоема, как и в днепровском каскаде (Приймаченко, 1981), хорошо прослеживается для Рыбинского водохранилища в многолетнем плане. Повышенные величины $\%U$ фиксируются в годы интенсивной вегетации фитопланктона, а в целом $\%U$ увеличиваются с ростом трофии водоема, отмеченной в начале 1980-х годов (Минеева, 2004). Это демонстрируют величины $\%U$, полученные в разные годы (табл. 51).

Таблица 51

Эффективность утилизации солнечной энергии ($\%U$) фитопланктоном Главного плеса Рыбинского водохранилища в разные годы
(приведено по: Кузнецов и др., 1977 а–в, 1979, 1982 а, б; Минеева, 1987)

Год	$\%U$	
	Пределы	Среднее
1972	0.09–0.48	0.25
1973	0.15–0.70	0.32
1974	0.08–0.25	0.15
1976	0.08–0.20	0.12
1977	0.04–0.17	0.11
1978	0.02–0.15	0.08
1981	0.08–1.02	0.39
1982	0.02–0.33	0.19

Многолетние изменения первичной продукции планктона

Для оценки состояния экосистемы водохранилищ интересно проследить многолетние изменения первичной продукции. Имеющиеся материалы позволяют сравнить современный уровень первичной продукции с результатами предыдущих авторов, работавших на водохранилищах на протяжении всего 50-летнего периода. Эти данные в сжатом виде представлены в таблице 52.

Разные исследователи определяли фотосинтез как кислородной, так и радиоуглеродной модификацией скляночного метода. Чтобы избежать разночтений, все данные мы приводим в единицах кислорода, используя для перехода множитель 0.30 мг С/мг O₂ при АК = 1.25 (Винберг, 1960; Федоров, 1979; Бульон, 1983).

Таблица 52

Первичная продукция планктона водохранилищ в разные годы

Водохрани- лище	Год	ΣA , г O ₂ / (м ² сут))	Источник сведений
1	2	3	4
Шекснинское	1964	0.01–1.06*	Марголина, 1967
	1976–1977	0.03–2.58	Данные автора
Иваньковское	1958–1959	0.31–8.52	Сорокин, 1961; Пырина, 1966
	1970–1973	0.72–6.68	Кудрявцев, 1974 а; Иваньковское во- дохранилище..., 1978
	1974–1976	0.59–3.91	Лаврентьева, 1977; Саппо, 1981
Угличское	1959, 1970	0.30–1.05	Сорокин, 1961; Кудрявцев, 1974 а
	1979	0.99–4.97	Экологические проблемы..., 2001
	1985	0.62–7.30	Тот же
Рыбинское	1955–1959	0.84–1.77	Сорокин, 1956; Пырина, 1966; Романенко, 1966
	1961–1965	0.30–0.57	Кузнецов, Карпова, 1966; Кузнецов и др., 1966, 1967
	1966–1970	0.63–1.44	Кузнецов и др., 1971 а, б; 1972 а, б; 1974 а
	1971–1975	0.78–2.16	Кузнецов и др., 1974 б, 1977 а–в, 1979
	1976–1980	0.54–1.05	Кузнецов и др., 1982 а, б, 1984, 1986
	1981–1982	0.10–5.83	Данные автора
Горьковское	1956–1959	0.03–5.10	Пырина, 1959; Сорокин и др., 1959; Сорокин, 1961
	1965–1972	0.30–8.85	Романенко, 1967 а; Тарасова, 1973, 1977; Кудрявцев, 1974 а, б
	1974–1979	0.30–4.56	Лаврентьева, 1977; Шмелев, Суббо- тина, 1983
Чебоксарское	1957– 1959**	1.26–3.66	Пырина, 1959; Сорокин, 1961
	1965– 1970**	0.84–11.3	Романенко, 1967 а; Тарасова, 1970; Кудрявцев, 1974 а, б; Ковалевская, Карабанович, 1975
	1981–1983	1.70–12.6	Тарасова, 1987

1	2	3	4
Куйбышев- ское	1957–1959	0.10–15.1	Сорокин, 1961; Салманов, Сорокин, 1962; Пырина, 1966
	1965–1970	0.10–12.0	Романенко, 1967 а; Иватин, 1968, 1970; Кудрявцев, 1974 а,б
	1971–1974	0.10–3.71	Иватин, 1974; Ковалевская, Карабанович, 1975; Лаврентьева, 1977
Саратовское	1957–1958*	0.11–0.99	Пырина, 1959, 1974
	1965–1970	0.06–10.1	Романенко, 1967 а; Кудрявцев, 1971, 1974 а, б
	1970–1975	0.10–10.4	Герасимова, 1973, 1981; Дзюбан, 1975, 1976; Ковалевская, Карабанович, 1975; Лаврентьева, 1977
Волгоград- ское	1965–1969	0.10–9.03	Романенко, 1967 а; Далечина, 1971, 1976; Кудрявцев, 1971, 1974 б; Герасимова, 1976
	1970–1975	0.10–8.23	Кудрявцев, 1974 а; Герасимова, 1976; Ковалевская, Карабанович, 1975; Далечина, Герасимова, 1980

* рассчитано нами по осредненному фотосинтезу и прозрачности воды;

** до зарегулирования участка.

В Шекснинском водохранилище, где наблюдения были начаты сразу же после его создания, по определениям радиоуглеродным методом в 1964 г. интенсивность фотосинтеза в Белом озере составляла 0.004–0.09, в речной части – 0.05–0.29 мг С/(л ·сут) (Марголина, 1967; Романенко, 1967 а), а в 1977 г. она стала заметно выше: соответственно 0.05–0.30 и 0.12–0.36 мг С/(л ·сут). Напомним, что фотосинтез, определяемый радиоуглеродным методом, ближе не к валовой, а к чистой продукции (Романенко, 1967 б).

Максимальный фотосинтез в Ивановском водохранилище был высоким на протяжении всех лет наблюдения. Он составлял 1–10 мг О₂/(л · сут), достигая в отдельные периоды 12–16 мг О₂/(л · сут) (Пырина, 1966; Ивановское водохранилище..., 1978; Саппо, 1981; Тарасенко, 1983). Наибольшие величины, как и в 1990-е годы, отмечались в Шошинском плесе и близ затопленного оз. Видогощь. Мелководные участки, часть из которых изолирована и сильно зарастает макрофитами, сравнительно мало отличались от глубоководной зоны. В среднем первичная продукция в

Иваньковском водохранилище, составившая $0.90\text{--}1.28 \text{ г C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ или $2.7\text{--}3.8 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, характерна для эвтрофного водоема и сходна с данными, приведенными нами выше.

Систематического изучения первичной продукции в Угличском водохранилище ранее не проводили, эпизодические величины, измеренные радиоуглеродным методом в периоды обычной сезонной депрессии фитопланктона (июнь 1959 и 1970 гг., октябрь 1970 г. (Сорокин, 1961; Кудрявцев, 1974 а)), были невысокими и значительно уступали полученным в дальнейшем.

Первые определения фотосинтеза в Рыбинском водохранилище, выполненные в 1946 г. П. П. Воронковым в Волжском плесе, показали довольно высокую его скорость: $0.80\text{--}5.80 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$. По данным начатым в 1955 г. (Сорокин, 1958) регулярных сезонных наблюдений (Рыбинское водохранилище..., 1972; Романенко, 1973, 1985) получен аналогичный диапазон величин – от десятых до $6\text{--}7 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ при наиболее часто встречаемых $1\text{--}2 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. На мелководьях речных плесов зарегистрированы величины до $11 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (Пырина, Башкатова, 1976; Минеева, 1993 б). Средняя за сутки вегетационного сезона первичная продукция различается по годам от 0.10 до $0.83 \text{ г C}/\text{м}^2$ или $0.33\text{--}2.74 \text{ г O}_2/\text{м}^2$, однако направленных ее изменений за период с 1955 по 1981 гг. выявлено не было (Романенко, 1985).

Первичная продукция Горьковского водохранилища в 1956, 1967, 1972, 1974–1979 гг. характеризовалась довольно высокими величинами. В первые годы после заполнения средний фотосинтез составил $5 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$, в дальнейшем произошло его снижение и стабилизация, а новый подъем был отмечен в 1972 г.: летний фотосинтез составлял $0.6\text{--}2.3 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$, достигая $5\text{--}8 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (Сорокин и др., 1959; Сорокин, 1961; Баранов, 1962, 1974; Романенко, 1967 а, б; Тарасова, 1973, 1977; Кудрявцев, 1974 а, б; Лаврентьева, 1977; Шмелев, Субботина, 1983). Закономерных различий первичной продукции отдельных участков водохранилища не выявлено, лишь отмечается ее повышение в Юрьевоцком расширении в районе впадения р. Немды (Тарасова, 1977; Шмелев, Субботина, 1983). Средняя для водоема величина была выше, чем в Рыбинском водохранилище, составляя за сутки безледного периода в разные годы $0.31\text{--}0.89 \text{ г C}/\text{м}^2$ ($1.02\text{--}2.94 \text{ г O}_2/\text{м}^2$). В 1988–1992 гг. были по-

лучены более высокие значения (Охапкин и др., 1997), сопоставимые с данными, относящимися к экстремально жаркому и маловодному 1972 г. (Тарасова, 1977).

Трасса будущего Чебоксарского водохранилища еще до его создания выделялась повышенной первичной продукцией (более $10 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$), которая сохранилась и в первый год его существования (1981 г.). Максимальный фотосинтез на этом участке достигал $11.4 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ в 1966 г. и $12.5 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ в 1981 г. (Тарасова, 1970, 1987). Наиболее высокие значения отмечались ниже впадении р. Оки, что особенно отчетливо проявилось после сооружения плотины. Средняя за вегетационный период первичная продукция составляла $2.2 \text{ г C}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ или $7.3 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$. За годы существования водохранилища процесс стабилизировался, и в периоды наших наблюдений фотосинтез даже в разгар лета был несколько ниже.

Исследования первичной продукции в Куйбышевском водохранилище были начаты после сооружения плотины, и уже первые данные, относящиеся к 1957–1958 гг., показали высокую его скорость – от десятых до $6 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (Баранов, 1962; Пырина, 1966; Романенко, 1967 а, б; Кудрявцев, 1974 а; Ковалевская, Карабанович, 1975), а при массовом развитии синезеленых водорослей до $9\text{--}13 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (Пырина, Рутковская, 1976; Экология фитопланктона..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994). Близкие величины получены и нами. Наибольшие значения отмечались в верхней (Волжский плес) и нижней (Черемшанский залив, Березовское расширение) частях, а в ряде случаев – в Ундорском и Волго-Камском плесах. Центральная часть характеризовалась более низким фотосинтезом, минимальный зарегистрирован перед самой плотинной (Кудрявцев, 1974 а; Ковалевская, Карабанович, 1975). Из-за большой площади, занимаемой малопродуктивными участками, средняя за сутки вегетационного сезона первичная продукция невысока и составила $0.34\text{--}0.83 \text{ г C}/\text{м}^2$ или $1.12\text{--}2.74 \text{ г O}_2/\text{м}^2$.

Фотосинтез на трассе Саратовского водохранилища и до его заполнения, и в дальнейшем представлен близкими величинами $0.4\text{--}3.7 \text{ мг O}_2/(\text{л} \cdot \text{сут})$ (Романенко, 1967 а, б; Кудрявцев, 1974 а; Ковалевская, Карабанович, 1975; Пырина, Рутковская, 1976; Лаврентьева, 1977). Наибольшие получены в маловодные жаркие 1972 и 1975 гг. (Герасимова, 1981). Существенных различий в продуктивности фи-

топланктона разных участков не выявлено, более низкими величинами выделяется Самарская лука, более высокими – левобережные (в основном заостровные) мелководья, а также заливы в устьях рек Самара и М. Иргиз (Дзюбан, 1975, 1976). В среднем для акватории суточная первичная продукция в Саратовском водохранилище составила 0.33–0.50 г С/м² или 1.09–1.65 г О₂/м². В период наших наблюдений были получены аналогичные значения.

До создания Волгоградского водохранилища средняя для отрезка от Саратова до Камышина первичная продукция составляла 1.01–1.65 г О₂/(м² ·сут) (Пырина, 1959, 1974). После создания плотины (1963–1964 гг.) отмечено ее увеличение до 1.26–4.12 г О₂/(м² ·сут) при максимуме 8 г О₂/(м² ·сут) (Далечина, Сиденко, 1969). Самые высокие за весь период исследований величины достигали 9–15 мг О₂/(л ·сут) (Климова, 1969; Пырина, Рутковская, 1976), а затем, как и по нашим данным, не превышали 3.7 мг О₂/(л ·сут) (Романенко, 1967 а, б; Кудрявцев, 1974 а; Ковалевская, Карабанович, 1975). Как и в Саратовском водохранилище, подъем первичной продукции отмечался в 1972 г. и (наиболее сильный) в 1975 г., когда средняя первичная продукция составляла 3–6 г О₂/(м² ·сут) (Далечина, Герасимова, 1980). Значительных пространственных различий первичной продукции в водоеме не прослеживается, лишь иногда она увеличивается на верхнем участке. Высокие величины получены на некоторых мелководьях, слабо заросших макрофитами. Средние для водохранилища показатели за сутки вегетационного периода колеблются в пределах 0.3–1.5 г С/м² или 0.4–4.9 г О₂/м².

С 1990-х гг. определения первичной продукции планктона водохранилищ носили эпизодический характер. Тем не менее они могут служить дополнением к многолетнему ряду. Как и в предыдущие годы, фотосинтез в водохранилищах изменялся в широком диапазоне (табл. 53), его средние значения в большинстве случаев характерны для эвтрофных вод.

Интегральная первичная продукция, относящаяся к 1989–1995 гг., во всех водохранилищах укладывается в полученные ранее пределы. Максимальная $\sum A$ в Рыбинском водохранилище близка к таковой в начале 1980-х гг., но выше, чем в более ранние годы. Отсутствие направленных изменений первичной продукции планктона в волжском каскаде отмечает и И. Л. Пыри-

**Первичная продукция планктона водохранилищ Волги
в период с 1989 по 2007 гг.**

Водохранилище	Год, месяц	n	A_{max} , мг O ₂ /(л сут)		ΣA , г O ₂ /(м ² сут)	
			Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
Шекснинское	1994–1995, V, VIII	64	0.18–4.63	1.49±0.14	0.03–2.96	1.13±0.10
	2007, VIII	22	0.44–1.81	0.91±0.08	0.31–2.72	1.04±0.12
Иваньковское	1989, 1991, 1995, VIII	47	0.26–9.64	2.91±0.34	0.29–7.50	2.37±0.21
	2005, VIII	14	1.05–5.46	2.83±0.42	1.20–4.49	2.26±0.25
Угличское	1989, 1991, 1995, VIII	35	0.54–6.38	2.22±0.25	0.85–6.67	2.44±0.25
	2005, VIII	12	0.32–2.09	1.21±0.16	0.55–2.42	1.28±0.15
Рыбинское	1989–1995, VI–VIII	153	0.25–5.93	2.67±0.14	0.28–6.98	2.81±0.09
	2006, V, VIII, X	43	0.12–3.77	1.49±0.17	0.10–4.67	1.94±0.21
Горьковское	1989–1992, V, VI, VIII, X	99	0.66–8.15	2.39±0.17	0.66–8.08	2.16±0.15
	2001, VIII	30	0.81–4.93	2.32±0.19	0.29–1.84	0.93±0.07
Чебоксарское	1989–1991, V, VI, VIII, X	34	0.35–7.15	2.53±0.31	0.36–6.14	2.44±0.28
	2001, VIII	16	0.46–5.02	1.99±0.37	0.22–1.22	0.59±0.09
Куйбышевское	1989–1991, V, VI, VIII, X	56	0.51–7.60	2.31±0.20	0.51–9.93	2.77±0.25
Саратовское	1989–1991, VIII	21	0.64–3.40	2.10±0.17	1.02–5.27	3.24±0.26
Волгоградское	То же	47	0.43–5.30	2.31±0.16	1.15–7.02	3.23±0.19

на (1993 г.). Стабильные на протяжении длительного периода величины свидетельствуют о стабильном функционировании экосистем волжских водохранилищ. Этому способствуют перестройки альгоценозов, затрагивающие их видовую и размерную структуру (Охупкин, 1994; Охупкин и др., 1997; Экология фитопланктона, 1999), а также физиологический отклик фитопланктона, выражающийся в изменениях содержания хлорофилла в единице биомассы, удельной фотосинтетической активности хлорофилла, эффективности утилизации лучистой энергии и биогенных элементов. При этом обращают на себя внимание более низкие показате-

ли первичной продукции, полученные в 2001–2006 гг. на водохранилищах Верхней Волги, а также в Горьковском и Чебоксарском (табл. 53). По-видимому, в этом находит отражение тенденция к снижению продуктивности многих водоемов, обнаруживаемая в последние годы не только на волжских водохранилищах (Минеева, 2007), но и, в частности, на Нарочанских озерах (Остапеня, 2007). Такое явление, отражающее цикличность развития экосистем в условиях повышенной гидродинамической активности, связывают с действием целого комплекса гидроклиматических и геофизических факторов (Пырина, 2000).

Глава 5. **Деструкция органического вещества в воде водохранилищ**

С процессами продуцирования органического вещества (ОВ) в водных экосистемах неразрывно связаны процессы биологического окисления или деструкции ОВ (R от английского respiration, дыхание). Деструкция – одно из ключевых звеньев круговорота органических соединений в воде и донных отложениях, осуществляющих трансформацию вещества и энергии. Интенсивный распад ОВ ведет к ускорению процессов самоочищения.

Деструкция отражает потребление накопленной в процессе фотосинтеза энергии населением водоема и служит, в частности, мерой использования первичной продукции (Винберг, 1960). В планктонных сообществах пресноводных и морских экосистем в суммарной деструкции основная роль принадлежит бактериям. За счет бактериального дыхания в водной толще окисляется от 60 до 85 % всего распадающегося ОВ (Сорокин, 1973; Драбкова, 1976; Студеникина, 2006; Попельницкая, 2007). Однако водоросли планктона, обладающие гетеротрофной и миксотрофной активностью (Ильяш, 1998, 2002; Горбунов, 2005; Tuchman et al., 2006), также вносят заметный вклад в окислительные процессы.

В толще воды минерализуется легкоусвояемое ОВ. При этом в деструкционные процессы, наряду с растворенным, включается и взвешенное ОВ, доля которого в общей деструкции высока (Остапеня, 1989). Протекание деструкционных процессов, как и продукционных, зависит не только от развития организмов-деструкторов, но и от климатических условий, строения котловины водоема, характера подстилающих пород, химизма воды, гидрологических характеристик, степени освоенности водосбора.

В воде волжских водохранилищ отмечен широкий диапазон величин аэробной деструкции – от минимальных 0.01–0.1 мг O_2 /(л·сут) до максимальных 5–6 мг O_2 /(л·сут). Судя по частоте встречаемости R , в мезотрофном (Шекснинское) и умеренно эвтрофном (Рыбинское) водохранилищах преобладают величины <0.5 мг O_2 /(л·сут), в эвтрофном (Горьковское водохранилище) диапазон наиболее часто встречаемых значений R возрастает. Для все-

го волжского каскада диапазон модальных значений R составляет 0.3–0.6 мг O_2 /(л·сут) (рис. 23). Верхний предел R ограничен 1 мг O_2 /(л·сут) в мезОтрофном водоеме, 3 мг O_2 /(л·сут) в умеренно эвтрофном и 6 мг O_2 /(л·сут) в эвтрофном.

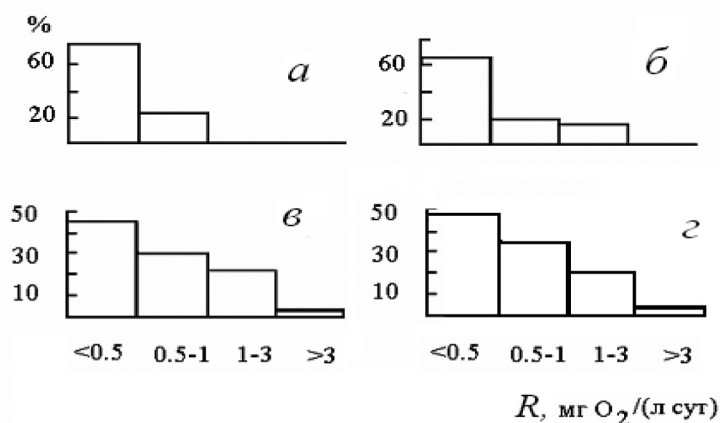


Рис. 23. Частота встречаемости (% общего числа наблюдений n) интенсивности деструкции: *а* – Шекснинское водохранилище (май – октябрь 1976–1977 гг., $n=110$), *б* – Рыбинское водохранилище (май – октябрь 1981–1982 гг., $n=145$), *в* – Горьковское водохранилище (май – октябрь 1988–1992 гг., $n=395$), *г* – весь каскад (1989–1992 гг., $n = 227$)

Сезонная динамика деструкции ОВ

Для сезонного хода деструкции наиболее характерны ее пониженные величины весной, максимальные летом и минимальные осенью (рис. 24, 25). Такая динамика связана с термикой водоема, с одной стороны, и интенсивностью продукционных процессов – с другой. В Шекснинском водохранилище максимум деструкции в 1976 г. отмечен в июле, а в 1977 г. – в мае и сентябре. Довольно высокая деструкция в Рыбинском водохранилище наблюдалась в мае теплого 1981 г., а летний максимум этого года был значительно выше, чем в прохладном 1982 г.

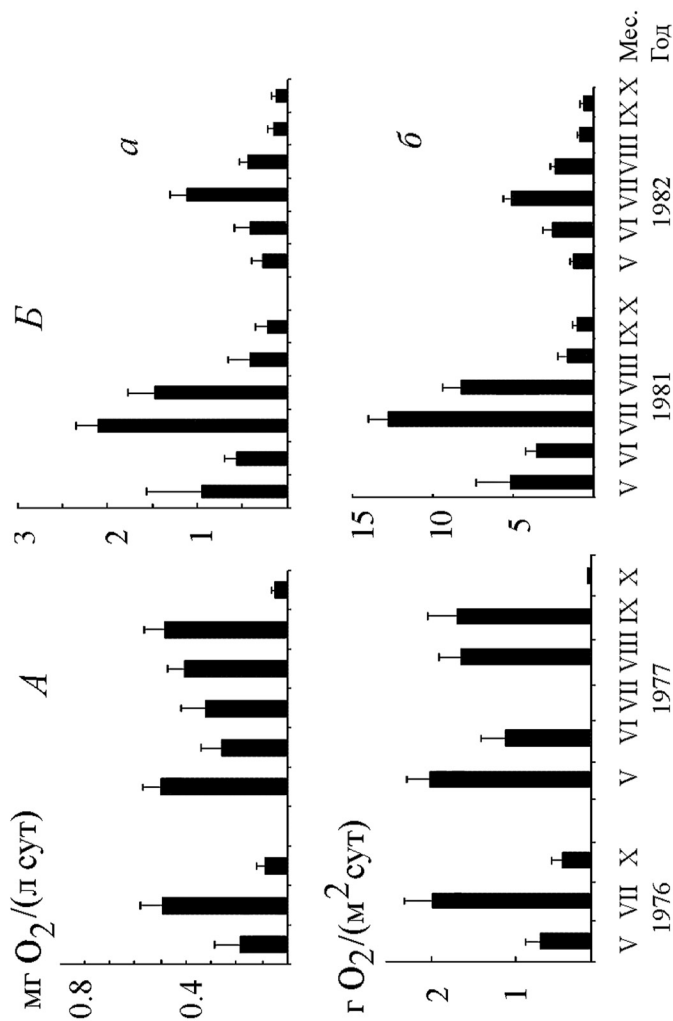


Рис. 24. Сезонная динамика деструкции ОВ в Шекнинском (А) и Рыбинском (Б) водохранилищах.
Здесь и на рис. 25: а – R, б – ΣR

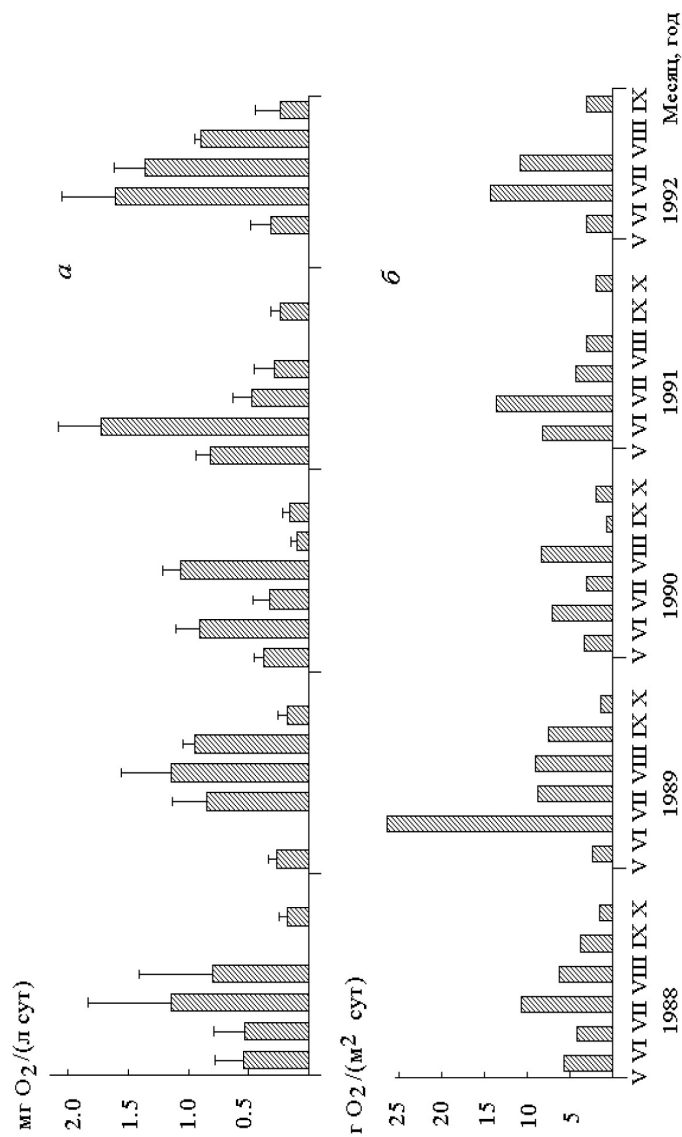


Рис. 25. Сезонная динамика деструкции O_2 в Горьковском водохранилище:

Из пяти лет наблюдений на Горьковском водохранилище летний пик деструкции зафиксирован в 1988 и 1992 гг. для всего водохранилища, в 1989 г. – в озерной части, а в 1990 и 1991 гг. он не прослеживался. В этом же году не был отмечен и подъем фотосинтеза. По-видимому, скорость окисления, как и скорость новообразования ОВ, в эти годы была ограничена высокой водностью (Литвинов, персональное сообщение), а температурные условия, которые для этих лет различались незначительно, играли второстепенную роль. В большинстве предыдущих работ для Горьковского водохранилища приводятся более низкие значения деструкции (Марголина, 1967, 1971; Романенко, 1967 б; Баранов, 1974; Кудрявцев, 1974 а, б; Лаврентьева, 1977; Шмелев, Субботина, 1983). Невысокие темпы минерализации ОВ объясняются негативным антропогенным воздействием, в частности высоким содержанием в воде труднодоступной органики (Марголина, (1989). Лишь по наблюдениям экстремально жаркого и маловодного 1972 г. (Тарасова, 1977) величины деструкции аналогичные полученным нами.

Средняя за вегетационный сезон величина R стабильна в северном Шекснинском водохранилище. В Рыбинском и Горьковском этот показатель изменяется более чем в два раза в зависимости от температурных условий и скорости новообразования ОВ. Судя по коэффициентам вариации средних (табл. 54), степень изменчивости R гораздо выше, чем изменчивость A_{max} (см. гл. 4).

Корреляционный анализ показывает, что сезонные изменения деструкции в наибольшей степени зависят от интенсивности фотосинтеза, а также температурных условий, которые, в свою очередь, определяются поступлением солнечной энергии (табл. 55). Связь деструкции с продукционными процессами наблюдается довольно часто (Винберг, 1960) и еще раз свидетельствует, что новообразованное легкоокисляемое автохтонное ОВ сразу включается в биотический круговорот. Подтверждением этому служит также тесная связь содержания хлорофилла в волжских водохранилищах с численностью и биомассой бактерий – основным гетеротрофным компонентом планктона (Копылов, Косолапов, 2009). Зависимость от темпе-

ратуры естественным образом вытекает из самого механизма ферментативных дыхательных процессов.

Таблица 54

**Средняя за вегетационный сезон
интенсивность деструкции (мг O_2 /(л сут)) в зависимости
от температуры воды и развития фитопланктона**

Водохрани- лище	Год	<i>n</i>	Деструк- ция	C_p , %	T , °C	Хлоро- филл, мкг/л	Биомасса фито- планктона, мг/л*
Шекснин- ское	1976	42	0.30±0.04	102	10.0±1.2	6.6±0.4	-
	1977	77	0.34±0.03	76	14.2±0.7	6.9±0.6	-
Рыбинское	1981	114	0.76±0.07	96	15.4±0.5	20.3±2.0	-
	1982	102	0.33±0.03	115	13.8±0.5	12.7±0.8	-
Горьковское	1988	62	1.02±0.11	86	16.8±0.7	-	6.0±0.9
	1989	89	0.75±0.08	98	14.1±0.6	-	7.2±0.9
	1990	72	0.52±0.05	77	13.0±0.7	-	7.0±0.9
	1991	72	0.83±0.08	77	16.0±0.5	-	6.7±0.8
	1992	66	1.10±0.17	122	15.5±0.5	-	7.4±1.0

* приведено по: Охапкин и др., 1997.

Таблица 55

**Характеристика связи деструкции ОВ с некоторыми факторами
в течение вегетационного сезона (коэффициенты корреляции)**

Показатель	Шекснинское водохранилище		Рыбинское водохранилище		Горьковское водохранилище	
	<i>R</i>	ΣR	<i>R</i>	ΣR	<i>R</i>	ΣR
<i>R</i>		0.99*		0.99		0.99
A_{max}	0.67	0.40	0.54	0.57	0.70	0.64
ΣA		0.33		0.63		0.62
Хлорофилл а	0.28	0.08	0.35	0.50	-	-
Глубина	0.15	0.07	0.16	0.16	-0.04	-0.04
Температура	0.66	0.47	0.70	0.61	0.50	0.50
Солнечная радиация	0.40	0.47	0.64	0.43	0.64	0.39
Общий фосфор	-0.54	-0.11	0.20	0.05	-	-
Общий азот	0.21	0.15	-0.22	-0.04	-	-

* достоверны при $P < 0.05$.

Математическое выражение связи R с A_{max} (рис. 26) позволяет оценить траты фотосинтетической продукции на обменные процессы планктона. Из приведенных ниже уравнений следует, что в среднем за сезон от 22 до 42 % суточной продукции фотосинтеза в единице объема воды подвергается биологическому окислению.

Шекснинское водохранилище	$R=0.10+0.28A_{max}, r=0.45, F=24.6$
Рыбинское водохранилище	$R=0.16+0.22A_{max}, r=0.73, F=152$
Горьковское водохранилище	$R=0.12+0.42A_{max}, r=0.87, F=10^3$

Если принять, что свободный член в уравнениях отражает аллохтонную составляющую, то она несколько выше в озеровидном Рыбинском водохранилище с его сложной гидрологической структурой, замедленным водообменом и большим объемом бокового притока.

Интегральная деструкция ΣR в течение вегетационного сезона меняется аналогично R (рис. 24, 25). Ее минимальные величины, составляющие $0.10-0.36 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, близки во всех водохранилищах, а максимальные возрастают от $2.7 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в Шекснинском до $35 \text{ г O}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в Горьковском.

Если во всех без исключения случаях скорость окисления ОВ в единице объема воды ниже скорости его новообразования ($R < A$), то интегральная деструкция чаще превышает интегральную первичную продукцию ($\Sigma R > \Sigma A$). Более подробно этот вопрос рассматривается в главе 6.

Корреляционный анализ показывает, что масштабы деструкционных процессов (ΣR) в сезонном аспекте, как и деструкция в единице объема воды, определяются в первую очередь интенсивностью метаболизма планктона (скоростью фотосинтеза и скоростью деструкции) и температурными условиями. В Рыбинском водохранилище ΣR связана с обилием фитопланктона, который служит основным поставщиком автохтонного ОВ в экосистеме водоема (см. табл. 55).

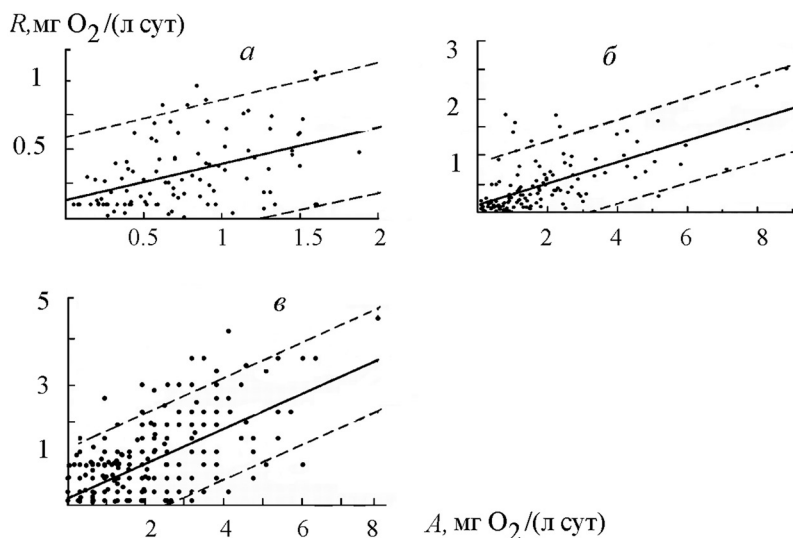


Рис. 26. Зависимость скорости деструкции от фотосинтеза планктона в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах (*a* – *v* соответственно) по данным сезонных наблюдений. Здесь и на рис. 27 и 29 пунктир – 95 % доверительный интервал

Пространственное распределение деструкции ОВ

Для характеристики распределения скорости распада ОВ по акватории водохранилищ использованы данные, полученные в разгар лета при максимальном прогреве воды и интенсивно идущих процессах метаболизма планктона. Для этого периода характерны устойчивый температурный режим, умеренная или незначительная вариабельность показателей водных масс (прозрачность, цветность, электропроводность (см. табл. 33). Среди четырех водохранилищ различных регионов Волги летом самая высокая скорость деструкции наблюдалась в Рыбинском и Горьковском, самая высокая интегральная деструкция – только в Горьковском. Горизонтальное распределение R характеризуется умеренной степенью изменчивости, коэффициенты вариации средних величин

составляют 56–78 %. Вариабельность ΣR в Ивановском и Волгоградском водохранилищах выше (табл. 56).

Таблица 56

**Характеристика пространственной изменчивости деструкции ОВ
в водохранилищах различных природных зон**

(над чертой – пределы, под чертой – среднее со стандартной ошибкой)

Водохранилище	Год, месяц	<i>n</i>	<i>R</i> , мг O ₂ / (л·сут)	<i>C_p</i> , %	ΣR , г O ₂ / (м ² ·сут)	<i>C_p</i> , %
Иваньковское	1995, VIII	26	<u>0.03–1.66</u> 0.62±0.10	78	<u>0.15–7.84</u> 2.35±0.42	91
Рыбинское	1989, VIII	75	<u>0.26–4.52</u> 1.05±0.08	63	<u>0.51–12.7</u> 3.71±0.27	64
Горьковское	1992, VIII	27	<u>0.32–2.85</u> 1.08±0.12	59	<u>1.76–15.7</u> 5.92±0.68	59
Волгоградское	1990, VIII	35	<u>0.34–0.12</u> 0.61±0.06	56	<u>0.56–15.5</u> 4.21±0.57	80

Самая высокая скорость деструкции в Ивановском водохранилище отмечена на участках с высоким фотосинтезом (в Шошинском плесе, в районе затопленного оз. Видогощ, ниже впадения р. Созь), а самая низкая – в Волжском плесе. В Рыбинском водохранилище более высокие значения получены на всех мелководных участках и в Шекснинском плесе. Деструкция органического вещества в прибрежье Рыбинского водохранилища, как и фотосинтез, идет интенсивнее, чем в пелагиали (табл. 57, рис. 16). Ее скорость в единице объема воды ниже по сравнению с фотосинтезом: в 1993 гг. отношение A/R на русловой станции колеблется в пределах 6–10, в прибрежье 1.1–6.5; летом 1989 г. в среднем для плесов оно соответственно составило 5.5–10 и 3.3–4.0. Отсюда следует, что прибрежная зона характеризуется повышенной по отношению к фотосинтезу интенсивностью окислительных процессов или гетеротрофным потенциалом (Былинкина, Генкал, 1974), что, в свою очередь, отражает самоочистительную способность водоема.

**Деструкция ОВ (мг О₂/(л сут)) в мелководной
и глубоководной зоне Рыбинского водохранилища**

Плес	Период наблюдения	Деструкция, мг О ₂ /(л сут)	
		Мелководье	Глубоководная часть
Волжский	1992, 1993, V–IX	0.93±0.22*	0.73±0.10
		0.80±0.12	
	1989, VII	1.23±0.15	0.91±0.10
Главный	Тот же	0.95±0.11	0.68±0.06
Моложский	Тот же	1.06±0.20	0.65±0.10
Шекснинский	Тот же	2.18±0.38	1.33±0.12

* над чертой – защищенное мелководье, под чертой – открытое.

Интенсивное окисление органического вещества на фоне повышенного обилия и фотосинтезирующей деятельности фитопланктона, вероятно, связано с усилением гетеротрофной активности не только бактерий, но и планктонных водорослей.

В речной части Горьковского водохранилища предельные величины деструкции различаются в меньшей степени, чем в трех других водохранилищах. Ее распределение зависит как от гидродинамических особенностей, так и от антропогенного воздействия. Более высокие показатели чаще отмечаются на правобережных станциях разрезов и, кроме этого, в средней части водоема. В Волгоградском водохранилище более высокой деструкцией характеризовался нижний участок, а также мелководные станции и акватории, примыкающие к устьям рек.

Распределение деструкции по акватории соответствует пространственному распределению фитопланктона (хлорофилла) и первичной продукции. Повышенная интегральная деструкция характерна для этих же участков, а также для глубоководных станций. Это подтверждается результатами корреляционного анализа (табл. 58). Лишь для Горьковского водохранилища глубина станции не влияет на ΣR .

**Коэффициенты корреляции между деструкцией
и параметрами среды в летний период.**

Показатель	Иваньковское водохрани- лище		Рыбинское во- дохранилище		Горьковское водохрани- лище		Волгоград- ское водохра- нилище	
	<i>R</i>	ΣR	<i>R</i>	ΣR	<i>R</i>	ΣR	<i>R</i>	ΣR
<i>R</i>	1.00	0.94	1.00	0.52	1.00	0.98	1.00	0.60
A_{max}	0.75	0.56	0.76	0.35	0.83	0.83	0.51	0.10
ΣA	0.66	0.58	0.20	0.38	0.74	0.73	0.33	0.27
Хлорофилл а	0.71	0.48	0.76	0.35	0.66	0.66	0.40	0.16
Солнечная радиация	0.00	-0.00	-0.17	0.18	0.00	-0.00	0.04	-0.12
Глубина станции	0.39	0.54	-0.31	0.37	0.18	0.18	0.03	0.60
Температура воды	0.22	0.25	0.12	-0.04	0.36	0.36	0.64	0.27
Прозрачность	-0.54	-0.34	-0.60	-0.19	-0.45	-0.45	-0.41	0.13
Цветность	0.21	0.15	-0.18	-0.05	-0.16	-0.15	0.14	-0.26
O ₂ , % насыщения	0.65	0.64	0.57	0.41	0.36	0.36	0.33	0.55
pH	0.60	0.59	0.47	0.02	0.28	0.28	-	-
Общий азот	0.58	0.37	0.50	0.36	0.42	0.42	0.02	0.13
Общий фосфор	0.57	0.46	0.58	0.37	0.47	0.47	0.29	0.17

Регрессионный анализ зависимости скорости деструкции от интенсивности фотосинтеза (рис. 27) показывает, что в разгар лета 22–27 % свежесинтезированного органического вещества в трех северных водохранилищах и около 18 % в замыкающем каскад Волгоградском тратится на дыхание планктона:

Иваньковское

$$R=0.18+0.25 A_{max}, r=0.84, F=56$$

Рыбинское

$$R=0.30+0.22 A_{max}, r=0.87, F=231$$

Горьковское

$$R=0.13+0.27 A_{max}, r=0.93, F=154$$

Волгоградское

$$R=0.17+0.18 A_{max}, r=0.73, F=37$$

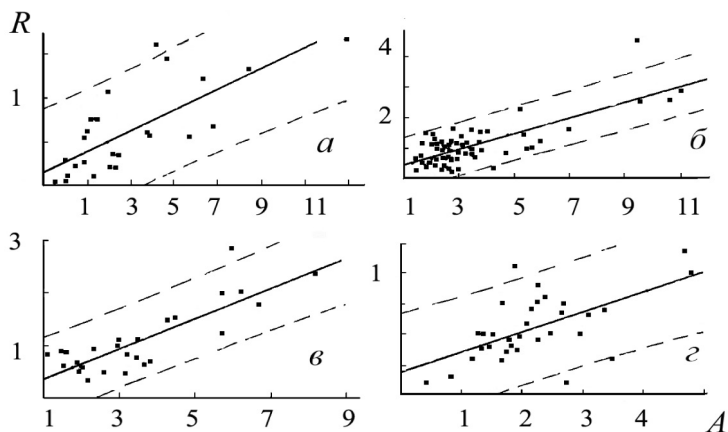


Рис. 27. Зависимость скорости деструкции (R) от фотосинтеза (A) планктона в летний период в водохранилищах различных природных зон: *а* – Иваньковское, *б* – Рыбинское, *в* – Горьковское, *г* – Волгоградское (A и R в мг O_2 /(л сут)).

Аллохтонная составляющая ОВ (величина свободного члена) и в этом случае максимальна в Рыбинском водохранилище.

Интересно отметить, что наиболее тесная связь деструкционных процессов с продукционными выявлена на глубоководных акваториях, где развитие бактериального звена объясняет более 60 % изменчивости хлорофилла – универсального маркера автотрофного звена. На мелководьях это влияние снижается ($r^2=0.21-0.33$) (Копылов, Косолапов, 2009), что свидетельствует о различной роли автотонного ОВ в бактериальной продукции, в частности о повышении роли аллохтонной органики в литоральной зоне водохранилищ.

Существенное влияние на скорость окислительных процессов в каждом водоеме оказывает кислородный режим и обеспеченность биогенами. В период максимального прогрева температура мало влияет не только на фотосинтез (см. табл. 34), но и на деструкцию. В целом совокупность рассмотренных факторов (табл. 58) объясняет высокую долю вариации деструкции в исследованных водохранилищах:

	r^2 для деструкции
Иваньковское	0.92
Рыбинское	0.58
Горьковское	0.95
Волгоградское	0.62

Более низкие r^2 в Волгоградском и Рыбинском водохранилищах предполагают влияние неучтенных факторов, основным из которых может быть поступление аллохтонного ОВ.

Общее количество ОВ, подверженного биологическому окислению в толще воды разных участков водохранилищ, в Иваньковском, Рыбинском, а особенно существенно в Горьковском, определяются скоростью деструкции, содержанием хлорофилла (развитием фитопланктона) и скоростью фотосинтеза. Это еще раз подтверждает интенсивное использование автотонного ОВ планктоном. Интегральная деструкция в Волгоградском и Иваньковском водохранилищах зависит еще и от глубины станций (табл. 58).

Деструкция ОВ в каскаде водохранилищ

В каскаде водохранилищ интенсивность деструкционных процессов в 2–7.5 раз ниже, чем фотосинтез; средние величины R редко (в основном в водохранилищах Верхней Волги) превышают 1 мг $O_2/(л \cdot сут)$ (табл. 59). Такое увеличение наблюдается на станциях, расположенных вблизи населенных пунктов, в устьевых участках рек и верхних бьефах гидроузлов (рис. 28). Невысокую деструкцию (или БПК) в волжской воде отмечали и предыдущие исследователи, акцентируя внимание на ее возрастание вблизи городов и населенных пунктов (Волга и..., 1978; Марголина, 1989).

В водохранилищах Волги прослеживается зависимость деструкции от характеристик химического и газового состава воды: электропроводности или общей минерализации, pH, цветности, содержания растворенного кислорода. Вместе с температурой воды и взвешенным веществом, частицы которого служат

субстратом для бактерий, кислород интенсифицирует окислительные процессы. Наиболее тесно деструкционные процессы в каскаде связаны с продукционными (табл. 60). Регрессионный анализ зависимости скорости деструкции от интенсивности фотосинтеза (рис. 29) показывает, что траты первичной продукции на дыхание планктона в масштабах всего каскада в разные годы меняются в 1.8 раз, оставаясь наиболее стабильными в водохранилищах Нижней Волги (табл. 61).

Таблица 59

Деструкция ОВ в водохранилищах каскада

Водохранилище	Год, месяц	R , мг O_2 /(л ·сут)		ΣR , г O_2 /(м ² ·сут)	
		Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
Иваньковское	1989, VIII	0.28–6.06	2.10±0.93	1.37–10.3	4.69±1.34
	1991, VIII	0.43–2.83	1.25±0.37	1.46–9.62	3.74±1.23
Угличское	1989, VIII	0.16–0.47	0.24±0.06	0.80–2.35	1.22±0.29
	1991, VIII	0.19–0.58	0.45±0.16	0.95–5.95	3.00±0.81
Рыбинское	1989, VII	0.28–2.27	0.86±0.07	0.51–12.7	3.71±0.27
	1992, VIII	0.10–0.79	0.29±0.07	0.60–4.74	1.75±0.41
Горьковское	1989, VIII	0.72–2.49	1.43±0.27	3.96–13.70	7.88±1.47
	1990, VIII	0.20–1.02	0.64±0.10	1.10–5.61	3.52±0.57
	1991, VIII	0.41–1.36	0.68±0.11	2.26–7.48	3.71±0.63
Чебоксарское	1989, VIII	0.45–2.67	1.36±0.32	2.74–16.29	8.27±1.98
	1990, VIII	0.29–0.72	0.42±0.06	1.76–4.39	2.53±0.36
	1991, VIII	0.07–0.68	0.41±0.09	0.43–4.15	2.52±0.55
Куйбышевское	1989, VIII	0.40–2.11	0.89±0.12	3.72–19.6	8.32±1.08
	1990, VIII	0.10–2.88	1.12±0.26	1.62–16.3	10.7±2.33
	1991, VIII	0.07–0.45	0.21±0.03	0.84–4.18	1.71±0.21
Саратовское	1989, VIII	0.33–0.56	0.46±0.04	2.31–3.92	3.21±0.28
	1990, VIII	0.20–2.00	0.64±0.23	1.40–14.00	4.38±1.64
	1991, VIII	0.08–1.26	0.50±0.15	0.56–4.27	2.58±0.55
Волгоградское	1989, VIII	0.35–1.18	0.72±0.12	2.45–11.8	7.01±1.31
	1990, VIII	0.10–1.55	0.61±0.06	0.56–15.5	4.21±0.57
	1991, VIII	0.13–0.54	0.34±0.07	1.30–5.40	3.40±0.72

Примечание. 1989 г. – расчетные величины.

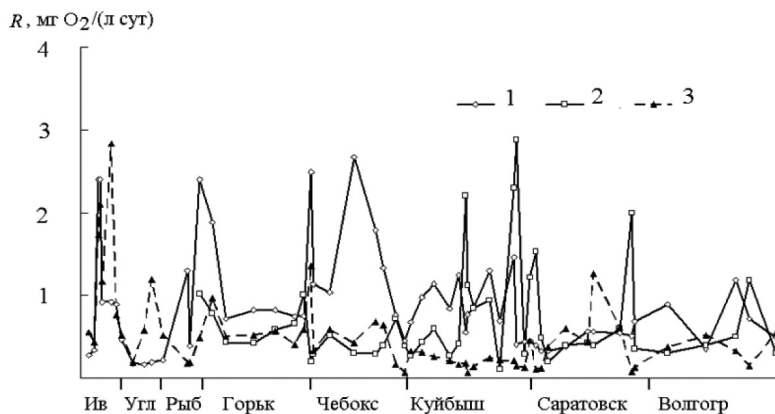


Рис. 28. Распределение деструкции ОВ в каскаде волжских водохранилищ в августе 1989–1991 гг. (1–3, соответственно)

Таблица 60

Коэффициенты корреляции деструкции ОВ с некоторыми биотическими и абиотическими факторами в каскаде волжских водохранилищ (лето 1991 г.)

Показатель	<i>R</i>	ΣR	Показатель	<i>R</i>	ΣR
ΣA	0.54	0.56	Цветность	0.52	0.36
A_{max}	0.68	0.60	Электропроводность	-0.39	-0.35
<i>R</i>	1.00	0.83	O ₂ , %	0.72	0.65
Хлорофилл а	0.46	0.35	pH	0.65	0.55
Глубина станции	-0.25	0.19	Общий азот	0.45	0.47
Солнечная радиация	0.39	-0.08	Общий фосфор	0.47	0.31
Температура воды	0.41	0.42	Взвесь	0.40	0.14
Прозрачность	-0.35	0.02			

Осредненная для всего каскада интенсивность деструкции ОВ в разгар лета характеризуется высокой степенью изменчивости (табл. 62). При отсутствии достоверных межгодовых различий среднего для каскада содержания хлорофилла самые низкие показатели деструкции, как и первичной продукции, отмечены в экстремально многоводном 1991 г. (Литвинов, Минеева, 1997). Средняя же температура воды при этом была наиболее низкой в 1989 г.

Все водохранилища Волги характеризуются довольно высокой интегральной деструкцией превосходящей первичную продукцию. Из факторов среды интегральная деструкция связана с интенсивностью окислительных процессов, а также (как и во всех предыдущих случаях: см. табл. 55 и 58) с характеристиками продукционного процесса. Газовый режим и pH воды, с которыми также коррелирует деструкция, формируются под влиянием процессов синтеза и окисления ОВ.

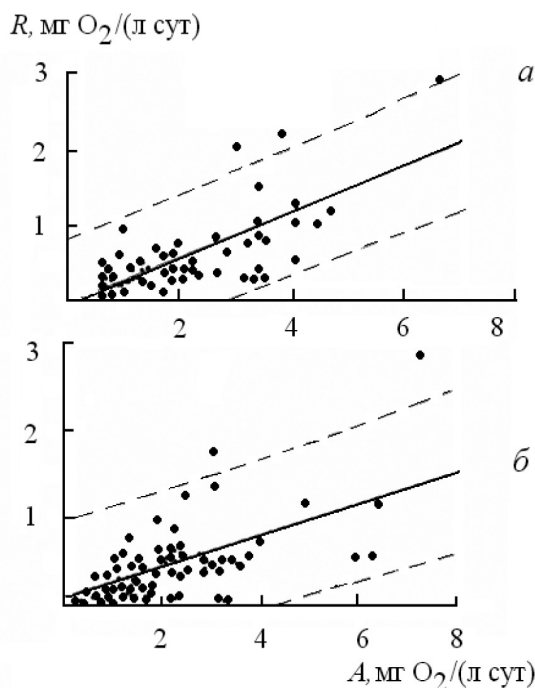


Рис. 29. Зависимость скорости деструкции от фотосинтеза планктона в водохранилищах каскада (а – 1990 г., б – 1991 г.)

Мы не раз подчеркивали, что водохранилища относятся к водоемам со сложным гидрологическим режимом и включают участки (плесы), которые различаются не только морфометрией и водным режимом, но и интенсивностью биологических процес-

сов. Вклад отдельных участков водохранилищ в общий фонд окисляемого органического вещества отражают данные таблицы 63.

Таблица 61

Характеристика зависимости скорости деструкции (R) от скорости фотосинтеза (A_{max}) в волжском каскаде

Участок	VIII 1990	VIII 1991
Весь каскад	$R=0.09+0.28 A_{max}, r=0.81, F=70$	$R=0.10+0.16 A_{max}, r=0.77, F=83$
Верхняя Волга	-	$R=-0.08+0.29 A_{max}, r=0.84, F=48$
Средняя Волга	$R=0.08+0.30 A_{max}, r=0.78, F=36$	$R=0.14+0.12 A_{max}, r=0.40, F=5.0$
Нижняя Волга	$R=0.18+0.15 A_{max}, r=0.71, F=22$	$R=0.08+0.13 A_{max}, r=0.66, F=7.9$

Таблица 62

Изменчивости деструкции ОБ в масштабах каскада в летний период разных лет

Год, месяц	Температура воды, °С	Хлорофилл, мкг/л	R , мг O_2 /(л сут)		C_v , %	ΣR , г O_2 /(м ² сут)		
			Пределы	Среднее		Пределы	Среднее	C_v , %
1989, VIII	18.5±0.2	18.1±1.9	0.16–6.06	1.02±0.13	101	0.80–19.6	6.12±0.51	68
1990, VIII	20.4±0.2	16.8±3.9	0.10–2.88	0.72±0.10	88	1.10–16	5.85±0.74	80
1991, VIII	19.6±0.2	17.7±2.1	0.07–2.83	0.72±0.10	96	0.43–9.62	2.57±0.21	68

Расчеты общего количества ОБ, окисляемого при деструкции, показывают, что основная масса разрушается в пределах обширных по площади акваторий, где создается основной фонд первичной продукции. В Шекснинском водохранилище более 70 % ОБ подвергается биологическому окислению в Белом озере и только 21–27 % в речной части. В Рыбинском водохранилище это Главный плес, где окисляется при деструкции более 80 % ОБ. В Горьковском – доля каждого из двух участков различается в меньшей степени, однако более высокий вклад в деструкцию вносит озеро-видное приплотинное расширение.

Таблица 63

**Количество органического вещества (10^3 т С),
окисленного при деструкции планктона за вегетационный сезон
на разных участках водохранилищ (% суммарного для водоема)**

Водохра- нилище	Участок	Год	Пло- щадь, км ²	Деструкция		
				за сутки	за сезон	%
Шекснин- ское	Речная часть	1976	381	0.14	28.3	26.8
		1977		0.14	27.4	21.5
	Белое озеро	1976	1284	0.39	77.3	73.2
		1977		0.50	99.9	78.5
Рыбинское	Волжский плес	1981	455.3	1.12	236.3	7.6
		1982	483.7	0.37	77.5	5.9
	Главный плес	1981	2838.2	12.52	2641.0	85.4
		1982	2897.5	5.24	1090.8	83.1
	Шекснин- ский плес	1981	517.3	0.76	160.4	5.2
		1982	589.0	0.59	122.5	9.3
	Моложский плес	1981	167.7	0.26	56.0	1.8
		1982	178.8	0.11	22.3	1.7
Горьков- ское	Речной	1988	930	1.32	290.9	53.4
		1989		0.66	146.1	25.5
		1990		0.57	125.8	39.6
		1991		0.78	170.6	39.5
		1992		1.20	264.5	44.7
	Озеровид- ный	1988	640	1.15	253.4	46.6
		1989		1.94	426.6	74.5
		1990		0.87	191.8	60.4
		1991		1.19	261.5	60.5
		1992		1.49	327.8	55.3

Примечание. Продолжительность вегетационного (безледного) периода принята равной 200 сут.

Интересно отметить, что при интенсивно идущих процессах синтеза и деструкции в мелководной зоне водохранилищ лишь небольшая часть ОВ подвергается здесь биохимическому окислению. Так, в летний период (июль 1989 г.) на мелководьях Рыбинского водохранилища количество окисляемого при деструкции ОВ не превышает 9 % общего, и летом в водоеме идет значительное накопление органического вещества автохтонного происхождения. В течение вегетационных сезонов 1992–1993 гг. в Волжском плесе водохранилища в пределах мелководной зоны окисляется 4–18 % ОВ, вовлекаемого в деструкционные процессы в толще воды плеса.

Выше мы рассматривали связь деструкции на отдельных станциях каскада с факторами среды (табл. 60). Средние для водохранилищ величины ΣR отрицательно связаны с показателем оптической глубины водоема, однако интерпретировать это сложно. Общий же запас органического вещества, окисляемого при дыхании, прямо зависит от морфометрических особенностей водохранилищ, показателя открытости и отрицательно связан с оптической глубиной (табл. 64).

Таблица 64

**Коэффициенты корреляции между деструкцией
органического вещества и некоторыми параметрами
водохранилищ (в скобках уровень значимости)**

Показатель	ΣR под м ²		ΣR на водоем	
Средняя глубина, $H_{\text{ср}}$	0.27	(0.28)	<u>0.74</u>	(0.00)
Длина	0.26	(0.30)	<u>0.75</u>	(0.00)
Площадь водоема, S_1	0.07	(0.77)	<u>0.75</u>	(0.00)
Объем	0.12	(0.62)	<u>0.84</u>	(0.00)
Площадь водосбора, S_2	0.32	(0.20)	<u>0.64</u>	(0.00)
$S_1/H_{\text{ср}}$	-0.01	(0.97)	<u>0.71</u>	(0.00)
S_2/S_1	0.15	(0.56)	0.08	(0.76)
$Z_1 \%$	-0.18	(0.47)	0.34	(0.17)
$Z_{\text{ср}}/H_{\text{ср}}$	<u>-0.55</u>	(0.02)	<u>-0.82</u>	(0.00)
Водообмен	0.21	(0.40)	-0.32	(0.20)

Дыхательные потери фитопланктона

При оценке потоков энергии в экосистеме важно иметь представления об энергетических затратах ее отдельных компонентов. Ассимилированная энергия автотрофов (валовая первичная продукция) распределяется между доступной следующему трофическому уровню чистой продукцией и дыханием – частью фиксированной энергии, которая окисляется и теряется в виде тепла (Одум, 1986). Дыхание и прижизненные выделения водорослей, наряду с выеданием, естественной смертностью, оседанием и выносом, составляют категорию потерь первичной продукции (Федоров, 1979; Reynolds, 1984; Tilzer, 1984). **Осуществляя процесс дыхания, клетки водорослей обеспечивают энергией свою функциональную активность, регулируют рост и поддержание биомассы.** При высокой биомассе автотрофов их вклад в суммарное дыхание сообщества может быть значительным (Гольд и др., 1993). Интенсивность дыхания водорослей зависит от условий среды и может возрастать в водоемах с высокой мутностью (реках, эстуариях и др.), где фитопланктон испытывает недостаток света (Bukaveckas et. al., 2002). Это же наблюдается в маловодные годы (Попельницкая, 2007). Известна также способность некоторых водорослей к световому или С3-дыханию (Raven, Beardall, 1981), однако этот вопрос остается за рамками настоящей работы.

Вклад фитопланктона в суммарную деструкцию также может быть ощутимым. В глубоководных водохранилищах Енисея он составляет в среднем от 25 до 45–49 % суммарной деструкции, существенно возрастая весной и в начале лета при массовом развитии диатомовых водорослей (Гольд и др., 1996; Попельницкий и др., 2006; Попельницкая, 2007). Согласно натурным данным 1970-х гг., дыхание фитопланктона Азовского моря достигает 64 % суммарного потребления кислорода (Студеникина и др., 2002). На основе модельных расчетов, выполненных по результатам натурных экспериментов с океаническими сообществами, дыхание фитопланктона приравнивают к двукратной суммарной потере органического углерода в ночное время (Magra, Barber, 2004).

Определение собственного дыхания фитопланктона связано с методическими трудностями (Гольд и др., 1993; Гольд, 1996), пре-

жде всего с разделением компонентов планктона. Неудивительно, что приводимые в литературе оценки дыхательных потерь разнятся на порядок – от 5–15 % (Cole et al., 1992; Howarth et al., 1996; Caraco et al., 1997) до 5–50 % (Raven, Beardall, 1981). Траты первичной продукции на дыхание водорослей в Kentucky Lake (США) оцениваются в 22–34 % (Bukaveckas et. al., 2002).

Для оценки дыхательных потерь фитопланктона часто используют расчетные методы (Попельницкая, 2007), принимая, в частности, дыхание равным определенной доле суточного фотосинтеза. На основе анализа литературы (Приймаченко, 1981; Одум, 1986; Wtstlake et al., 1980) мы сочли возможным выполнить такие расчеты, приравняв собственное дыхание водорослей к 10 % A_{max} . Ниже приведены результаты этих расчетов (табл. 65). Поскольку полученные таким образом данные весьма ориентировочны, мы не берем на себя смелость их детального анализа.

Таблица 65

Характеристика дыхательных потерь фитопланктона

Водо- хранилище	Валовая первич- ная про- дукция	Сум- марная деструк- ция	Чистая продук- ция		Дыхание фитопланктона		
	г O ₂ /(м ² сут)		г O ₂ /(м ² сут)	% от ΣA	г O ₂ /(м ² сут)	% от ΣA	% от ΣR
Шекснинское	1.10±0.09	1.93±0.17	0.80±0.08	65.5±3.3	0.45±0.04	12.1±0.8	10.5± 1.2
Иваньковское	2.37±0.21	3.15±0.40	1.57±0.15	66.1±1.4	1.00±0.12	38.6±1.8	36.3± 2.7
Угличское	2.44±0.25	2.22±0.28	1.96±0.20	79.9±0.7	1.10±0.13	44.1±2.0	53.6± 3.7
Рыбинское	2.81±0.09	3.21±0.16	2.06±0.08	70.9±1.2	1.22±0.06	42.2±1.2	40.6± 1.5
Горьковское	2.16±0.15	3.54±0.34	1.54±0.10	73.1±1.1	1.07±0.09	57.1±1.3	43.4± 1.9
Чебоксарское	2.44±0.28	3.19±0.55	1.94±0.23	79.0±1.9	1.56±0.19	58.1±1.8	51.2± 3.5
Куйбышевское	2.77±0.25	6.42±0.81	1.98±0.17	70.7±2.7	1.97±0.19	66.7±2.4	37.1± 2.3
Саратовское	3.24±0.26	3.39±0.58	2.39±0.23	73.0±3.8	1.26±0.12	40.3±2.7	36.8± 3.8
Волгоградское	3.23±0.19	4.46±0.48	2.46±0.17	72.3±2.4	1.79±0.15	55.3±3.0	39.0± 1.7

Расчеты показали, что на собственный обмен водорослей расходуется от 39 (Иваньковское водохранилище) до 57 % (Горьковское) валовой первичной продукции. В виде доступной следующим трофическим уровням чистой продукции в эвфотной зоне остается от 66 % в Иваньковском до 80 % в Угличском валовой продукции. Дыхательные потери фитопланктона составляют в среднем от 36 % суммарной деструкции в толще воды в Иваньковском водохранилище до 54 % в Угличском (табл. 65).

В среднем за сезон собственное дыхание водорослей в суммарной деструкции планктона Рыбинского водохранилища составляет 28–34 % в Волжском, Главном и Моложском плесах и 43–55 % в Шекснинском плесе (Минеева, 1986, 1992).

Глава 6. Продукционно-деструкционные процессы

и баланс органического вещества в водной толще водохранилищ

С первичной продукцией и деструкцией тесно связаны циклы органического вещества в экосистеме водоема. Сопряженность автотрофных и гетеротрофных процессов в крупных искусственных водоемах изучена в меньшей степени, нежели в озерах (Kimmel et al., 1990; Bukaveckas et. al., 2002). Соотношение первичной продукции и деструкции в толще воды ($\Sigma A/\Sigma R$) отражает особенности метаболизма планктонных сообществ и служит не только важной эколого-физиологической характеристикой планктона, но и показателем функционального состояния водной экосистемы (Винберг, 1960; Одум, 1975; Федоров, 1979). В общей экологии отношение $\Sigma A/\Sigma R$, приводимое в символах P/R , называют функциональным показателем относительной зрелости экосистемы (Одум, 1986 Т. 2, с. 168) или «чистым» метаболизмом экосистемы (Caffrey, 2003); в санитарной гидробиологии — показателем самоочищения воды (Жукинский и др., 1981; Романенко и др., 1990). Отношение $\Sigma A/\Sigma R$ несет полезную информацию об устойчивости сообществ и даже – о роли экосистемы в образовании углерода атмосферы (Urabe et al., 2005).

Существуют различные мнения относительно численного значения $\Sigma A/\Sigma R$. Ряд исследователей считает, что отрицательное выражение баланса ($\Sigma A/\Sigma R < 1$), отражающее преобладание деструкционных процессов над продукционными, обусловлено методическими погрешностями и противоречит второму закону термодинамики (Константинов, 1983; Гольд и др., 1985). Однако практика показывает, что в природе возможны различные ситуации (Бульон, 1983; Виноградов, Шушкина, 1983; Одум, 1986; Caffrey, 2003). Как в естественных, так и в искусственных водоемах соотношение $\Sigma A/\Sigma R$ зависит от их трофического статуса, морфометрических особенностей, внутреннего водообмена, условий перемешивания (Бульон, 1983; Huisman et al., 1999; Bukaveckas et. al., 2002). Преобладание гетеротрофной направ-

ленности метаболизма соответствует концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). **Свободно текущие реки** характеризуются как ресурсно-насыщенные системы, сообщества которых обеспечены минеральным питанием и органическим углеродом. При этом низкая доступность света, особенно в сочетании с низкими температурами, обуславливает преобладание гетеротрофных процессов над автотрофными (Bukaveckas et. al., 2002). Из опыта исследования водохранилищ (Приймаченко, 1981; Романенко, 1985; Щербак, 2000) следует, что отрицательный баланс ОВ типичен и для крупных искусственных водоемов, созданных в результате зарегулирования рек.

Отрицательное выражение баланса ($\Sigma A/\Sigma R < 1$) указывает на преобладание аллохтонного ОВ над автохтонным и на гетеротрофную направленность функционирования экосистемы, положительное ($\Sigma A/\Sigma R > 1$) – на автотрофное функционирование с преобладанием автохтонного ОВ (Бульон, 1983, 1994; Виноградов, Шушкина, 1983; Романенко, 1985; Caffrey, 2003). Отношение $\Sigma A/\Sigma R$ может меняться в ходе сезонной и многолетней сукцессии. Его временная и пространственная вариабельность отражает особенности транспорта вещества и энергии по пищевым цепям. Период развития сообщества, в течение которого происходит накопление энергии ($\Sigma A > \Sigma R$), рассматривается как продукционная фаза сукцессии, а период расходования энергии ($\Sigma R > \Sigma A$) – как деструкционная фаза. Первая характеризуется положительной чистой продукцией и преимущественно пастбищной трофической структурой, вторая – отрицательной чистой продукцией и детритными трофическими сетями (Polis et al., 1996, цит. по: Bukaveckas et. al., 2002). Теоретически и из автотрофного ($\Sigma A/\Sigma R > 1$), и из гетеротрофного ($\Sigma A/\Sigma R < 1$) состояния развитие экосистемы должно идти по пути достижения зрелой (климаксной) стадии, в которой наблюдается тенденция к равновесию между связанной энергией (т.е. продукцией) и энергией, затрачиваемой на поддержание биомассы (т.е. суммарным дыханием сообщества). При этом $\Sigma A/\Sigma R$ (или P/R) должно приближаться к единице (Одум, 1986 б).

Сезонные изменения A/R и $\sum A/\sum R$

Напомним, что интегральную (под m^2) первичную продукцию и деструкцию, а следовательно, и отношение $\sum A/\sum R$ рассчитывают по «концентрационным» (Бульон, 1983) показателям – скорости максимального фотосинтеза (A_{max}) и деструкции (R) в единице объема воды. Как уже упоминалось в главе 5, скорость фотосинтеза в водохранилищах Волги выше, чем скорость деструкционных процессов.

В течение вегетационного сезона отношение A/R в Шекснинском водохранилище изменяется от 1.5 до 6.2. Максимальные величины, отражающие максимальное преобладание скорости продукционных процессов над дыхательными, отмечены в мае 1976 и октябре 1977 гг. В Белом озере с его простой овальной формой и однородными глубинами 5–6 м A/R колебалось в небольшом диапазоне. В речной части водохранилища, которая, в отличие от озера, характеризуется значительной протяженностью, сложной морфометрией и биотопическим разнообразием, интервал A/R шире. Отношение интегральных показателей в Белом озере постоянно было <1 , пределы $\sum A/\sum R$ составили 0.3–0.9. В речной части $\sum A/\sum R$ изменялось от 0.4 до 2.1, т. е. в отдельные периоды (май 1976 г., июль, сентябрь и октябрь 1977 г.) первичная продукция была выше деструкции (рис. 30). Средние за сезон $\sum A/\sum R$ для обоих участков, как и для всего Шекснинского водохранилища, ниже 1, что соответствует отрицательной направленности баланса ОВ, присущей водоемам с низкой продуктивностью, в то же время свидетельствующей об интенсивно идущих процессах самоочищения (табл. 66).

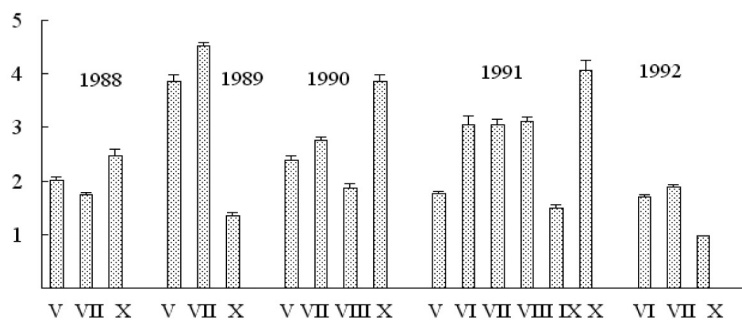
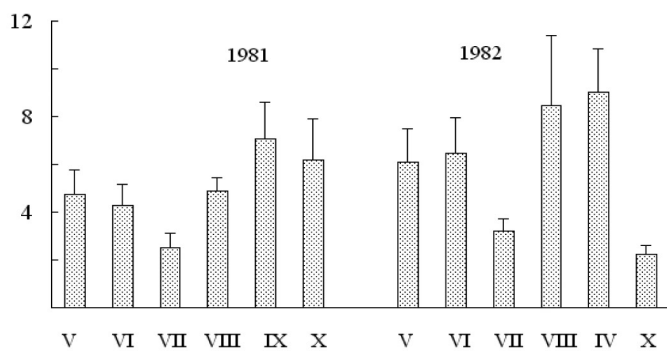
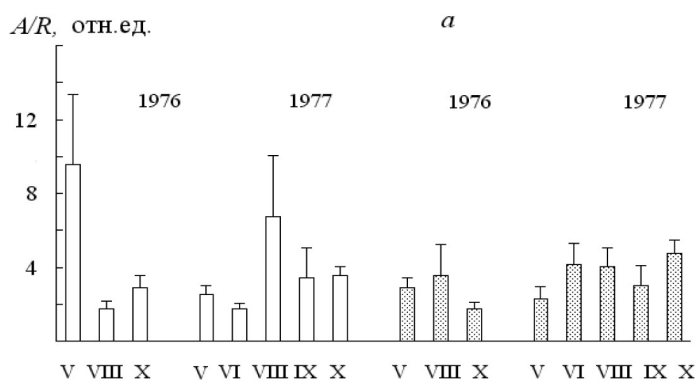
В Рыбинском водохранилище A/R в течение двух вегетационных сезонов колебалось от минимальных 1.1–3.8 до максимальных 11–21. В наибольшей степени скорость фотосинтеза превосходила скорость деструкции в эвтрофном, богатом биогенами Шекснинском плесе. Отношение интегральных показателей было изменчивым и во временном, и в пространственном аспекте. Средние для водохранилища $\sum A/\sum R$ в течение сезона, в разные сроки наблюдения, меняются от 0.43 до 0.91. Автотрофная фаза ($\sum A/\sum R > 1$), как правило, совпадала с весенним и летним максимумами фитопланктона, гетеротрофная ($\sum A/\sum R < 1$) отмечалась в

периоды сезонной депрессии, а также осенью (рис. 30). Сравнение различных участков водохранилища показывает, что баланс ОВ был преимущественно отрицательным в Главном плесе. Эта обширная по площади, наиболее глубокая (средняя глубина 6.2 м против 3.3–4.7 м в речных), открытая и часто перемешиваемая акватория принимает наибольший объем аллохтонных поступлений с водами притоков. В Шекснинском плесе в основном преобладают продукционные процессы (или положительный баланс), что соответствует эвтрофному состоянию данного участка, подверженного наибольшей антропогенной нагрузке. В двух других речных плесах, Волжском и Моложском, $\sum A/\sum R$ более изменчиво и колеблется около единицы.

Таблица 66

Средние за вегетационный сезон A/R и $\sum A/\sum R$ в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах

Водохранилище, участок	Год	A/R			$\sum A/\sum R$		
		Пределы	$\bar{X} \pm m_x$	C_v	Пределы	$\bar{X} \pm m_x$	C_v
Шекснинское речная часть Белое озеро	1976	0.50–20.1	4.74±1.41	115	0.05–2.68	0.62±0.18	114
	1977	0.93–18.1	3.60±0.70	98	0.13–3.23	0.53±0.13	124
	1976	0.68–16.0	2.72±0.57	109	0.01–1.71	0.43±0.07	86
	1977	0.47–10.7	3.57±0.40	72	0.04–2.13	0.60±0.08	85
Рыбинское	1981	0.47–16.6	4.95±0.46	78	0.10–5.77	1.04±0.12	92
	1982	0.50–35.9	5.97±0.72	98	0.09–10.3	1.55±0.23	119
Горьковское	1989	0.50–14.5	3.48±0.47	92	0.09–2.64	0.63±0.09	92
	1990	0.02–15.3	2.89±0.33	85	0.03–2.77	0.53±0.06	85
	1991	0.03–10.0	2.26±0.24	85	0.01–1.82	0.41±0.04	85
	1992	0.20–6.33	1.66±0.20	73	0.04–1.15	0.30±0.04	73



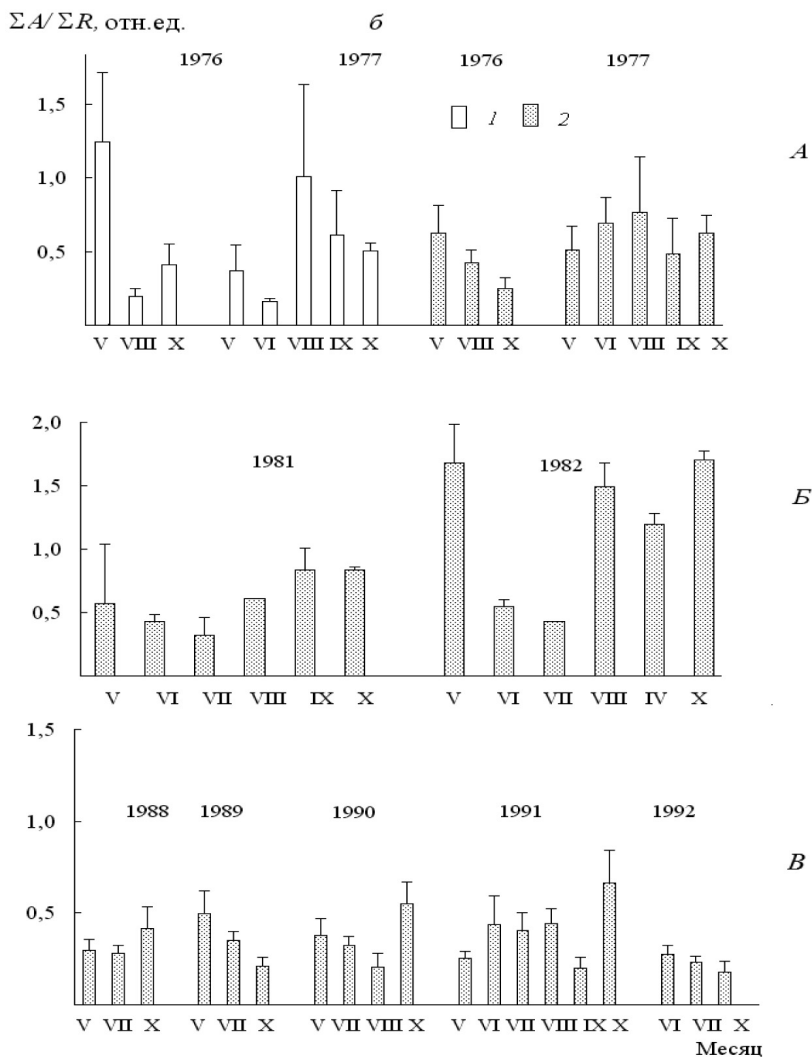


Рис. 30. Сезонные изменения A/R (а) и $\Sigma A/\Sigma R$ (б) в Шекснинском (1 – речная часть, 2 – Белое озеро), Рыбинском и Горьковском водохранилищах (А – В, соответственно)

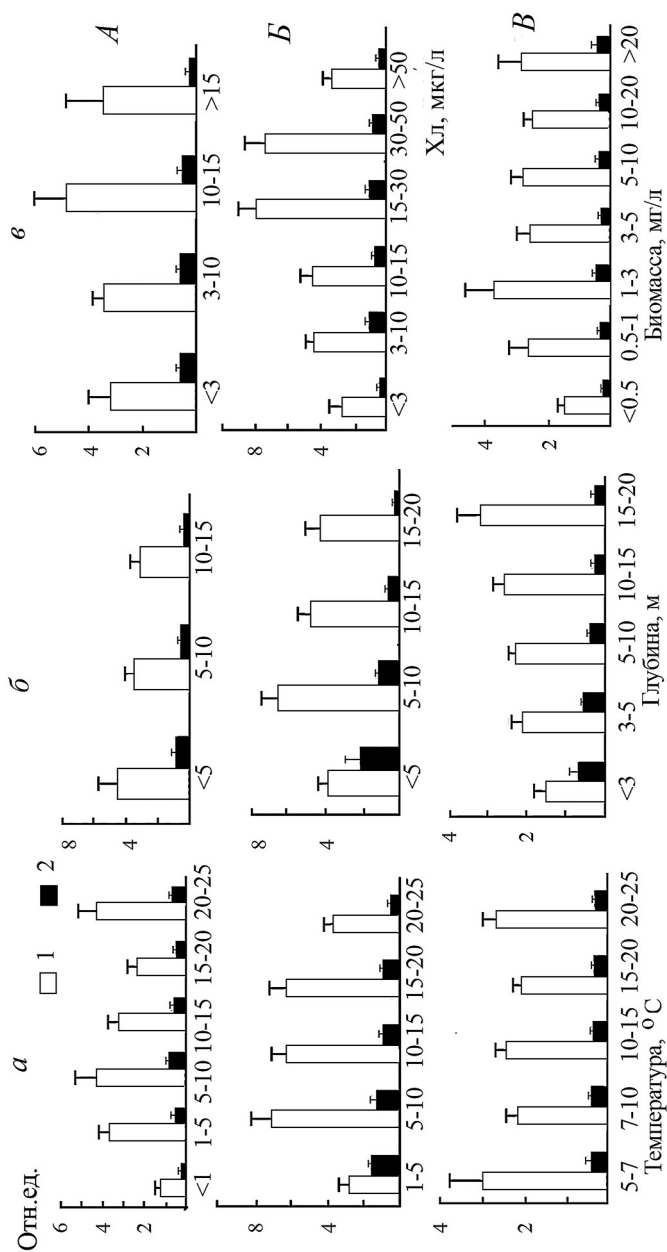


Рис. 31. Изменение A/R (1) и $\Sigma A/\Sigma R$ (2) в зависимости от температуры (а), глубины стации (б) и развития фитопланктона (в) в Шекснинском (А), Рыбинском (Б) и Горьковском (В) водохранилищах по данным сезонных наблюдений

В Горьковском водохранилище (рис. 30) сохраняется аналогичное соотношение скорости и масштабов продуцирования и деструкции ОВ: $A > R$ в среднем в 1.6–3.5 раза, $\Sigma A < \Sigma R$ в 1.6–3.3 раза. В сезонной динамике продукционно-деструкционных процессов в отдельные периоды отмечается автотрофная фаза ($\Sigma A / \Sigma R > 1$), которая может быть приурочена к любому сезону в более мелководной речной части, но единична (сентябрь 1990 г., август 1991 г.) в глубоководном озеровидном приплотинном расширении. Средние за безледный период $\Sigma A / \Sigma R$ (0.56–1.05) указывают на более значительную сбалансированность первичной продукции и деструкции в речной части. В приплотинном расширении отношение $\Sigma A / \Sigma R$ составляет в среднем 0.36–0.66 и баланс ОВ остается отрицательным (рис. 32), что характерно для глубоководных участков. Отрицательная направленность баланса ОВ в Горьковском водохранилище отмечалась и ранее (Романенко, 1967 б; Тарасова, 1973, 1977; Кудрявцев, 1974 а; Шмелев, Субботина, 1983). В последней работе делается подтвержденный расчетами вывод о значительном поступлении в водоем аллохтонного органического вещества с речным стоком.

Таким образом, в течение вегетационного сезона положительная направленность баланса ОВ ($\Sigma A / \Sigma R > 1$) наиболее часто и в различные периоды отмечалась в русловой части Шекснинского водохранилища и в речных плесах Рыбинского. В подавляющем большинстве случаев $\Sigma A / \Sigma R > 1$ в эвтрофном, подверженном антропогенному прессу Шекснинском плесе Рыбинского водохранилища, в верхней части которого расположен Череповецкий промышленный комплекс. Реже и только весной и (или) осенью $\Sigma A / \Sigma R > 1$ – в русловой части Горьковского водохранилища. В Белом озере, центральной части Рыбинского водохранилища (Главный плес) и приплотинном плесе Горьковского фактически постоянно гетеротрофные процессы преобладают над автотрофными.

Чтобы систематизировать случаи положительного или отрицательного баланса ОВ, мы сопоставили отношение первичной продукции к деструкции с факторами, которые могли оказывать на него непосредственное влияние; – температурой воды, глубиной станции, обилием фитопланктона (рис. 31). Это сопоставле-

ние выполнено путем ранжирования отношений A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ по возрастанию соответствующего параметра.

В изменении A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ по градиенту температуры в течение вегетационного сезона в трех водохранилищах можно обнаружить черты сходства и различия. В Шекснинском и Рыбинском водохранилищах пониженные A/R приурочены к низким температурам воды, причем в Шекснинском – к минимальным (ниже 1°C), сопровождавшим, в частности, резкое похолодание в октябре 1976 г. Интенсивность фотосинтеза и деструкции в этот период были крайне низкими. Прогрев мало влиял на величину A/R , но при температуре $15\text{--}20^{\circ}\text{C}$ в Шекснинском водохранилище и выше 20°C в Рыбинском A/R снижалась, отражая интенсификацию окислительных процессов. В Горьковском водохранилище достоверных изменений A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ по градиенту температуры не выявлено.

Баланс ОВ в воде Шекснинского и Горьковского водохранилищ оставался отрицательным во всем температурном диапазоне ($\Sigma A/\Sigma R < 1$), а в Рыбинском – деструкционные процессы становились преобладающими при температуре выше 10°C , тогда как при более низкой температуре функционирование планктона носило автотрофную направленность (рис. 31).

С увеличением глубины станций в мезотрофном Шекснинском водохранилище оба соотношения снижались. Таким образом, скорость фотосинтеза в наибольшей степени (в 4.4 раза) превосходила скорость деструкции на станциях с глубиной, не превышающей среднюю глубину водохранилища. На более глубоких участках A/R снижалось до 3–3.5. При этом повсеместно на всех биотопах сообщества функционировали по гетеротрофному пути ($\Sigma A/\Sigma R < 1$), но степень гетеротрофии становилась выше на более глубоких участках. В умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище для обоих показателей в целом прослеживается аналогичная тенденция. Однако снижение A/R начиналось только на участках с глубиной более 5 м, а баланс ОВ становился отрицательным только на самых глубоких (более 10 м) станциях. В эвтрофном Горьковском водохранилище A/R увеличивалось с глубиной, а $\Sigma A/\Sigma R$ – снижалось, но баланс ОВ, как и в Шекснинском водохранилище, оставался отрицательным во всем диапазоне глубин (рис. 31).

Изменение A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ по градиенту хлорофилла (биомассы) отражает влияние обилия фитопланктона, а также трофического статуса акваторий на сбалансированность продукционно-деструкционных процессов. Величины A/R свидетельствуют о максимальной скорости фотосинтеза и максимальном ее преобладании над скоростью деструкции в умеренно эвтрофных водах Шекснинского водохранилища (при концентрациях Хл 10–15 мкг/л), а также эвтрофных водах Рыбинского (15–50 мкг/л) и Горьковского (при биомассе 1–3 мг/л). Напомним, что в волжских водохранилищах с их сложной морфометрией и сложной гидрологической структурой четко выделяются участки, воды которых различают по развитию фитопланктона (содержанию хлорофилла) и трофности. Преобладают, однако, в каждом водохранилище воды, соответствующие его трофическому статусу (Минеева, 2000, 2005 б).

Отношение $\Sigma A/\Sigma R$ ниже 1 во всем диапазоне концентраций хлорофилла в Шекснинском водохранилищах и при всех значениях биомассы в Горьковском. В Рыбинском водохранилище оно близко к 1 при содержании Хл от 3 до 30 мкг/л. При максимальном развитии фитопланктона, а в Рыбинском водохранилище еще и при минимальном $\Sigma A/\Sigma R$ существенно снижается, и степень гетеротрофии растет (рис. 31).

Парный корреляционный анализ показывает, что сезонные изменения $\Sigma A/\Sigma R$ связаны с интенсивностью и масштабами гетеротрофных процессов, а в наибольшей степени – с отношением A/R (табл. 67).

Тесная связь между A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ естественным образом вытекает из способа расчета последнего. Зависимость $\Sigma A/\Sigma R$ от отношения фотосинтеза на глубине фотосинтетического максимума к деструкции (рис. 32) хорошо аппроксимируется линейными уравнениями, свободный член в которых недостоверен (табл. 68). Получается, что для сбалансированных значений ΣA и ΣR , которые можно назвать «равновесными», в каждом водоеме скорость новообразования ОВ должна вполне определенно превышать скорость его биологического окисления в единице объема воды, при этом в наибольшей степени – в Горьковском водохранилище. Среднесезонные фактические A/R ниже расчетных равновесных.

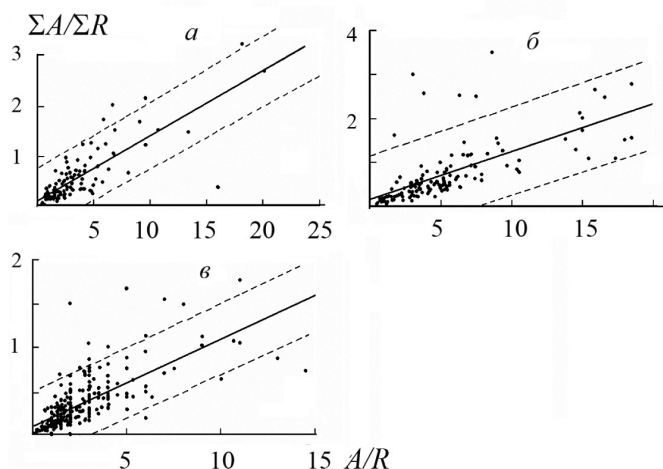


Рис. 32. Зависимость между $\Sigma A/\Sigma R$ и A/R (все в относительных единицах) по данным сезонных наблюдений в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах (а – в, соответственно). Здесь и на рис. 34, 36: $\Sigma A/\Sigma R$ и A/R в относительных единицах; пунктир – 95% доверительный интервал

Таблица 67

Характеристика связи A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ с факторами среды в отдельных водохранилищах по данным сезонных наблюдений

Показатель	Водохранилище		
	Шекснинское	Рыбинское	Горьковское
$r_{0.05}$	0.50	0.29	0.3
Глубина	0.44	-0.54	0.03
Температура	-0.28	-0.11	-0.36
Z_c	0.51	-0.25	-0.17
Z_c/H_{cp}	0.51	-0.25	-0.17
Хлорофилл	0.35	-0.12	-0.15
A	0.07	-0.16	-0.34
R	-0.52	-0.52	-0.54
A/R	0.93	0.91	0.74
ΣA	0.29	-0.21	-0.42
ΣR	-0.57	-0.52	-0.59

**Количественное выражение зависимости между $\Sigma A/\Sigma R$ (Y)
от A/R (X) по данным сезонных наблюдений**

Водохранилище	Уравнение регрессии	n	r	Расчетное A/R для $\Sigma A/\Sigma R=1$	Фактическое A/R
Шекснинское	$Y = 0.25 X$	16	0.98	4.0	2.4
Рыбинское	$Y = 0.49 X$	47	0.94	2.0	3.6
Горьковское	$Y = 0.14 X$	38	0.84	7.1	2.0

Из абиотических показателей в Шекснинском водохранилище заметное влияние на $\Sigma A/\Sigma R$ оказывает оптический режим (прозрачность и оптическая глубина), кроме этого (как и в Рыбинском) – глубина водоема; в Горьковском проявляется умеренная зависимость $\Sigma A/\Sigma R$ от температуры воды (табл. 67).

Показатели режима эксплуатации, которые можно рассматривать как антропогенные факторы, не влияют на сезонный ход биотического баланса. Коэффициенты корреляции между $\Sigma A/\Sigma R$ и каждым из них, рассчитанные для Рыбинского водохранилища, низки и недостоверны:

Уровень	-0.18
Объем водохранилища	-0.11
Объем притока	-0.03
Объем сброса	-0.18
Приток / Сброс	0.09

В годовом цикле важными факторами, определяющими баланс между гетеротрофией и автотрофией, считаются световые и температурные условия. Низкая температура должна способствовать гетеротрофии, а при высокой температуре, создающей предпосылки для вторичного лимитирования по субстрату, отношение $\Sigma A/\Sigma R$ должно расти. Гетеротрофная активность сообществ поддерживается также за счет аллохтонных поступлений и автотрофной продукции (Bukaveckas et. al., 2002). Вероятно, именно эти факторы, а не температурное влияние главным образом определяют величины $\Sigma A/\Sigma R$ в волжских водохранилищах.

Пространственные изменения

A/R и $\Sigma A/\Sigma R$

В летний период при близком к максимальному прогреве воды в пределах каждого водохранилища A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ меняются в широком диапазоне. Судя по коэффициентам вариации, в наибольшей степени оба показателя изменчивы в головном Ивановском и замыкающем каскад Волгоградском водохранилищах. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах их величины более стабильны (табл. 69).

Скорость фотосинтеза, как правило, выше, чем скорость деструкции ($A > R$). Пределы колебаний $\Sigma A/\Sigma R$ свидетельствуют о разнонаправленном функционировании планктона различных участков водохранилищ, что вполне объяснимо разнообразием их условий. Средние показатели свидетельствуют об автотрофной направленности метаболизма планктона в Ивановском и Волгоградском водохранилищах, сбалансированности продукционно-деструкционных процессов в Рыбинском и гетеротрофной направленности метаболизма в Горьковском, где даже в летний период преобладают окислительные процессы.

Таблица 69

**Соотношение первичной продукции и деструкции ОВ
в водохранилищах разных природных зон в летний период**

Водохранилище	Год, месяц	n	A/R			$\Sigma A/\Sigma R$		
			Пределы	$\bar{X} \pm m_x$	$C_v, \%$	Пределы	$\bar{X} \pm m_x$	$C_v, \%$
Иваньковское	1995, VIII	26	1.4–11.6	4.1±0.3	63	0.33–5.79	1.39±0.15	96
Рыбинское	1989, VIII	75	1.2–11.8	3.6±0.2	53	0.22–3.96	1.08±0.08	65
Горьковское	1992, VIII	27	1.3–6.9	3.6±0.2	41	0.24–1.18	0.59±0.03	45
Волгоградское	1990, VIII	35	0.7–27.4	4.8±0.5	91	0.12–4.38	1.27±0.13	89

В каждом из четырех водохранилищ четко прослеживаются изменения A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ с глубиной. Положительный баланс ОВ отмечен на участках, глубина которых не превышает среднюю глубину водоема, а максимальными $\Sigma A/\Sigma R$ характеризуются при-

брежные мелководья. Сообщества глубоководных участков даже в этот период гетеротрофны ($\Sigma A / \Sigma R < 1$) (рис. 33).

Для мелководий характерно существенное преобладание автотрофных процессов над гетеротрофными (табл. 70), т. к. вся мелководная зона является фотосинтезирующей или эвфотной (по классификации С. П. Китаева (1984) – оптически глубокой, в отличие от оптически мелководной пелагиали). При прозрачности воды 1–1.5 м граница фотического слоя обычно располагается на глубине 3–4.5 м, а суммарная деструкция ограничена дном. Противоположная картина наблюдается на глубоких участках. При неизменном содержании растворенного кислорода в толще воды слой, где протекают окислительные процессы, превосходит фотосинтезирующий, и соотношение $\Sigma A / \Sigma R$ снижается и становится ниже 1 (отрицательный баланс).

Таблица 70

**Соотношение первичной продукции и деструкции ($\text{г O}_2 / (\text{м}^2 \text{сут})$)
в мелководной и глубоководной зоне плесов
Рыбинского водохранилища**

Плес, участок	Год, месяц	$\Sigma A, \text{г O}_2 / (\text{м}^2 \text{сут})$	$\Sigma R, \text{г O}_2 / (\text{м}^2 \text{сут})$	$\Sigma A / \Sigma R$
Волжский, глубоководный	1989, VII	6.10	4.89	1.16
	1993, V-X	1.13	14.0	0.13
Волжский, мелководный	1989, VII	2.89	1.04	2.78
	1993, V-X	1.71	1.61	1.20
Главный, глубоководный	1989, VII	6.47	3.90	1.37
Главный, мелководный	То же	3.38	1.00	3.38
Шекснинский, глубоководный	То же	9.22	7.06	1.90
Шекснинский, мелководный	То же	6.49	2.33	4.08
Моложский, глубоководный	То же	7.00	3.15	2.22
Моложский, мелководный	То же	4.29	1.05	2.70

На участках с разным трофическим статусом, которые присутствуют в каждом водохранилище, изменения A/R , и $\Sigma A / \Sigma R$ в разных водохранилищах неоднозначны. В Ивановском водохранилище оба показателя снижаются с ростом хлорофилла. Их минимальные значения получены в гиперэвтрофных водах ($X_{\text{л}}$ более 30 мкг/л), где A/R выше 1, а $\Sigma A / \Sigma R$ – ниже 1. В Рыбинском водохранилище прослеживается незначительное увеличение A/R по гра-

диенту трофии и отсутствие при этом достоверных направленных изменений $\Sigma A/\Sigma R$. В Горьковском водохранилище все величины A/R выше 1, $\Sigma A/\Sigma R$ – ниже 1. Оба показателя незначительно возрастают в умеренно эвтрофных и эвтрофных водах, но снижаются в мезотрофных и гиперэвтрофных. В Волгоградском водохранилище A/R несколько возрастает на умеренно эвтрофных участках, а $\Sigma A/\Sigma R$ становится ниже 1 на станциях, трофический статус которых близок к олиготрофии (рис. 33).

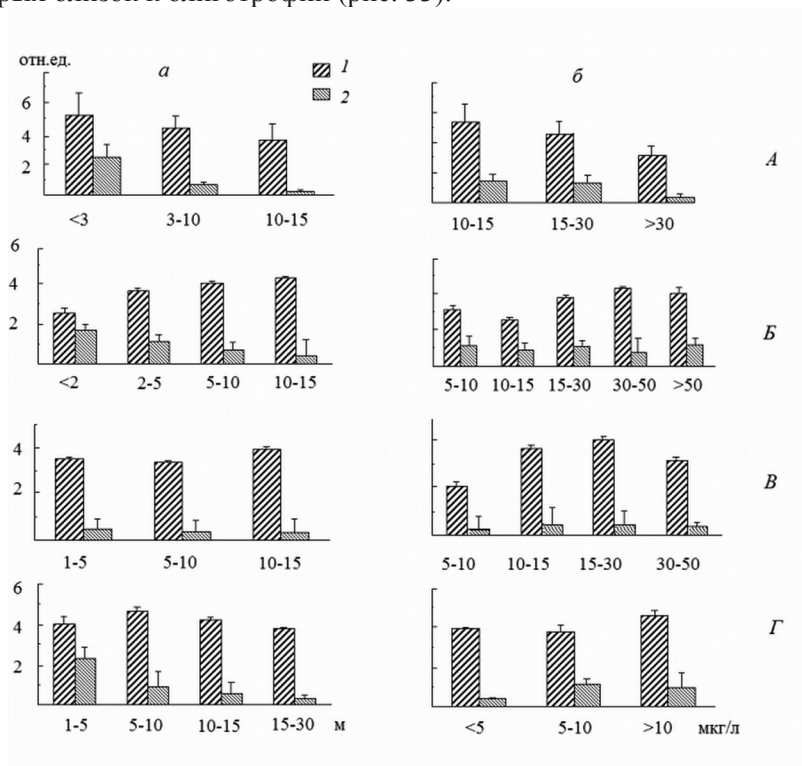


Рис. 33. Изменение A/R (1) и $\Sigma A/\Sigma R$ (2) в зависимости от глубины станции (а) и содержания хлорофилла (б) в Ивановском, Рыбинском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах (А – Г соответственно) в летний период)

По результатам парного корреляционного анализа $\Sigma A/\Sigma R$ отрицательно связано не только с глубиной станции, но и с деструкцией в толще воды (ΣR), а в Ивановском и Горьковском – со скоростью

деструкции R . Наиболее тесная положительная связь обнаружена между $\Sigma A/\Sigma R$ и A/R (табл. 71).

Таблица 71

**Характеристика связи показателя $\Sigma A/\Sigma R$
с некоторыми факторами в отдельных водохранилищах
в летний период**

Показатель	Водохранилище			
	Иваньковское	Рыбинское	Горьковское	Волгоградское
$r_{0.05}$	0.39	0.23	0.38	0.34
Глубина	-0.58	-0.58	-0.39	-0.61
Температура	0.03	-0.05	-0.11	-0.10
Пр (Z_c)	0.01	-0.09	0.09	-0.09
$Z_c/H_{ср}$	0.01	-0.09	0.09	-0.09
Хл	-0.27	0.10	-0.02	0.08
A	-0.26	0.10	-0.07	0.25
R	-0.51	-0.18	-0.48	-0.15
A/R	0.71	0.53	0.82	0.67
ΣA	-0.25	-0.08	0.03	0.21
ΣR	-0.54	-0.63	-0.48	-0.56

Зависимость $\Sigma A/\Sigma R$ от A/R , как и для сезонных данных, прямая (рис. 34) и аппроксимируется линейными уравнениями без свободного члена (табл. 72). Сбалансированные значения ΣA и ΣR в каждом водоеме в разгар лета также отмечаются при определенных величинах A/R , которые ниже фактических. Равновесные A/R увеличиваются с севера на юг и при этом характеризуются более низкими значениями в водохранилищах с обширными озеровидными акваториями (Иваньковское, Рыбинское, Шекснинское). В более глубоких долинных Горьковском и Волгоградском водохранилищах они становятся выше.

Во всех водохранилищах каскада скорость деструкции в 2–7.5 раз ниже, чем скорость фотосинтеза, и все водохранилища характеризуются довольно высокой интегральной деструкцией, как правило превосходящей первичную продукцию (табл. 73). Отрицательная направленность баланса ОВ свидетельствует о высокой самоочистительной способности волж-

ских вод, а также о присутствии в них значительного количества аллохтонной органики.

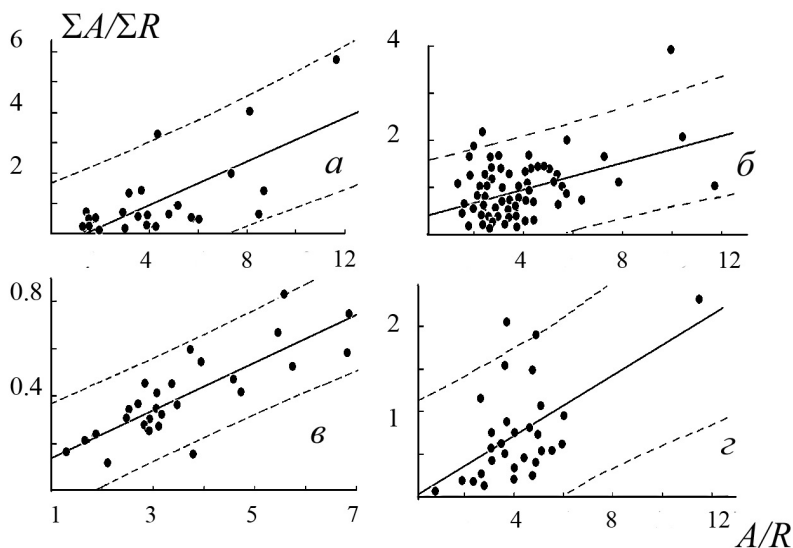


Рис. 34. Зависимость между $\Sigma A/\Sigma R$ и A/R в Иваньковском, Рыбинском, Горьковском и Волгоградском водохранилищах ($a - г$, соответственно) в летний период

Таблица 72

Количественное выражение зависимости между $\Sigma A/\Sigma R$ (Y) от A/R (X) в водохранилищах разных природных зон в летний период

Водохранилище	Год, месяц	Уравнение регрессии	n	r	Расчетное A/R для $\Sigma A/\Sigma R=1$	Фактическое A/R
Иваньковское	VIII 1995	$Y = 0.39 X$	26	0.79	2.6	4.1
Рыбинское	VII 1989	$Y = 0.21 X$	36	0.84	4.8	3.6
Горьковское	VIII 1992	$Y = 0.17 X$	26	0.90	5.9	3.6
Волгоградское	VIII 1990	$Y = 0.17 X$	27	0.67	5.9	4.8

**Соотношение первичной продукции и деструкции ОВ
водохранилищах каскада**

Водохранилище	A/R		$\Sigma A/\Sigma R$	
	Пределы	Среднее	Пределы	Среднее
Иваньковское	1.4–8.7	3.94±0.38	0.1–2.0	0.63±0.10
Угличское	3.1–6.4	4.50±0.45	0.2–1.1	0.55±0.10
Рыбинское	1.6–6.3	3.62±0.46	0.1–1.2	0.61±0.12
Горьковское	1.7–13.8	4.60±0.48	0.2–1.8	0.67±0.08
Чебоксарское	1.8–11.1	6.27±0.05	0.2–2.6	0.76±0.01
Куйбышевское	0.2–46.9	6.53±1.27	0.1–4.3	0.67±0.12
Саратовское	1.3–39.3	6.89±2.68	0.3–6.1	1.24±0.44
Волгоградское	2.7–17.8	6.33±1.45	0.2–2.3	0.74±0.21

A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ в каскаде водохранилищ

Для всего каскада не выявлено закономерных изменений A/R и $\Sigma A/\Sigma R$ ни с температурой воды, ни с развитием фитопланктона. Однако, как и в отдельных водохранилищах, $\Sigma A/\Sigma R$ зависит от глубины. Положительная направленность биотического баланса отмечается на мелководных (менее 3.5 м) участках; сбалансированность продукционных и деструкционных процессов – на более глубоких глубинах, близких к средним для водохранилищ; отрицательная направленность – при дальнейшем росте глубины. Отношение A/R с глубиной не связано (рис. 35).

В масштабах волжского каскада при его значительной протяженности с севера на юг и выраженной географической зональности направленность метаболизма сообществ контролируется совокупностью зональных и азональных факторов. Результаты корреляционного анализа демонстрируют зависимость $\Sigma A/\Sigma R$ от площади водосбора водохранилищ, показателя удельного водосбора и интенсивности водообмена. Более низкие, но достоверные коэффициенты корреляции связывают $\Sigma A/\Sigma R$ с показателями гидрофизического и гидрохимического режима (глубиной эвфотной зоны, содержанием общего азота и отношением

TN/TP), а также метаболизмом сообществ (скоростью и масштабами деструкционных процессов, интегральной первичной продукцией). Наиболее тесно, как и в отдельных водохранилищах, $\Sigma A/\Sigma R$ коррелирует с отношением A/R (табл. 74).

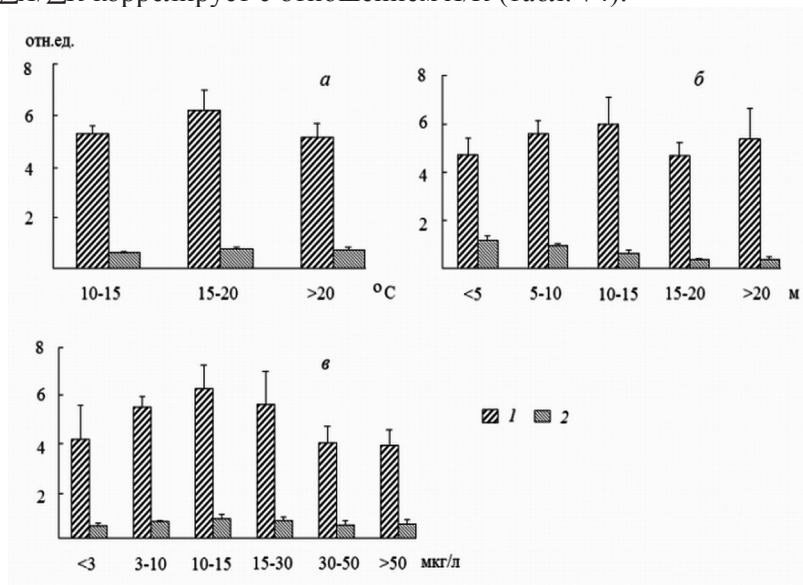


Рис. 35. Изменение A/R (1) и $\Sigma A/\Sigma R$ (2) в зависимости от температуры воды (а), глубины станций (б) и содержания хлорофилла (в) в каскаде водохранилищ Волги

Зависимость $\Sigma A/\Sigma R$ от A/R для всего каскада (рис. 36) описывается линейным уравнением $Y = 0.19 + 0.16 X$ ($n=65$, $r=0.95$), из которого следует, что равновесное значение A/R должно равняться 5.1. Такая величина, вероятно, определяется преобладанием в каскаде водохранилищ руслового типа, в которых A/R несколько выше, чем в водоемах с обширными озеровидными расширениями. Фактическое среднее для каскада значение A/R составляет 3.6.

Гидростроительство преобразовало большую реку в цепочку водохранилищ, однако сохранило типичную для речного континуума картину отрицательной направленности баланса ОВ (Vannote et al., 1980), отмечаемую, в частности, и для днепровского каскада (Приймаченко, 1981; Щербак, 2000).

**Характеристика связи $\Sigma A/\Sigma R$ с биотическими
и абиотическими показателями в каскаде водохранилищ
(август 1991 г., $n = 65$, $r_{0.05} = 0.26$)**

Показатель	r
Площадь акватории, S_1	0.10
Средняя глубина, $H_{\text{ср}}$	0.22
Площадь водосбора, S_2	0.55
$S_1/H_{\text{ср}}$	-0.03
S_2/S_1	0.60
Длина	-0.06
Объем	0.18
K водообмена	0.51
Прозрачность Z_C	0.13
Солнечная радиация	0.20
Z_1 %	0.38
$Z_C/H_{\text{ср}}$	0.13
Температура воды	-0.02
Цветность	-0.06
Электропроводность	0.21
O_2 , % насыщения	0.06
pH	0.01
Взвесь	-0.02
TN	-0.28
TP	-0.07
TN/TP	-0.28
Хлорофилл	-0.06
A_{max}	0.16
R	-0.32
A_{max}/R	0.89
ΣA	0.27
ΣR	-0.43

Проточность относят к факторам, сдвигающим метаболизм экосистемы к гетеротрофии. Поскольку первичная продукция обладает большей упругой устойчивостью, она сильнее подвержена внешнему воздействию, нежели интегральная деструкция, которая характеризуется большей резистентной устойчивостью (Uehlinger, Naegeli, 1998).

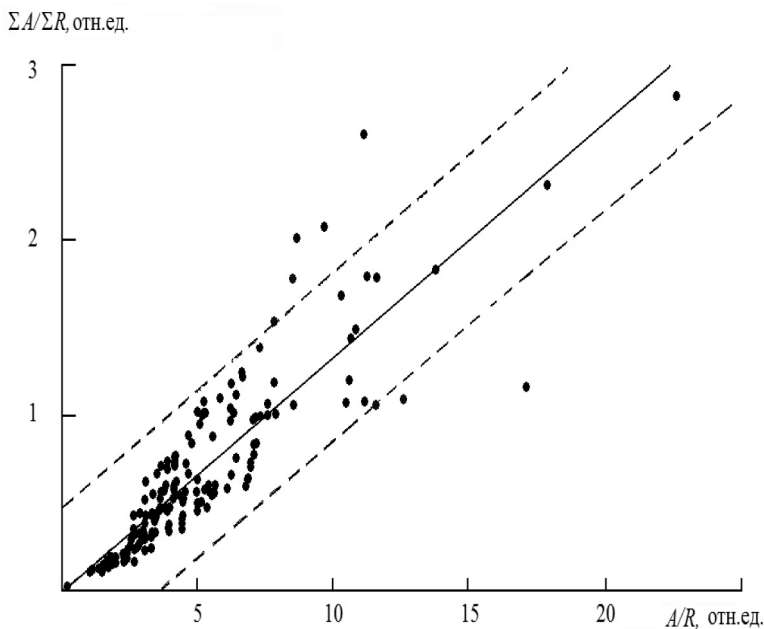


Рис. 36. Зависимость между $\Sigma A/\Sigma R$ от A/R в каскаде водохранилищ

$\Sigma A/\Sigma R$ как показатель зрелости экосистемы водохранилищ

Одной из интересных интерпретаций показателя биотического баланса, на наш взгляд, является анализ его изменений в связи с оценкой сукцессионного состояния экосистемы, основанной на расчете индекса зрелости θ (Виноградов, Шушкина, 1983). Дан-

ный индекс выражают через десятичный логарифм отношения $\Sigma R/\Sigma A$ (приведенное ниже уравнение 8 сохраняет авторскую символику):

$$\theta = \lg D/P \quad (8)$$

На основе индекса зрелости М. Е. Виноградов и Э. А. Шушкина выделяют ряд состояний (стадий зрелости или развития) экосистемы на примере океанической пелагиали. Кратковременное **начальное** состояние возникает в момент создания условий для развития сообщества (в умеренных широтах – перед началом весенней вегетации фитопланктона); сравнительно кратковременное **молодое** с максимальной валовой и чистой продукцией охватывает период вспышки фитопланктона; **равновесное** характеризуется сменой продукционной фазы развития сообщества на деструкционную при снижении биомассы фито- и нарастании зоопланктона; **развитое** сопровождается дальнейшим снижением биомассы фитопланктона, высокими показателями обилия зоо- и бактериопланктона; близкое к климаксному **зрелое** характеризуется максимальной длиной трофических цепей, высоким видовым разнообразием и небольшой биомассой низших трофических уровней; **деградирующему** присуще дальнейшее снижение биомассы всех трофических уровней, обеднение видового состава и чрезвычайно низкий фотосинтез. Ниже приведены значения индексов зрелости, соответствующие этим градациям:

Начальное	<-0.7
Молодое	-0.7 – -0.2, среднее -0.5
Равновесное	-0.2 – 0.2, среднее близко к 0
Развитое	0.2 – 1, среднее 0.6
Зрелое	1 – 2
Деградирующее	>2

В контексте настоящей работы этот показатель использован для характеристики пресноводных экосистем, испытывающих антропогенный пресс.

Как уже отмечалось выше, направленность баланса ОВ в водной толще водохранилищ меняется и в ходе сезонной сук-

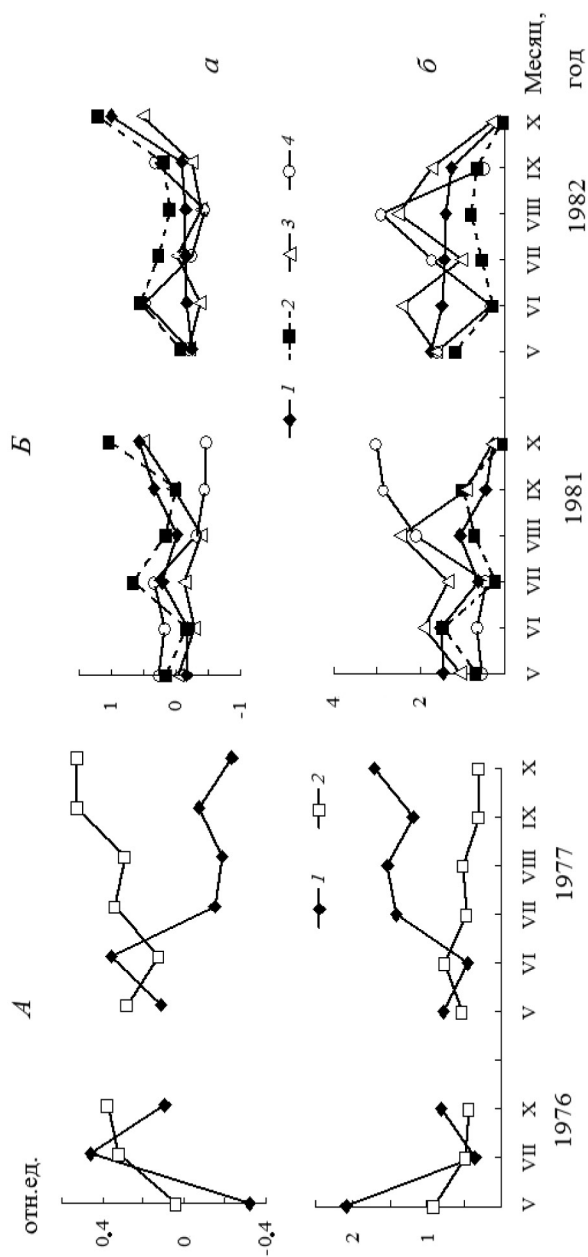


Рис. 37. Сезонные изменения индекса зрелости (а) и характеристики биотического баланса (б):
 А – Шекнинское водохранилище (1 – речная часть, 2 – Белое озеро), Б – Рыбинское водохранилище (1 – Волжский,
 2 – Главный, 3 – Шекнинский, 4 – Моложский плесы)

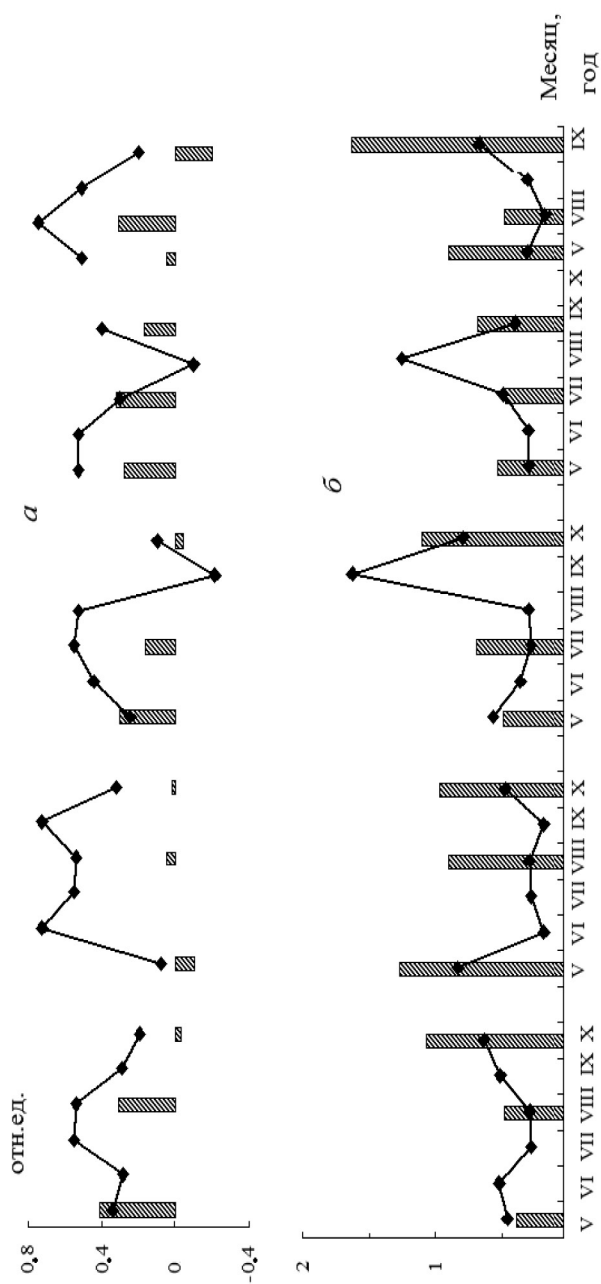


Рис. 38. Сезонные изменения индекса зрелости (*a*) и биотического баланса (*б*) в Горьковском водохранилище (столбики – речная часть, линия – озеровидное расширение)

цессии в зависимости от ее этапов, физиологического состояния альгоценозов, влияния внешних факторов, а также — на различных участках водоема. Сезонный ход индекса зрелости в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах представлен на рис. 37, 38.

В соответствии с сезонным ходом $\Sigma A/\Sigma R$ в Шекснинском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах, с помощью индекса зрелости можно проследить развитие сообществ. В ходе сезонной сукцессии их состояние меняется от «молодого» весной (речная часть Шекснинского водохранилища в мае 1976 г., Волжский плес Рыбинского в мае 1982 г.: $\theta = -0.32 - -0.24$) через чередующиеся в течение сезона во всех водоемах «развитое» и «равновесное» до «зрелого» осенью (Волжский и Главный плесы Рыбинского водохранилища в октябре: $\theta = 1.0 - 1.22$). В большинстве случаев выявляются только два промежуточных состояния, причем с равновесного начинается весеннее развитие и (или) им заканчивается осеннее. Наиболее четко это прослеживается в плесах Рыбинского водохранилища. Для речных участков Шекснинского и Горьковского наиболее типичны более ранние «равновесные» сообщества ($\theta = -0.20 - +0.17$), для озеровидных — более поздние «развитые» ($\theta = 0.24 - 0.74$). По-видимому, проточность является фактором, поддерживающим сообщество на более ранней функциональной стадии, тогда как замедленный водообмен озеровидных расширений способствует достижению более позднего этапа. Следует, однако, отметить, что самые крайние ситуации могли быть и пропущены из-за малой продолжительности начального этапа и более позднего наступления завершающего этапа. Неординарная ситуация наблюдается в двух плесах Рыбинского водохранилища — Шекснинском и Моложском, сообщества которых в течение сезона возвращаются к «молодому» состоянию (θ от -0.48 до -0.28). По-видимому, этому способствует дополнительное поступление биогенов: со сточными водами Череповецкого комплекса в первом, из взмученных седиментов мелководного Вельсегонского расширения во втором, а в 1981 г. также за счет ли-

зиса клеток водорослей, обилие которых в обоих плесах было чрезвычайно высоким.

Средние за вегетационный сезон индексы зрелости, как и относящиеся к отдельным периодам, характеризуют сообщества речных плесов Шекснинского и Горьковского водохранилищ как «равновесные», озеровидных плесов – как «развитые». В Рыбинском водохранилище сообществ в речных плесах также поддерживаются на более ранних этапах функционирования по сравнению с озеровидной центральной частью. Однако эти состояния изменчивы: более поздние стадии функционирования («равновесное» – «развитое») были достигнуты в жарком 1981 г. при высоком обилии фитопланктона, тогда как при циклональном типе погоды и соответственно более низком обилии водорослей в 1982 г. развитие поддерживалось на более ранних стадиях («молодое» – «равновесное»). Лишь в эвтрофном Шекснинском плесе функциональное состояние сообщества постоянно характеризовалось как «молодое» (табл. 75).

В разгар лета показатели зрелости соответствуют «развитому» состоянию для Горьковского водохранилища ($\theta = 0.23$) и «равновесному» для Иваньковского, Рыбинского и Волгоградского (-0.14 , -0.03 и -0.10 , соответственно).

В каскаде водохранилищ в летний период 1991 г. отношение $\Sigma A / \Sigma R$ в основном колеблется около 1, изменяясь от 0.90–0.98 в Иваньковском и Саратовском водохранилищах, до 1.01–1.16 в Угличском, Куйбышевском и Волгоградском, достигая максимума 1.30 в Чебоксарском. Для Горьковского водохранилища традиционно получена низкая величина – $\Sigma A / \Sigma R = 0.63$. Однако, судя по индексам зрелости (-0.11 – 0.20), экосистемы всех водохранилищ находятся в равновесном состоянии (рис. 39).

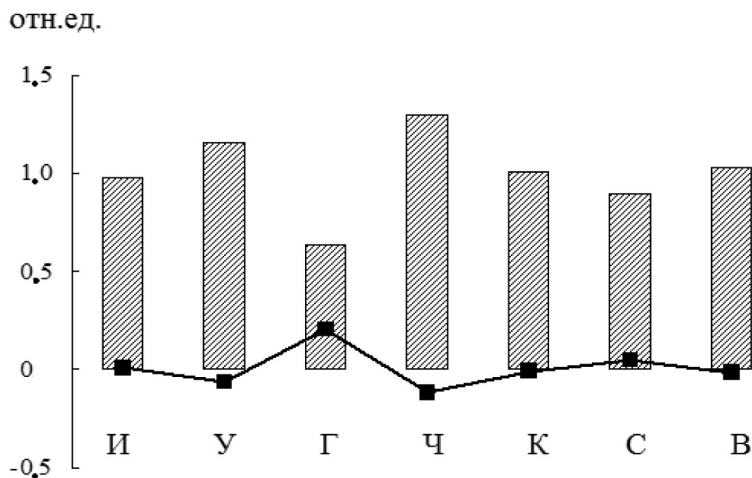


Рис. 39. Показатели биотического баланса (столбики) и индекс зрелости (линия) в водохранилищах каскада в августе 1991 г.

Таблица 75

Средние за вегетационный сезон $\Sigma A/\Sigma R$ и индексы зрелости на разных участках водохранилищ

Водохранилище, участок (пес)	Год	$\Sigma A/\Sigma R$	θ	Водохранилище, участок	Год	$\Sigma A/\Sigma R$	θ
Шекснинское Речной	1976	0.67	0.17	Горьковское Речной	1988	0.50	0.30
	1977	0.90	0.05		1989	1.00	0.00
	Белое озеро	1976	0.56		1990	0.69	0.16
		1977	0.53		1991	0.63	0.20
Рыбинское Волжский	1981	0.80	0.10		1992	0.64	0.19
	1982	1.79	-0.25	Озеровидный	1988	0.39	0.41
	Главный	1981	0.54		1989	0.26	0.59
		1982	0.80		1990	0.44	0.36
Шекснинский	1981	1.79	-0.25		1991	0.42	0.38
	1982	1.65	-0.22		1992	0.43	0.37
Моложский	1981	0.91	0.04				
	1982	1.77	-0.25				

Поток энергии в экосистеме водохранилищ

Продуктивность водоемов, формирующаяся на основе трофических и топических взаимоотношений между популяциями и сообществами водных организмов, может быть выражена в виде количества трансформированного вещества и энергии (Федоров, 1979). Оценка функционального значения биологических сообществ, как и изучение закономерностей продукционного процесса, оказываются возможными только благодаря тому, что скорость построения и разрушения биомассы (соответственно продукция и деструкция) могут быть выражены в единицах энергии. Если вовлекаемое в биотический круговорот вещество может использоваться многократно, то энергия только один раз (Винберг, 1960, 1965). Располагая данными по первичной продукции и суммарной деструкции, можно оценить сумму автохтонной продукции и трат на дыхание или общий поток энергии (*energy flow, EF*), проходящий через экосистему (Одум, 1986).

Сезонный ход этого показателя слабо выражен в Шекснинском водохранилище, а в Рыбинском и Горьковском характеризуется летним подъемом и значительным осенним понижением (рис. 40).

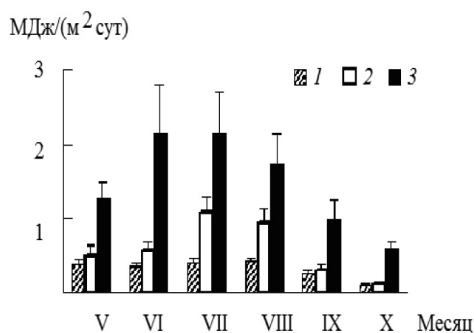


Рис. 40. Сезонные изменения потока энергии в Шекснинском (1, данные 1976–1977 гг.), Рыбинском (2, данные 1981–1982 гг.) и Горьковском (3, данные 1988–1992 гг.) водохранилищах.

Общий поток энергии возрастает в 2.5–3 раза от северного мезотрофного Шекснинского водохранилища к более южным – уме-

ренно эвтрофному Рыбинскому и эвтрофному Горьковскому, что хорошо прослеживается по сезонным данным (табл. 76). В разгар лета EF увеличивается от Ивановского водохранилища к Горьковскому и несколько снижается в Волгоградском, где этот показатель ниже, чем в Горьковском, но достоверно не отличается от EF в Рыбинском ($t=1.28$). Минимальная величина получена в эвтрофном Ивановском водохранилище, вероятно, как результат его головного положения в каскаде (с чем может быть связана меньшая аллохтонная нагрузка на водоем), а также неучтенного, но существенного в данном водоеме вклада продукции макрофитов.

В каскаде картина может меняться год от года из-за изменения потока энергии в отдельных водохранилищах (рис. 41), особенно выраженного в водоемах Средней Волги, принимающих воды крупнейших притоков.

МДж/(м²сут)

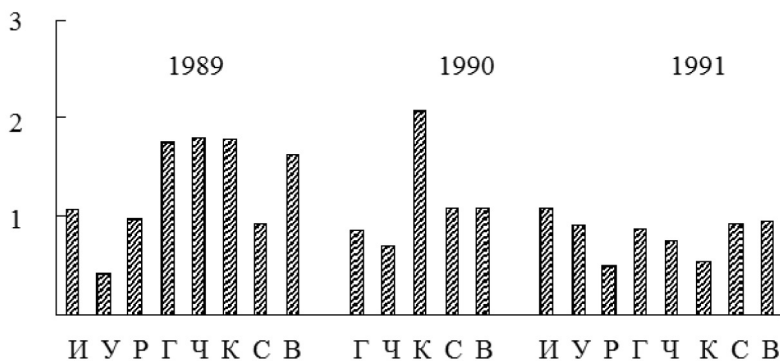


Рис. 41. Изменение потока энергии в водохранилищах каскада в летний период 1989–1991 гг.

Осредненные данные показывают, что EF достоверно возрастает от Верхней к Средней Волге ($t=4.0$, $P<0.01$) и затем несколько снижается в двух нижних водохранилищах, хотя это снижение незначимо по критерию Стьюдента ($t=1.62$). На примере Средней Волги видно, что поток энергии в разгар лета почти вдвое выше такового в раннелетний период (табл. 76).

**Характеристика потока энергии
(МДж/(м² сут)) в водохранилищах**

Водохранилище	Период наблюдения	<i>n</i>	Пределы (max/min)	Среднее	<i>C_v</i> , %
Шекснинское	V–X 1976–1977	104	0.01–0.81 (81)	0.30±0.02	67
Рыбинское	V–X 1981–1982	135	0.03–3.64 (121)	0.76±0.06	95
Горьковское	V–X 1988–1992	339	0.01–5.32 (532)	0.95±0.05	91
Иваньковское	VIII 1995	26	0.06–1.53 (25)	0.59±0.05	50
Рыбинское	VII 1989	75	0.36–2.48 (6.9)	0.97±0.05	32
Горьковское	VIII 1992	27	0.56–3.09 (5.5)	1.32±0.08	48
Волгоградское	VIII 1990	35	0.32–2.76 (8.6)	1.08±0.07	42
Верхняя Волга	VIII 1989–1991	58	0.27–2.37 (8.8)	0.80±0.05	56
Средняя Волга	VI 1990–1991	44	0.10–3.31 (33)	0.67±0.09	90
	VIII 1989–1991	88	0.14–5.39 (38)	1.27±0.10	78
Нижняя Волга	то же	68	0.32–2.80 (8.8)	1.08±0.06	52

Используя отношение максимальной и минимальной (резистентной) величин EF , можно оценить степень устойчивости экосистемы (Uehlinger, Naegeli, 1998), которая, согласно натурным данным и модельным расчетам авторов, тем выше, чем меньше это отношение. Если ориентироваться на этот показатель, то в сезонном аспекте наиболее устойчиво функционирует планктонное сообщество Шекснинского водохранилища, наименее устойчиво – Горьковского. В разгар лета устойчивость становится выше, при этом для четырех исследованных водохранилищ наиболее изменчив поток энергии в Иваньковском с его биотопически разнообразными участками. В пределах каскада более устойчиво функционируют водохранилища Верхней и Нижней Волги, наименее стабильно как в начале, так и середине лета – Средней Волги.

Осредненные для каждого водохранилища данные (табл. 77) показывают, что минимальные EF получены для мезотрофных северных Шекснинского и Угличского водохранилищ, максимальные для более южного Куйбышевского и самого южного Волгоградского. В целом же прослеживается тенденция к увеличению потока энергии с севера на юг. Соотношение максимальных и ми-

нимальных значений EF еще раз подтверждает более высокую устойчивость функционирования сообществ в мезотрофных водоемах (Шекснинском, Угличском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах), а из эвтрофных – не в долинных, а озеровидных (Рыбинское).

Таблица 77

**Изменчивость показателя суммарного потока энергии
(МДж/(м² сут)) в водохранилищах Волги**

Водохранилище	n	Пределы	Max/Min	$\bar{X} \pm m_x$	$Cv, \%$
Шекснинское	40	0.11–0.81	7.4	0.40 ± 0.03	46.4
Иваньковское	47	0.06–2.79	46.5	0.81 ± 0.05	71.1
Угличское	35	0.24–1.79	7.4	0.68 ± 0.04	64.4
Рыбинское	116	0.27–2.48	9.2	0.91 ± 0.04	45.6
Горьковское	97	0.17–3.13	18.4	0.84 ± 0.06	82.8
Чебоксарское	34	0.10–3.23	32.3	0.83 ± 0.06	78.5
Куйбышевское	56	0.17–5.39	31.7	1.35 ± 0.10	82.2
Саратовское	21	0.38–2.80	7.4	0.97 ± 0.05	50.6
Волгоградское	47	0.32–2.76	8.6	1.13 ± 0.05	52

Таблица 78

**Характеристика связи потока энергии в каскаде водохранилищ
с некоторыми факторами по средним для водоемов показателям.**
(r_s – коэффициент ранговой корреляции, P – уровень значимости)

r_s	P	Факторы
0.75–0.88	<0.05	Площадь водосбора; площадь, объем, длина, средняя глубина водоема; пул ОБ (т С), образованный при фотосинтезе; количество ОБ (т С), окисленное при деградации
-0.80– -0.83	<0.05	Оптическая глубина водоема
0.64–0.65	<0.10	$\sum A, \sum R$
0.42–0.48	<0.30	Удельный водосбор, степень открытости S_{aqu}/h_{cp} , прозрачность, глубина эвфотной зоны
0.13–0.32	>0.40	Коэффициент водообмена, $\sum A/\sum R$

Поток энергии следует рассматривать как сложный интегральный показатель функционирования сообществ, определяющий функционирование всей экосистемы и зависящий от многих факторов. Результаты корреляционного анализа (табл. 78) свидетельствуют о существенной зависимости EF от площади водосборной территории, морфометрических характеристик водоема и его оптической глубины, интегральных показателей первичной продукции и деструкции, синтезированного при фотосинтезе и окисленного при деструкции пулов ОВ. Влияния на EF таких параметров, как интенсивность водообмена, показатель удельного водосбора, глубина фотической зоны и прозрачность, а также характеристика баланса ОВ, не выявлено (коэффициенты корреляции недостоверны).

Глава 7. Роль фитопланктона в формировании подводного светового режима водохранилищ

Общие представления о формировании подводного светового поля

Проникающая в воду солнечная радиация – один из основных факторов, формирующих не только термический режим, но и биологическую продуктивность водоема. В процессе фотосинтеза преобразованная энергия Солнца переходит в качественно новую, более концентрированную форму – органическое вещество. Общие закономерности проникновения естественного излучения в толщу воды, определяемые оптическими свойствами водных масс, подробно описаны в литературе (Хатчинсон, 1969; Довгий, 1977; Ерлов, 1980; Вологдин, 1981; Чехин, 1987; Tyler, 1966; Kirk, 1983). В воду попадает солнечная энергия, поступающая на поверхность, а затем претерпевающая определенные изменения при переходе в водную среду. Падающая солнечная энергия I_0 (суммарное излучение) включает две составляющие: прямую радиацию с широким диапазоном длин волн от 290 до 3000 нм, а также рассеянную небом и облаками преимущественно коротковолновую радиацию. Максимальное количество прямой радиации заключено в области 400–900 нм, а участок видимого спектра от 350–400 до 700–710 нм, имеющий непосредственное отношение к процессам фотосинтеза, называется фотосинтетически активной радиацией (ФАР), составляющей около половины I_0 . В водной толще происходит ослабление (преломление, поглощение и рассеяние) световой энергии, а также изменение ее спектрального состава. Вода играет роль своеобразного светофильтра с переменной толщиной, при прохождении через который свет сильнее ослабляется по краям спектра. В наименьшей степени водой гасится видимая часть спектра. В морской воде и очень прозрачных озерах на большие глубины проникает синий свет, а в мутных и окрашенных пресных водах – красно-оранжевый или желто-зеленый.

К оптически активным компонентам водной среды, участвующим в преобразовании световой энергии, относится сама вода, растворенные соли, растворенное органическое вещество, минеральное и органическое взвешенное вещество или гидрозоль, включающее биогенную взвесь (планктон) (Кондратьев, Поздняков, 1988; Kirk, 1983). Часть окрашенной органики, ее водорастворимая невзвешенная фракция, имеющая желтоватый цвет и названная желтым веществом (*gilvin*), включает продукты разложения планктона, поступающий с поверхностным стоком водный гумус, а также растительные пигменты, которые обуславливают преимущественно ослабление коротковолнового излучения (Ерлов, 1980). Континентальный гумус отличается от морского наличием лигнина (Stuerner, Payn, 1976, цит. по: Копелевич, Шифрин, 1981). Присутствие окрашенного органического вещества гумусовой природы, поглощающего свет в коротковолновой области спектра, характеризуется цветностью воды.

Самая распространенная, легко определяемая характеристика общих оптических свойств воды – прозрачность по стандартному белому диску (диску Секки), называемая условной или относительной прозрачностью. Прозрачность косвенно отражает присутствие взвешенных и растворенных (окрашенных органических и минеральных) веществ, за счет которых происходит ослабление световой энергии. Приближенные оценки показывают, что диск исчезает из вида на одной и той же оптической глубине, которая оценена Йошимурой по данным Берджа и Джеди как глубина проникновения 5 % падающей радиации (Хатчинсон, 1969). (Оптической глубиной называется произведение среднего для слоя Z коэффициента вертикального ослабления на толщину этого слоя: Kirk, 1983.) При высокой прозрачности этот процент увеличивается: в аргентинском оз. Пеллигрини на глубину средней прозрачности 5.2 м проникает 16.3 % солнечной радиации (Conzonno et al, 1995). В перемешиваемых водах прозрачность одинакова на всех глубинах. Прозрачность и цветность определяют уровень энергетических процессов и степень трансформации солнечной радиации в толще воды. Облученность наиболее интенсивно убывает с глубиной при уменьшении прозрачности и увеличении цветности.

Показатели подводного светового режима волжских водохранилищ

Исследования природы ослабления световой энергии в водной толще необходимы для понимания общего метаболизма экосистемы. Обширные гидрооптические данные, полученные для пресных водоемов, включают анализ особенностей подводного светового режима водохранилищ бассейна Волги и роли фитопланктона в ослаблении подводной облученности (Ильинский, 1966; Боровкова, 1967; Пырина, 1975; Кириллова, 1970; Пырина и др., 1972; Ларин, 1973; Пырина, Рутковская, 1976; Антропогенное влияние... Ч.1, 1981; Покатилова, 1984 б, 1993; Чехин, 1987; Выхристюк, 1989; Экология фитопланктона..., 1999). Водохранилища Волги расположены в различных природно-климатических зонах – от южной тайги до полупустыни, поэтому изначальные условия формирования их радиационного режима различны. Количество приходящей на поверхность водоемов солнечной энергии закономерно возрастает с севера на юг (см. табл. 2).

Шекснинское водохранилище и особенно его озерная часть характеризуется неустойчивыми гидрооптическими условиями, зависящими от гидрометеорологической ситуации. Частые ветровые перемешивания, которым подвержено Белое озеро, вызывают взмучивание донных отложений и тем самым уменьшают прозрачность. Кроме этого, северо-западный район озера принимает окрашенные и мутные воды реки Ковжи белозерской. Терригенный материал, преобладающий в составе взвешенного вещества (Былинкина и др., 1982), угнетающе действует на развитие и фотосинтезирующую деятельность фитопланктона (Гусева, 1966; Корнева, Минеева, 1986).

Роль фитопланктона в формировании подводного светового поля в водохранилище невелика. Водоросли составляют лишь незначительную долю взвешенного вещества: вклад сухой биомассы $\sim 1\%$ массы взвеси (Ильинский, 1966; Пырина и др., 1972). Относительное содержание $X_l a$ не превышает $0.23\text{--}0.30\%$ массы взвеси при средних значениях $0.04\text{--}0.15\%$. Отношение Z_c/Z_{Xl} очень низкое, не выше 0.7 , а средние для участков в разные сезоны колеблются от 0.25 до 0.54 , что также свидетельствует о не-

большом относительном содержании фитопланктона во взвеси (табл. 79). Отметим, что в Рыбинском водохранилище вклад хлорофилльной компоненты во взвешенное вещество достигает 0.4–0.5 % при средних значениях около 0.2 % и отношение $Z_c/Z_{Хл}$ также гораздо выше (Минеева, 1999).

Таблица 79

Показатели подводного светового режима речной и озерной части Шекснинского водохранилища и достоверность различий между ними по критерию Стьюдента ($t_{0.05} \geq 1.96$)

Показатели	Речная часть			Оз. Белое			t-критерий
	пределы	среднее	Cv, %	пределы	среднее	Cv, %	
Пр, м	0.3–2.0	1.1±0.1	38	0.2–2.1	1.0±0.1	48	0.71
Цв, град	30–110	69±3	29	25–240	71±4	54	0.40
Взвесь, мг/л	4.0–64.0	11.8±1.8	105	3.3–89.6	19.8±2.3	101	2.74
Хл, мкг/л	1.9–16.2	7.4±0.5	44	0.8–46.4	6.4±0.7	92	1.16
Хл, % от ВВ	0.02–0.23	0.10±0.01	61	0.01–0.30	0.06±0.01	84	2.83
$Z_c/Z_{Хл}$	0.11–0.76	0.43±0.02	37	0.04–0.70	0.34±0.02	45	3.18
$\alpha_{ФАР}$, м ⁻¹	0.64–3.58	1.70±0.09	36	0.96–4.09	1.71±0.07	36	0.09
$\alpha_{Хл}$, м ⁻¹	0.04–0.36	0.16±0.01	44	0.02–1.02	0.14±0.01	92	1.41
$\alpha_{Хл}$, % от $\alpha_{ФАР}$	2.0–37.8	10.5±1.0	61	1.0–18.8	6.9±0.7	66	2.95
$I_0/I_{0.5м}$	1.9–36.0	7.2±1.0	98	2.6–60.0	8.2±1.1	120	0.67

Световая энергия, входящая в воду, значительно убывает уже в самых верхних слоях в результате отражения, преломления, поглощения и рассеяния. Судя по величине $I_0/I_{0.5м}$, в слое 0–50 см происходит ее ослабление от 2 до 38 раз. В среднем для периодов наблюдения оно составляет 5.3–15 в речной части и 8.7–14 раз в озерной. По этим данным нетрудно рассчитать коэффициент пропускания Q (Мокиевский, 1976, 1980), который колеблется в пределах 3–50 % и составляет в среднем 7–20 %. Наибольшее гашение энергии света водой отмечается в истоке Шексны, а также в озере при штормовой погоде. Показатель вертикального ослабления ФАР ($\alpha_{ФАР}$) изменяется в меньших пределах – от минимальных в речной и озерной части 0.64 и 0.96 м⁻¹ до максимальных 4.09 и 4.48 при средних

1.28–2.79 м⁻¹. Сходные величины получены Э. М. Гореловой для Белого и Кубенского озер (Озеро Кубенское. Ч. 1, 1977; Антропогенное влияние... Ч. 1, 1981), а также Т. Н. Покатиловой (1984 б, 1993) для отдельных станций водохранилища.

При сравнении речной и озерной части достоверные различия по критерию Стьюдента ($P \leq 0.05$) отмечены для содержания взвешенного вещества (в озере оно выше), а также для показателей, отражающих роль фитопланктона в формировании подводного светового поля (относительное содержание хлорофилла во взвеси, отношение $Z_c/Z_{Хл}$, участие хлорофилла в ослаблении ФАР). Их совокупность свидетельствует о более значительном влиянии планктонных водорослей на гидрооптический режим речной части, чем озерной. При общей для двух плесов наиболее сильной вариабельности содержания взвешенного вещества, а также показателя $I_0/I_{0.5м}$ ($Cv > 90\%$) в Белом озере получены более высокие коэффициенты вариации для всех параметров, за исключением $\alpha_{ФАР}$, что служит признаком неустойчивого светового режима озерной части водохранилища.

Все рассматриваемые показатели в той или иной степени влияют на проникновение и распространение света в толще воды, участвуя в формировании подводного светового поля. Результаты регрессионного анализа (табл. 80) показывают, что прозрачность воды в водохранилище в первую очередь определяется содержанием взвешенного вещества, в меньшей степени цветностью и слабо зависит от содержания хлорофилла. Отсутствие корреляции обнаруживается и при сопоставлении Хл со взвешенным веществом.

С ослаблением света верхним слоем воды умеренно коррелирует $\alpha_{ФАР}$, который, как и отношение $I_{нов}/I_{0.5м}$, не зависит от поступающей на поверхность водоема солнечной энергии. Последнее подтверждает репрезентативность и объективность полученных значений $\alpha_{ФАР}$, сходных с величинами, приводимыми для Белого озера по измерениям радиации подводными пиранометрами (Антропогенное влияние... Ч. 1, 1982; Покатилова, 1984 б).

Анализ факторов, влияющих на ослабление света водой в Шекснинском водохранилище, показывает, что $\alpha_{ФАР}$ и отношение $I_{нов}/I_{0.5м}$, как и в других водоемах (Вологдин, 1981; Чехин, 1987 и др.), тесно связаны с прозрачностью и содержанием взвешенного вещества. В первом случае зависимости носят криволинейный ха-

рактер, во втором они линейны. Цветность не связана с показателем вертикального ослабления, но заметно сказывается на относительном ослаблении света в верхнем 50-сантиметровом слое. Последнее соответствует характеру спектральных изменений лучистой энергии с глубиной – наиболее сильному гашению крайних участков спектра, в том числе и коротковолнового, поглощаемого окрашенным органическим веществом. Содержание хлорофилла, с которым не связаны ни прозрачность, ни взвешенное вещество, мало влияет на оптические свойства воды водохранилища. Ослабление ФАР пигментами варьирует от 0.02–0.04 до 0.36–1.02 м⁻¹ (см. табл. 79). Эта величина составляет в среднем для периодов наблюдения 5.8–13.4 % от $\alpha_{ФАР}$ в речной части водохранилища и 2.4–15.9 % в Белом озере.

Таблица 80

**Характеристика связи между показателями оптических свойств
воды Шекснинского водохранилища**

Показатели	Вид зависимости	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>r</i> ²	<i>F</i>	<i>n</i>
Пр – ВВ	$Y=aX^b$	2.97	0.49	0.62	117	73
Пр – Хл	не рассчитывали	-	-	0.08	-	150
Пр – Цв	$Y=a+bX^2$	67.59	3.76	0.37	59	102
ВВ – Хл	не рассчитывали	-	-	0.02	-	92
$\alpha_{ФАР} - I_0/I_{0.5м}$	$a+bX^3$	1.55	$6.5 \cdot 10^{-5}$	0.26	31	150
$\alpha_{ФАР} - I_0$	не рассчитывали	-	-	0.01	-	150
$\alpha_{ФАР} - \text{Пр}$	$a+b/X$	0.82	0.83	0.67	188	150
$\alpha_{ФАР} - \text{Цв}$	не рассчитывали	-	-	0.04	-	100
$\alpha_{ФАР} - \text{ВВ}$	$a+bX$	1.12	0.06	0.50	65	73
$\alpha_{ФАР} - \text{Хл}$	не рассчитывали	-	-	0.02	-	150
$I_0/I_{0.5м} - I_0$	не рассчитывали	-	-	0.01	-	150

В волжском каскаде выявлено значительное разнообразие гидрооптических условий и широкий диапазон определяющих их параметров: цветности, прозрачности, содержания взвешенного вещества, показателей ослабления ФАР (табл. 81). Оптические свойства воды в каскаде изменяются с севера на юг, свидетельствуя об улучшении подводного светового режима в водохранилищах Нижней Волги и отчасти отражая зональные особенности водоемов. Прозрачность воды увеличивается, а цветность и содержание взвешенно-

го вещества снижаются на наиболее глубоком нижнем участке Волги. В каждом водохранилище наблюдается определенная вариабельность и прозрачности, и цветности, связанные с локальными условиями (Литвинов, Минеева, 1997). Содержание взвешенного вещества колеблется в широком диапазоне от 2–7 мг/л до 35 мг/л. Наиболее изменчиво оно в Ивановском, Рыбинском, Чебоксарском водохранилищах, где отмечено 8–10-кратные различия между предельными величинами. Снижение количества взвеси от верхних водохранилищ к нижним хорошо согласуется с ростом прозрачности. Монотонность изменения гидрооптических характеристик в волжском каскаде нарушается на Средней Волге, принимающей воды двух крупнейших притоков – рек Оки и Камы и в наибольшей степени подверженной антропогенному воздействию (Минеева, 2005 а).

В составе взвешенного вещества водохранилищ значительная доля принадлежит терригенному материалу (Волга и..., 1978). Однако, по данным Н. А. Зиминевой (1967), в Рыбинском водохранилище органическое вещество в среднем составляло 40–50 % взвеси с колебаниями в пределах 15–90 %, а доля сухой биомассы водорослей достигала 23 % (Ильинский, 1966; Пырина и др., 1972). Относительное содержание Хл *a* во взвешенном веществе всех водохранилищ каскада выше, чем в Шекснинском, особенно в эвтрофных Ивановском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах (0.74–1.1 %). Аналогичная тенденция выявляется при сравнении олиготрофных и эвтрофных озер (Алимов и др, 1979). В целом вклад фитопланктона во взвешенное вещество невелик. Об этом свидетельствует отношение $Z_c/Z_{Хл}$, средние величины которого во всех водохранилищах хотя и выше, чем в Шекснинском, но не достигают единицы (табл. 81). Однако в каждом водоеме отмечаются ситуации, когда $Z_c/Z_{Хл}$ приближается к единице, что должно соответствовать преобладанию планктонной взвеси и, как правило, свойственно периодам массового развития синезеленых водорослей.

Ощутимое ослабление ФАР во всех водохранилищах наблюдается уже в верхних слоях воды. Показатель $I_0/I_{0.5м}$ свидетельствует о том, что в Верхней Волги в слое 0–50 см происходит в основном 4–10-кратное гашение облученности, а в единичных случаях отношение $I_0/I_{0.5м}$ возрастает до 22–59. Последнее отме-

Таблица 81

Показатели подводного светового режима водохранилищ Волги
(над чертой пределы, под чертой средние со стандартной ошибкой)

Водохранилище	Пр, м	Цв, град	ВВ, мг/л	Хл, мкг/л	Хл, % от ВВ	Z_c/Z_{chl}	α_{chl} м ⁻¹	$I/I_{0,5 м}$	α_{chl} м ⁻¹	$\alpha_{chl}/\alpha_{chl^{рас}}$ %
Иваньковское	<u>0.4–2.0</u>	<u>50–110</u>	<u>4.1–35.0</u>		<u>0.08–0.75</u>	<u>0.16–1.00</u>	<u>0.99–2.20</u>	<u>4.9–59.7</u>	<u>0.10–1.64</u>	<u>7.2–94.3</u>
	0.97±0.04	65±2	10.1±1.2	26.8±2.9	0.29±0.03	0.65±0.03	1.46±0.03	11.2±1.4	0.59±0.06	38.7±3.7
	<u>0.9–1.6</u>	<u>50–70</u>	<u>7.5–10.0</u>		<u>0.06–0.32</u>	<u>0.26–0.92</u>	<u>0.92–1.54</u>	<u>7.0–12.2</u>	<u>0.08–0.70</u>	<u>7.1–45.3</u>
Рыбинское	1.15±0.04	59±4	8.5±0.4	9.9±1.2	0.16±0.04	0.52±0.03	1.35±0.03	7.8±0.3	0.22±0.03	15.9±1.8
	<u>0.2–2.5</u>	<u>35–150</u>	<u>3.2–25.0</u>		<u>0.05–0.45</u>	<u>0.23–1.04</u>	<u>0.89–1.83</u>	<u>5.9–30.9</u>	<u>0.09–1.15</u>	<u>6.8–84.5</u>
	1.19±0.03	57±2	8.4±0.8	22.7±1.7	0.12±0.01	0.72±0.02	1.19±0.01	11.7±1.5	0.50±0.04	41.9±2.9
Горьковское	<u>0.6–1.4</u>	<u>35–75</u>	<u>5.3–9.5</u>		<u>0.12–1.10</u>	<u>0.37–1.00</u>	<u>1.01–2.09</u>	<u>6.0–18.8</u>	<u>0.07–1.03</u>	<u>5.0–90.9</u>
	0.96±0.02	46±1	7.5±0.4	18.9±1.5	0.42±0.11	0.57±0.02	1.47±0.02	9.0±0.2	0.42±0.03	29.2±2.6
	<u>0.6–1.5</u>	<u>40–75</u>	<u>2.2–21.7</u>		<u>0.13–0.74</u>	<u>0.26–1.02</u>	<u>1.23–1.83</u>	<u>5.9–13.3</u>	<u>0.07–1.21</u>	<u>4.3–74.9</u>
Чебоксарское	1.03±0.04	54±2	9.1±2.4	16.1±2.6	0.28±0.09	0.55±0.03	1.48±0.03	8.4±0.4	0.35±0.06	23.7±3.8
	<u>0.5–1.8</u>	<u>30–75</u>	<u>3.2–11.3</u>		<u>0.03–0.36</u>	<u>0.26–1.08</u>	<u>1.06–1.99</u>	<u>5.2–16.5</u>	<u>0.05–1.07</u>	<u>3.8–61.3</u>
	1.22±0.03	47±2	6.3±0.5	14.1±2.7	0.16±0.02	0.62±0.04	1.36±0.02	7.3±0.2	0.31±0.06	23.0±4.8
Саратовское	<u>1.3–1.9</u>	<u>30–50</u>	<u>3.0–7.0</u>		<u>0.09–0.40</u>	<u>0.43–0.81</u>	<u>1.12–1.33</u>	<u>5.0–6.7</u>	<u>0.06–0.33</u>	<u>4.8–26.0</u>
	1.56±0.04	38±2	4.5±0.7	10.9±2.4	0.24±0.04	0.73±0.06	1.22±0.01	5.7±0.1	0.24±0.05	19.7±4.4
	<u>1.2–2.6</u>	<u>20–40</u>	<u>2.7–4.7</u>		<u>0.09–0.25</u>	<u>0.34–1.09</u>	<u>0.99–1.66</u>	<u>4.2–10.5</u>	<u>0.04–0.97</u>	<u>3.6–75.4</u>
Волгоградское	1.47±0.05	33±1	3.5±0.3	9.5±0.9	0.17±0.03	0.65±0.02	1.26±0.02	6.2±0.2	0.21±0.02	16.4±1.6

чено на станциях высокоэвтрофного Шошинского плеса Ивановского водохранилища и на мелководьях Рыбинского. Если оценивать этот эффект с помощью коэффициента пропускания Q , то его величины соответственно изменяются от 10–25 % до 2–5 %. Показатель вертикального ослабления ФАР варьирует от 0.89 до 2.20 м⁻¹ (средние 0.99–1.50 м⁻¹) и укладываются в одни и те же пределы во всех трех водохранилищах (табл. 81). На Средней Волге ослабление облученности слоем 0–50 см колеблется от 5 до 18 раз ($Q=5\text{--}20\%$), $\alpha_{\text{ФАР}}$ изменяется от 1.01 до 2.09 м⁻¹, их средние значения близки к полученным для Верхней Волги. В более прозрачных и менее окрашенных водах Нижней Волги оба показателя характеризуются более низкими и менее изменчивыми значениями: $\alpha_{\text{ФАР}}$ составляет 0.99–1.66 м⁻¹, $I_0/I_{0.5} - 4\text{--}10$ (в среднем 1.18–1.28 м⁻¹ и 5.4–6.1), соответствующие значения Q равняются 10–25 % и 16–18 %. Все полученные величины укладываются в пределы, приводимые в литературе, в том числе и для волжских водохранилищ (Вологдин, 1981; Довгий, 1977, 1983; Мокиевский, 1976, 1980; Покатилова, 1984 а, б; Пырина и др., 1972; Чехин, 1987; Bindloss, 1976; Jewson, 1976; Megard et al., 1979; Talling, 1971; Tilzer, 1983). В более прозрачной морской воде $\alpha_{\text{ФАР}}$ ниже (Возняк, 1987 и др.).

Предыдущие исследователи отмечали незначительное участие водорослей планктона в ослаблении подводной облученности в волжских водохранилищах в 1960-х годах, не давая количественных оценок (Пырина и др., 1972). За прошедшие десятилетия картина могла измениться, как показано для мелководного эвтрофного оз. Окичоби (Флорида), где выявлено прогрессивное увеличение относительного вклада растительных пигментов в общее ослабление света с 1980 по 1992 гг. (Havens, 1995). По нашим расчетам, показатель ослабления световой энергии хлорофиллом ($\alpha_{\text{Хл}}$) изменяется в широком диапазоне (табл. 81). На Верхней Волге при колебаниях $\alpha_{\text{Хл}}$ от 0.08 до 1.45 м⁻¹ (средние 0.13–0.54 м⁻¹) вклад хлорофилльной компоненты в общее ослабление ФАР составляет в среднем для водоемов 12–44 %, для отдельных станций от 7–12 до 94 %. Максимальные величины $\alpha_{\text{Хл}}$ получены для Ивановского и Рыбинского водохранилищ в разгар летней вегетации фитопланктона. Известно, что вклад планктонных водорослей в общее ослабление света в воде мелководных водоемов зависит от метеорологических

условий и увеличивается при штилевой солнечной погоде (Havens, 1994). Именно в такие периоды отмечается массовое развитие синезеленых. На Средней Волге предельные значения α_{χ_l} несколько ниже – от 0.05 до 1.14 м⁻¹, а средние для водоемов – такие же, как в Верхней Волге, в Горьковском водохранилище, но более низкие в двух других. По отношению к $\alpha_{\Phi AP}$ это составляет от 4 до 90 % (в среднем от 7 до 47 %) при максимуме в разгар лета. На Нижней Волге изменчивость обеих характеристик выражена еще в меньшей степени. Предельные (0.04–0.97 м⁻¹) и средние (0.14–0.23 м⁻¹) значения α_{χ_l} ниже, чем в остальных водохранилищах каскада. Вклад фитопланктона в ослабление ФАР более стабилен и также ниже, чем в других водохранилищах (в среднем 12–19 % $\alpha_{\Phi AP}$). Полученные величины представляются реальными. Так, в шведском оз. Норвикен от 46 до 68 % ослабления света обусловлено фитопланктоном (Ahlgren, 1970), в озерах дельты Дуная – 64 % (Cristofor et al., 1994), в оз. Выртсъярв – около 30 % (Ныгес, 1987), в морской воде в среднем до 40 % вклада в общий показатель вертикального ослабления ФАР дает хлорофилл (Smith, 1982). Роль фитопланктона особенно велика в водоемах с высокой (более 5 м) прозрачностью и низкими показателями ослабления облученности (Conzonno et al, 1995).

Все рассматриваемые показатели в той или иной степени связаны между собой, что подтверждают результаты регрессионного анализа. Однако и качественный характер, и количественное выражение зависимостей меняется на разных участках каскада (табл. 82).

Зависимость между прозрачностью воды и содержанием взвеси для всего массива данных, а также отдельно рассчитанная для Верхней, Средней и Нижней Волги носит отрицательный характер при умеренной тесноте связи между переменными ($r^2 < 0.5$). В трех случаях из четырех, за исключением Средней Волги, она нелинейна. Самая низкая величина коэффициента детерминации r^2 получена для верхневолжских водохранилищ. Умеренные и также нелинейные зависимости выявлены между прозрачностью воды и обилием фитопланктона (содержанием хлорофилла). Величины r^2 при этом демонстрируют тенденцию, противоположную зависимостям прозрачности от содержания взвеси: максимальный r^2 получен для водохранилищ Верхней Волги, минимальный – для Средней. Параболический характер этой зависимости объясняют тем, что рост

хлорофилла до определенного предела обуславливает рассеяние света, а затем поглощение начинает преобладать над рассеянием (Чехин, 1987; Carlson, 1977; Lind, 1986). С содержанием хлорофилла связана довольно высокая, особенно для Верхней и Нижней Волги, доля изменчивости взвешенного вещества. Цветность воды умеренно влияет на прозрачность в каскаде, более тесная зависимость между этими показателями выявляется только в водохранилищах Нижней Волги, для двух других участков корреляция слабая.

Таблица 82

Характеристика связи между показателями оптических свойств воды для разных участков каскада

Участок	Вид зависимости	a	b	r^2	F	n
Прозрачность – взвесь						
Весь каскад	$Y=aX^b$	2.453	-0.365	0.46	78.5	93
Верхняя Волга	$Y=a+bX^{0.5}$	1.778	-0.217	0.27	17.9	51
Средняя Волга	$Y=a+bX$	1.615	-0.061	0.43	19.9	28
Нижняя Волга	$Y=a+bX^2$	1.369	3.418	0.39	7.7	14
Прозрачность – хлорофилл						
Весь каскад	$Y=a+bX^{0.5}$	1.550	-0.101	0.24	151.8	471
Верхняя Волга	$Y=a+bX^{0.5}$	1.668	-0.122	0.37	135.7	234
Средняя Волга	$Y=a+bX^{0.5}$	1.299	-0.062	0.18	36.4	171
Нижняя Волга	$Y=a+bX^2$	1.418	2.860	0.33	31.4	66
Прозрачность – цветность						
Весь каскад	$Y=a+bX^2$	0.969	384.3	0.12	45.4	350
Верхняя Волга	не рассчитывали	-	-	0.02	-	140
Средняя Волга	не рассчитывали	-	-	0.02	-	146
Нижняя Волга	$Y=a+bX^2$	1.257	280.3	0.22	13.6	64
Взвесь – хлорофилл						
Весь каскад	$Y=aX^b$	4.089	0.214	0.20	22.2	90
Верхняя Волга	$Y=a+bX^2$	7.270	0.003	0.43	36.7	51
Средняя Волга	$Y=a+bX^{0.5}$	5.095	0.434	0.14	4.3	28
Нижняя Волга	$Y=a+bX^2$	2.861	0.013	0.52	13.0	12

При рассмотрении отдельных водохранилищ выявляются присущие каждому из них особенности, которые нивелируются в общем массиве данных. Так, содержание взвешенного вещества существенно влияет на прозрачность во всех водохранилищах, кроме Рыбинского (табл. 83). В Рыбинском и Иваньковском про-

зрачность в значительной степени зависит от содержания хлорофилла, в Горьковском и Волгоградском теснота связи умеренная, в остальных зависимость недостоверна. Теснота связи прозрачности с цветностью умеренная, величины r^2 значимы в Угличском, Горьковском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах. Количество взвешенного вещества тесно коррелирует с содержанием хлорофилла в водохранилищах Верхней и Нижней Волги.

Таблица 83

**Корреляционные матрицы для показателей
оптических свойств воды водохранилищ**

Показатель	Пр	Цв	Взвесь	Пр	Цв	Взвесь
Пр	Иваньковское ($n=47, r_{0.05}=0.29$)			Чебоксарское ($n=34, r_{0.05}=0.33$)		
	1.00			1.00		
	-0.06	1.00		-0.28	1.00	
	-0.65	0.07	1.00	-0.84	-0.26	1.00
Цв	-0.54	0.31	0.66	-0.28	-0.21	0.34
Взвесь	Угличское ($n=35, r_{0.05}=0.32$)			Куйбышевское ($n=57, r_{0.05}=0.25$)		
Хл	1.00			1.00		
Пр	-0.41	1.00		-0.41	1.00	
Цв	-0.58	0.74	1.00	-0.72	-0.25	1.00
Взвесь	-0.24	0.55	0.96	0.09	-0.23	-0.05
Хл	Рыбинское ($n=157, r_{0.05}=0.17$)			Саратовское ($n=21, r_{0.05}=0.43$)		
Пр	1.00			1.00		
Цв	-0.06	1.00		-0.27	1.00	
Взвесь	-0.08	0.30	1.00	-0.66	0.28	1.00
Хл	-0.55	-0.16	0.47	0.03	-0.36	0.53
Пр	Горьковское ($n=97, r_{0.05}=0.20$)			Волгоградское ($n=48, r_{0.05}=0.28$)		
	1.00			1.00		
	-0.36	1.00		-0.40	1.00	
	-0.78	0.40	1.00	-0.43	0.01	1.00
Цв	-0.28	-0.19	0.20	-0.34	-0.06	0.99
Взвесь						
Хл						

Примечание. Здесь и в табл. 85 выделены коэффициенты корреляции, достоверные при $P \leq 0.05$.

Выявленные тенденции базируются на достаточно большом массиве данных, относящихся к различным годам и сезонам. В отдельные периоды картина может меняться. Так, для Куйбышевского водохранилища в августе 1985 г. была отмечена тесная корреляция прозрачности не только с содержанием взвеси, но и с хлорофиллом (Чехин, 1987). В ряде случаев отмечена положительная корреляция между хлорофиллом и цветностью, стимулирующее химическое воздействие которой на фитопланктон может быть сильнее отрицательного оптического (Гусева, 1966).

Для анализа зависимостей между показателями ослабления ФАР и оптическими характеристиками водной массы (табл. 84) мы использовали данные, полученные в летний период – при температуре воды 17–21°C и приходящей на поверхность суммарной солнечной радиации 16.5–20.0 МДж/(м² сут). Показатель вертикального ослабления ФАР в каскаде водохранилищ тесно связан с содержанием взвешенного вещества, но умеренно с прозрачностью, цветностью и содержанием хлорофилла (r^2 соответственно выше и ниже 0.5). Такие же тенденции сохраняются и для Верхней Волги. В водохранилищах Средней и Нижней Волги теснота связи $\alpha_{\text{ФАР}}$ с содержанием взвешенного вещества становится умеренной, а связь с прозрачностью, наоборот, приобретает почти функциональный характер. На Средней Волге $\alpha_{\text{ФАР}}$ не зависит от содержания хлорофилла, а на Нижней не связан с цветностью воды. Отношение $I_0/I_{0.5\text{м}}$ для всего каскада в наибольшей степени зависит от прозрачности и содержания взвеси и умеренно связано с цветностью и хлорофиллом. Близкие величины r^2 между $I_0/I_{0.5\text{м}}$ и тремя названными показателями получены для Верхней Волги, однако цветность здесь никак не влияет на ослабление света в верхнем слое воды. Для Средней и Нижней Волги выявлен такой же характер зависимостей $I_0/I_{0.5\text{м}}$ от оптических характеристик воды, как и для $\alpha_{\text{ФАР}}$, только в нижних водохранилищах это отношение не зависит от цветности. Большинство полученных зависимостей носит нелинейный характер и аппроксимируется степенными уравнениями. Линейными уравнениями удовлетворительно описывается влияние фитопланктона, и только в водохранилищах Нижней Волги связь между $I_0/I_{0.5\text{м}}$ и хлорофиллом нелинейна.

Здесь же, а также для Средней Волги получены линейные зависимости между $I_0/I_{0.5M}$ и содержанием взвеси (табл. 84).

Таблица 84

**Характеристика зависимости $\alpha_{ФАР}$ и $I_0/I_{0.5M}$
от оптических показателей воды для разных участков каскада**

Показатели	Вид зависимости	a	b	r^2	F	n
1	2	3	4	5	6	7
Все водохранилища						
$\alpha_{ФАР}$ – Пр	$Y=a+bX^{0.5}$	2.051	-0.697	0.27	144.2	388
$\alpha_{ФАР}$ – Цв	$Y=a+bX^{-1}$	1.594	-10.89	0.12	34.4	263
$\alpha_{ФАР}$ – ВВ	$Y=a+bX^{0.5}$	0.859	0.199	0.69	176.7	80
$\alpha_{ФАР}$ – Хл	$Y=a+bX$	1.266	0.002	0.11	45.8	388
$I_0/I_{0.5M}$ – Пр	$Y=a+bX^{-2}$	4.008	4.899	0.76	1224	383
$I_0/I_{0.5M}$ – Цв	$Y=a+bX^{-1} *$	11.07	-146.7	0.19	51.9	210
$I_0/I_{0.5M}$ – ВВ	$Y=a+bX$	4.573	0.383	0.69	171.8	80
$I_0/I_{0.5M}$ – Хл	$Y=a+bX$	6.519	0.104	0.23	113.4	383
Верхняя Волга						
$\alpha_{ФАР}$ – Пр	$Y=a+bX^{2.5}$	1.333	-0.143	0.19	46.2	201
$\alpha_{ФАР}$ – Цв	$Y=a+bX^{-2}$	1.576	-706.8	0.30	47.0	112
$\alpha_{ФАР}$ – ВВ	$Y=a+bX^{0.5}$	0.908	0.193	0.67	70.2	37
$\alpha_{ФАР}$ – Хл	$Y=a+bX^{**}$	1.176	0.004	0.22	53.1	124
$I_0/I_{0.5M}$ – Пр	$Y=a+b/X^{-1.5}$	1.590	8.272	0.79	717.5	196
$I_0/I_{0.5M}$ – Цв	не рассчитывали	-	-	0.02	-	112
$I_0/I_{0.5M}$ – ВВ	$Y=a+bX$	4.820	0.393	0.69	77.9	37
$I_0/I_{0.5M}$ – Хл	$Y=a+bX$	7.313	0.127	0.20	47.3	187
Средняя Волга						
$\alpha_{ФАР}$ – Пр	$Y=aX^b$	2.451	-2.337	0.99	1011955	118
$\alpha_{ФАР}$ – Цв	$Y=a+bX^{-2}$	1.570	-253.7	0.10	10.5	95
$\alpha_{ФАР}$ – ВВ	$Y=a+bX^{1.5}$	1.222	0.008	0.45	21.5	29
$\alpha_{ФАР}$ – Хл	не рассчитывали			0.05		127
$I_0/I_{0.5M}$ – Пр	$Y=a+bX^{1.5}$	3.378	4.656	0.99	538773	118

1	2	3	4	5	6	7
$I_0/I_{0.5m}$ – Цв	$Y=a+bX^{1.5}$	9.136	-443.3	0.10	10.1	97
$I_0/I_{0.5m}$ – ВВ	$Y=a+bX$	5.799	0.191	0.39	17.1	29
$I_0/I_{0.5m}$ – Хл	$Y=a+bX^{***}$	6.632	0.090	0.28	46.6	127
Нижняя Волга						
$\alpha_{\Phi AP}$ – Пр	$Y=aX^b$	2.490	-2.400	0.999	10^5	69
$\alpha_{\Phi AP}$ – Цв	не рассчитывали	-	-	0.07	-	54
$\alpha_{\Phi AP}$ – ВВ	$Y=a+bX^{1.5}$	1.299	-0.714	0.39	7.6	14
$\alpha_{\Phi AP}$ – Хл	$Y=a+bX^{****}$	1.140	0.012	0.22	18.4	69
$I_0/I_{0.5m}$ – Пр	$Y=a+bX^{1.5}$	3.221	4.831	0.99	45073	69
$I_0/I_{0.5m}$ – Цв	не рассчитывали	-	-	0.06	-	54
$I_0/I_{0.5m}$ – ВВ	$Y=a+bX$	4.731	0.213	0.36	6.7	14
$I_0/I_{0.5m}$ – Хл	$Y=a+bX^3^{****}$	5.661	0.0003	0.25	21.7	69

* для цветности ниже 70 град; ** данные сглажены; *** для концентраций <100 мкг/л; **** для концентраций <20 мкг/л.

Показатели ослабления подводной облученности ($\alpha_{\Phi AP}$ и $I_0/I_{0.5m}$) в каскаде изменяются синхронно, участие водорослей планктона в ослаблении света возрастает на станциях с высоким содержанием хлорофилла. Как и в Шекснинское водохранилище, где $\alpha_{\Phi AP}$ и $I_{нов}/I_{0.5m}$ получены на основании непосредственных измерений надводной и подводной облученности, в водохранилищах каскада оба рассматриваемых показателя не зависят от энергии падающей радиации (r^2 0.02 и 0.04). Это подтверждает репрезентативность и объективность данных, полученных расчетным путем по измерениям солнечной радиации, поступающей на поверхность водоема.

Связь между показателями ослабления подводной облученности, прозрачностью и цветностью воды, концентрациями взвешенного вещества, хлорофилла или сестона рассматривают многие авторы (Арз, Толстяков, 1969; Кириллова, 1970; Ковалевская, 1970; Бульон, 1977; Довгий, 1977, 1983; Шерстянкин, 1978; Маньковский, 1979; Вологдин, 1981; Кожова, Паутова, 1983; Мокиевский и др., 1984; Паутова и др., 1984; Чехин, 1987; Talling, 1960;

Rpemer, Hoagland, 1979; Tilzer, 1983; Effler, 1986; Townsend et al., 1996 и др.).

Зависимость показателя ослабления ФАР от прозрачности, для которой характерны высокие коэффициенты корреляции, обычно имеет вид $\alpha = b\text{Пр}^{-1}$ или $\alpha = a + b\text{Пр}^{-1}$. Численное выражение этой связи в осредненном виде, рассчитанное по литературным данным (Чехин, 1987, с. 54, табл. 13), выглядит следующим образом:

$$\alpha = (0.62 \pm 0.15) + (1.86 \pm 0.11) \text{Пр}^{(-0.90 \pm 0.03)} \quad (9)$$

Из полученных нами такой же вид эта зависимость имеет лишь в Шекснинском водохранилище, где она рассчитана по данным сезонных наблюдений (см. табл. 79). Однако угловой коэффициент в уравнении более низкий. В остальных случаях уравнения регрессии отличаются от уравнения (9) как показателями степени, так и угловыми коэффициентами. Это может быть обусловлено рядом причин и субъективного, и объективного характера. Так, при расчетах $\alpha_{\text{ФАР}}$ в ряде работ использованы не натуральные, а десятичные логарифмы; кроме этого, нам стала доступна вычислительная техника, дающая широкий выбор количественных выражений для наиболее адекватного описания искомых зависимостей. Но в то же время можно предположить, что такова особенность водохранилищ, для которых, в частности, и классические связи типа «хлорофилл – общий фосфор» выглядят иначе, чем для озер. Линейная зависимость между $\alpha_{\text{ФАР}}$ и содержанием хлорофилла получена и другими исследователями (Talling 1960; Tilzer, 1983). Свободный член отражает неводородное ослабление света. Флуктуации показателей ослабления ФАР в каждом водохранилище, зависящие (как будет показано ниже) от содержания взвеси, при небольших глубинах могут быть связаны и с составом донных отложений. Так, для мелководного эвтрофного оз. Окичоби (Флорида) ослабление света взвесью было максимальным в центральной части озера, занятой мягкими илами, и минимально – в прибрежье с плотным песком (Havens, 1995).

В отдельных водохранилищах тесная обратная зависимость $\alpha_{\text{ФАР}}$ от прозрачности, а также прямая – от содержания взвеси

получена во всех, кроме Рыбинского; от цветности – умеренная и прямая в Рыбинском и Угличском, от хлорофилла – только в Ивановском. Отношение $I_0/I_{0.5m}$ тесно коррелирует с прозрачностью во всех без исключения водохранилищах, с содержанием взвеси – во всех, кроме Рыбинского, но наиболее тесно – в Ивановском и средневолжских; с цветностью – только в Горьковском, с содержанием хлорофилла – в Ивановском и Рыбинском (табл. 85).

Таблица 85

Коэффициенты корреляции между гидрооптическими характеристиками и показателями оптических свойств воды

Показатель	Прозрачность	Цветность	Взвесь	Хлорофилл
Ивановское водохранилище ($n=47, r_{0.05}=0.29$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.63	0.08	0.82	0.64
$I_0/I_{0.5m}$	-0.67	0.08	0.83	0.30
Угличское водохранилище ($n=28, r_{0.05}=0.37$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.69	0.41	0.58	0.31
$I_0/I_{0.5m}$	-0.79	0.41	0.58	0.06
Рыбинское водохранилище ($n=117, r_{0.05}=0.18$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.27	0.48	0.08	0.18
$I_0/I_{0.5m}$	-0.70	-0.21	0.08	0.61
Горьковское водохранилище ($n=52, r_{0.05}=0.27$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.64	-0.34	0.76	-0.06
$I_0/I_{0.5m}$	-0.79	-0.31	0.74	0.41
Чебоксарское водохранилище ($n=27, r_{0.05}=0.38$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.97	0.26	0.87	0.23
$I_0/I_{0.5m}$	-0.93	0.24	0.88	0.20
Куйбышевское водохранилище ($n=49, r_{0.05}=0.28$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.96	0.36	0.77	-0.06
$I_0/I_{0.5m}$	-0.88	0.30	0.78	-0.05
Саратовское водохранилище ($n=21, r_{0.05}=0.43$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-1.00	0.33	0.66	-0.03
$I_0/I_{0.5m}$	-0.99	0.35	0.66	-0.03
Волгоградское водохранилище ($n=48, r_{0.05}=0.29$)				
$\alpha_{\text{ФАР}}$	-0.96	0.39	0.41	0.30
$I_0/I_{0.5m}$	-0.91	0.39	0.40	0.27

По сравнению с Шекснинским в волжских водохранилищах более заметный вклад в формирование подводного светового режима вносят водоросли планктона. При среднем относительном количестве хлорофилла, составляющем 0.07–0.42 % массы взвеси, с его содержанием связано 33–37 % изменчивости для прозрачности, 43–52 % для содержания взвешенного вещества, около 22 % для $\alpha_{\text{ФАР}}$ в трех верхних и двух нижних водохранилищах. На этом фоне при довольно высоком обилии фитопланктона в водохранилищах Средней Волги его влияние на гидрооптический режим слабее и приоритетное положение занимает взвешенное вещество. Указанные различия отражают участие водорослей в ослаблении световой энергии в толще воды и в конечном итоге определяют доступность этой энергии для процессов фотосинтеза, что обеспечивает тот или иной уровень первичного продуцирования. На примере Великих озер показано заметное увеличение $\alpha_{\text{ФАР}}$ при высоких величинах первичной продукции и содержании хлорофилла в оз. Мичиган по сравнению с оз. Онтарио (Sager, Millard, 1993).

Опыт оптической классификации вод водохранилищ

Систематизация данных по подводной облученности позволила подойти к разработке оптических классификаций природных вод. Первые шаги в этом направлении были предприняты для океанических вод, результатом чего стали уравнения связи между показателями ослабления, вертикального ослабления естественного потока, индексом цвета воды, коэффициентом пропускания, мутностью, условной прозрачностью, количеством сестона, фитопланктона и хлорофилла. Классификация Н. Ерлова основана на спектральных коэффициентах пропускания при опорной длине волны 475 нм. Изначально автором выделены три типа океанических вод со специфическими кривыми пропускания, в дальнейшем к ним были добавлены еще две промежуточные группы, а также девять типов прибрежных вод (Ерлов, 1980). Классификация В. Н. Пелевина и В. А. Рутковской (1977) базируется на изменении показателя спектрального ослабления солнечного излучения при 500 нм. Для океанических акваторий без терригенной

взвеси, где ослабление света обусловлено в основном наличием фитопланктона и пигментированных детритных частиц, Смит и Бейкер (Smith, Baker, 1978 a, b) предложили биооптическую классификацию, основанную на содержании хлорофилл-подобных пигментов с концентрациями 0.03–10 мкг/л. Еще одна классификация океанических вод разработана в результате анализа спектральных кривых удельного поглощения пигментами, растворенной органикой и гидрозоле (Prieur, Sathyendranath, 1981).

Предварительная оптическая классификация пресных вод, предложенная для австралийских озер (Kirk, 1983), была основана на измерениях спектров поглощения растворимой и взвешенной фракций. Выделенные типы вод соответствуют преобладанию в ослаблении света определенного оптически активного компонента: фитопланктона (тип *A*), триптона (*T*), желтого вещества (*G*), самой воды (*W*) или отражают смешанный характер ослабления (типы *GA*, *GT*, *WG*). Первая оптическая классификация вод озер и водохранилищ по величине ослабления водными массами проникающей радиации в зависимости от прозрачности, цветности и доли длинноволновой радиации в интегральном потоке предложена К. А. Мокиевским (1976, 1980). Выделенные им семь групп и четыре подгруппы вод могут быть связаны с трофией озер и качеством воды. Шесть классов пресных вод выделяет Л. П. Чехин (1984, 1987) на основании 91 серии измерений, включающей более 20 показателей (спектральные показатели вертикального ослабления облученности (α_λ) с длинами волн 400, 450, 500, 550, 600, 680 нм; прозрачность, цветность, содержание взвеси, перманганатная и бихроматная окисляемость, содержание органического вещества; глубина станции, высота солнца, облачность, высота волны). Однако при переходе от класса к классу не перекрывается лишь один признак α_{500} , который линейно связан с другими показателями ослабления.

Для водохранилищ Волги получены достаточно тесные зависимости между показателями оптических свойств воды (табл. 80, 82–85). При их анализе наше внимание привлекла связь $\alpha_{\text{ФАР}}$ с прозрачностью воды. На графике (рис. 42) четко прослеживаются три линии. Первая зависимость аппроксимируется линейным уравнением (10), две другие, имеющие практически функциональный

характер, – степенными уравнениями (11) и (12) с различающимися в 2.3 раза показателями степени:

$$\alpha_{\Phi AP1} = 2.159 \, 0.362 \, \text{Пр} \quad (r^2=0.209, F=5.8, n=23) \quad (10)$$

$$\alpha_{\Phi AP2} = 1.468 \, \text{Пр}^{0.433} \quad (r^2=0.998, F=140195, n=398) \quad (11)$$

$$\alpha_{\Phi AP3} = 1.039 \, \text{Пр}^{0.283} \quad (r^2=0.994, F=15260, n=93) \quad (12)$$

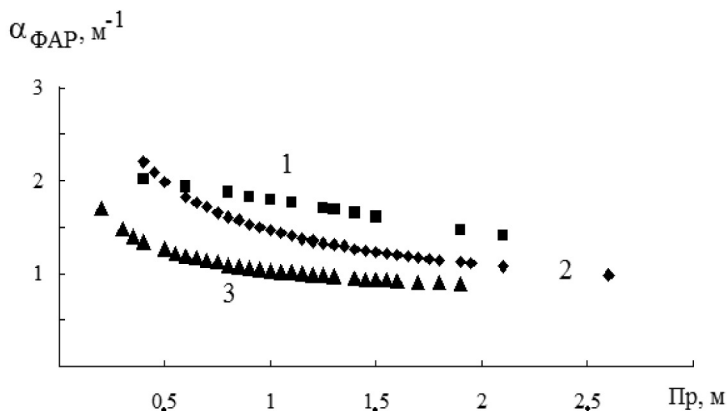


Рис. 42. Связь $\alpha_{\Phi AP}$ с прозрачностью воды.
Кривые 1–3 соответствуют выделенным классам (табл. 87)

В соответствии с полученными зависимостями мы объединили станции наблюдения в три класса (табл. 86) и для каждого рассчитали средние показатели (табл. 87). В результате выявилась четкая картина. Первый класс сформировали только шекснинские данные, но не все, а относящиеся к июлю 1976 г., июню 1977 г. и (лишь озерные станции) к июлю 1977 г. (класс I в табл. 86; линия 1 на графике рис. 42). Во второй класс вошло подавляющее большинство волжских данных, а также шекснинские, относящиеся к августу 1977 и июлю 1977 г. в речной части (класс II; кривая 2). Третий класс (кривая 3) объединил данные, полученные в 1989 г. на Верхней Волге и Горьковском водохранилище.

**Характеристика данных, вошедших в классы
с различной зависимостью $\alpha_{\text{ФАР}}$ – прозрачность»**

Класс	Число станций	Водохранилище	Периоды наблюдения
I	30	Шекснинское	1976, VII; 1977, VI, VII
II	317	Шекснинское	1977, VII, VIII
		Иваньковское	1979, VII; 1991, VIII; 1995, VIII
		Угличское	1979, VII; 1991, VIII
		Рыбинское	1992–1995, VII–VIII
		Горьковское	1990–1992, VIII
		Чебоксарское	1989–1991, VI, VIII
		Куйбышевское	1989–1991, VI, VIII
		Саратовское	1990, 1991, VIII
		Волгоградское	1990, 1991, VIII
III	95	Иваньковское	1989, VIII
		Угличское	1989, VIII
		Рыбинское	1989, VII
		Горьковское	1989, VIII

Выделенные классы достоверно различаются между собой по всем рассматриваемым параметрам, за исключением прозрачности в классах I и II, **а также суммарного содержания взвеси в классах I–II и II–III (табл. 87). Первый класс объединяет станции с довольно высокой для исследованных водоемов прозрачностью, но и с максимальной цветностью. При этом отмечаются максимальные значения $\alpha_{\text{ФАР}}$. Обилие фитопланктона здесь самое низкое, содержание хлорофилла соответствует нижней границе мезотрофных вод (Likens, 1975), а все связанные с ним показатели указывают на низкий вклад водорослей в состав взвешенного вещества и их незначительное участие в ослаблении световой энергии.**

Таблица 87

**Средние для классов значения гидрооптических показателей
и достоверность различий между ними по критерию Стьюдента
($t_{0.05} \geq 1.96$)**

Показатель	Класс	$X \pm m_x$	Cv, %	t-критерии для классов		
				I–II	II–III	I–III
Прозрачность, м	I	1.16±0.07	32.2	0.27	4.32	2.07
	II	1.18±0.02	28.6			
	III	1.00±0.04	35.4			
Цветность, град	I	68±3	28.6	4.58	3.27	6.20
	II	51±1	46.2			
	III	46±1	18.6			
Взвесь, мг/л	I	9.0±0.8	48.4	0.70	1.81	2.23
	II	9.7±0.6	106.1			
	III	10.8±0.1	54.6			
Хлорофилл, мкг/л	I	4.2±0.5	67.9	13.35	4.32	9.53
	II	16.8±0.8	87.6			
	III	27.9±2.4	85.2			
% Хл от ВВ	I	0.07±0.01	83.8	12.02	0.32	5.69
	II	0.24±0.01	74.4			
	III	0.25±0.03	44.0			
$Z_c/Z_{Хл}$	I	0.35±0.02	37.1	9.80	1.96	10.19
	II	0.61±0.01	38.9			
	III	0.66±0.02	30.1			
$\alpha_{ФАР}$	I	1.70±0.09	28.9	3.23	17.12	7.08
	II	1.41±0.01	18.8			
	III	1.07±0.01	12.1			
$I_0/I_{0.5 м}$	I	9.6±0.7	40.0	2.71	8.41	3.88
	II	7.7±0.2	37.3			
	III	13.3±0.6	47.4			
$\alpha_{Хл}$	I	0.09±0.01	67.9	13.44	2.99	13.43
	II	0.35±0.02	80.4			
	III	0.44±0.02	51.7			
То же, % от $\alpha_{ФАР}$	I	5.5±0.6	65.9	16.52	7.23	16.72
	II	24.9±1.0	70.4			
	III	41.4±2.0	48.2			

Окрашенные воды по своим радиационным свойствам отличаются от неокрашенных и при одинаковой прозрачности имеют

большой показатель вертикального ослабления. Полученные зависимости подтверждают предположение о том, что в окрашенных водах линия регрессии на графике «показатель вертикального ослабления – прозрачность» проходит выше, чем в неокрашенных (Довгий, 1977). Совершенно противоположная картина получена для третьего класса. Он характеризуется минимальными величинами прозрачности, цветности и $\alpha_{\text{ФАР}}$, но максимальным количеством хлорофилла и всех сопряженных с ним показателей, а также максимальным ослаблением света верхним 50-сантиметровым слоем воды. Содержание пигмента приближается к границе политрофных вод и в большинстве случаев связано с массовым развитием синезеленых водорослей.

Скопление последних в поверхностном слое и обуславливает рост отношения $I_0/I_{0,5\text{м}}$. Аналогичные последствия «цветения» воды отмечались и ранее (Кириллова, 1970). Второй класс с содержанием хлорофилла, характерным для умеренно эвтрофных вод, по всем параметрам занимает промежуточное положение. Судя по коэффициентам вариации средних, все три класса в основном характеризуются умеренной изменчивостью показателей. Значения C_v , превышающие 50 %, получены для содержания хлорофилла и связанных с ним параметров, а единственная величина, превышающая 100 %, – для содержания взвеси в водах класса II.

Сопоставление с предложенными ранее классификациями (Мокиевский, 1976, 1980; Чехин, 1984, 1987) показывает, что выделенные нами классы вод не противоречат им, но вносят некоторые коррективы. Если рассматривать волжские воды с точки зрения классификации Л. П. Чехина, то по всем признакам (прозрачность, цветность, содержание взвеси, $\alpha_{\text{ФАР}}$) они попадают в разноименные группы от III до VI. Но и сам автор относит исследованные им водоемы, включая Куйбышевское водохранилище, к различным классам. Если же ориентироваться на классификацию К. А. Мокиевского, то по прозрачности водохранилища попадают в V, коэффициентам пропускания в слое 0–0.5 м – в V–VI, а по цветности – в IV–VI группы. Выделенные нами классы в целом не меняют ситуацию с типологией волжских вод, однако в этих рамках четко формируются подгруппы с различным и достоверно различающимся вкладом фитопланктона в ослабление световой энергии.

Глава 8. Продукционные характеристики фитопланктона как показатели трофического статуса водохранилищ

Общие представления о трофности пресных вод

В гидроэкологических исследованиях для оценки состояния водных экосистем используют характеристику их трофии, выражая функционирование и развитие экосистемы в терминах олиготрофно-эвтрофной сукцессии (Одум, 1975). Оценка трофии имеет отношение к оценке зрелости экосистемы, направленности сукцессии, взаимодействию водоема с окружающей средой (водосбором) (Margalef, 1975). Основу классификаций трофического статуса составляют классические категории олиготрофия, мезотрофия и эвтрофия (OECD, 1982), **крайние из которых были выделены** в 1920-е годы А. Тинеманном и Е. Науманном. Понятие трофия (трофность, трофический статус) определено Обергом и Роде как интенсивность снабжения озера автохтонными (образующимися за счет фотосинтеза) либо аллохтонными (поступающими извне) органическими веществами. В дальнейшем приоритетное положение было отдано только автохтонному веществу (первичной продукции) как «главной оси» (Винберг, 1960, с. 299) для создания единой количественной трофической системы. Основным критерием трофии считают развитие фитопланктона и параметры, определяющие это развитие: поступление и содержание биогенных веществ, доступных для фотоавтотрофов – водорослей и высших водных растений, а также динамические процессы, отражающие водообмен (проточность) и перемешивание (Баранов, 1961; Россоломо, 1977; Гусаков, 1987; Likens, 1975; Margalef, 1975; Schindler, 1978; Vollenweider, 1979, 1989; OECD, 1982; Sladeček, 1990 и мн. др.).

Основным биогенным элементом, регулирующим развитие пресноводного фитопланктона, считается фосфор (OECD, 1982; Vollenweider, 1979), единственным источником которого служит литосфера. Фосфор относится к веществам с высоким коэффициентом биологического поглощения. Он присутствует в клеточном

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

Не менее важен для развития водорослей и азот (Hoyer, Jones, 1983; Lambou et al., 1983; Prepas, Trew, 1983; Pridmore et al., 1985), присутствие которого определяет биологическое потребление фосфора (Smith, 1982). Азот входит в состав аминокислот и белков, в том числе пигментных комплексов, поэтому от обеспеченности этим элементом зависит содержание хлорофилла в клетке (Мирославова, Козлова, 1988; Rodhe, 1948; Talling, 1966; Foy, Fitzsimons, 1987). Круговорот азота включает разнонаправленные процессы – азотфиксацию, нитрификацию, аммонификацию, денитрификацию, которые в конечном итоге замыкаются на поступлении газообразного азота в водоем из атмосферы и выделении его обратно в атмосферу. В водной среде существуют три растворимые формы минерального азота

(нитриты, нитраты, аммоний), цикл которого связан с деятельностью бактерий. Способностью к азотфиксации обладают также некоторые синезеленые водоросли (Кузнецов, 1970).

Естественные озера за долгий период существования неоднократно меняли свой трофический статус, поэтому эвтрофирование и олиготрофизацию рассматривают как два природных процесса, длящиеся века (Vollenweider, 1989). Во второй половине XX столетия человечество в глобальном масштабе столкнулось с антропогенным (или «культурным» – Rodhe, 1969) эвтрофированием. Этот быстро развивавшийся процесс был обусловлен поступлением биогенов с антропогенно измененных водосборов в концентрациях, превышающих естественные, и повлек за собой многие пагубные для водоемов и их населения последствия (Россолимо, 1977; Драбкова, Коплан-Дикс, 1985; Коплан-Дикс, Алексеев, 1988б; Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; OECD, 1982). В последнее время для водоемов многих регионов отмечается противоположная тенденция – снижение трофии (Парчук, 1994; Бульон, 1998; Остапеня, 2000; Жукова, 2001; Кузнецова, 2002; Решетников, 2004; Лазарева, 2005; Uehlinger, Bloesch, 1989; Tilzer et al., 1991; Millard et al., 1996 a, b; Holz et al., 1997 и др.). **Высказано предположение о циклических колебаниях трофического статуса, которые не связаны с антропогенными и другими локальными факторами (Пырина 2000а).** Если увеличение трофии в большинстве случаев обусловлено ростом внешней биогенной (чаще фосфорной) нагрузки, ведущей в конечном итоге к стимулированию и росту автотрофной продукции (Likens, 1975; Schindler, 1978; Vollenweider, Kerekes, 1980), то обратный процесс вызван снижением поступления биогенов и соответствующим снижением продуктивности фитопланктона (Жукова, 2001; Tilzer et al., 1991; Millard et al., 1996a; Holz et al., 1997). Следует, однако, отметить, что это не всегда влечет за собой улучшение состояния экосистемы (Zhuravleva, Kureishevich, 1996).

Исследования, итогом которых стала разработка методических подходов к оценке трофности, классификаций трофности и прогнозов ее изменения, были направлены на определение темпов эвтрофирования, предотвращение его последствий и развитие принципов управления водными экосистемами. В контексте настоящей работы мы не касаемся проблемы эвтрофирования, а лишь ставим

своей задачей проследить, как изменяются показатели продуктивности фитопланктона водохранилищ в водах разной трофии.

Трофические шкалы и индексы

Полезным инструментом для управления озерами и водохранилищами, показатели состояния которых находятся в тесном взаимодействии, служит их трофическая классификация (Lind, Terrell, 1990). Оценка трофических условий может быть либо качественная (номенклатурная), либо количественная (нумерическая). Понятия олиготрофия, мезотрофия, эвтрофия, прочно вошедшие в обиход лимнологов, послужили основой для разработки всевозможных количественных критериев трофии.

Заклучив, что основу трофической классификации озер может составлять хлорофилл, Г. Г. Винберг (1960) предложил шкалу граничных концентраций пигмента для вод разной трофии. Все последующие шкалы (Хендерсон-Селлерс, Марклэнд, 1990; Трифонова, 1993; Sakamoto, 1966; Likens, 1975; Vollenweider, 1979; OECD, 1982 и др.) отличаются от нее лишь незначительно. Выявление зависимостей между содержанием хлорофилла и биогенных веществ (общего фосфора, общего азота), а также прозрачности дополнила шкалы трофности этими показателями (табл. 88).

Таблица 88

Показатели трофического состояния пресных вод.

Показатель	Олиготрофные	Мезотрофные	Эвтрофные	Источник сведений
Хл <i>a</i> , мкг/л	<1.0	1-10	>10	Винберг, 1960
	1.7	4.7	14.3	Vollenweider, 1979
	0.3-3.0	2-15	10-500	Likens, 1975
	<3.0	3.1-12	>12	Китаев, 2009
ТР, мкг/л	8.0	26.7	84.4	Vollenweider, 1979
	5-10	10-30	>30	Likens, 1975
	<25	25-50	>50	Китаев, 2009
	0.66	0.75	1.9	Vollenweider, 1979
ТН, мг/л	0.25-0.60	0.50-1.10	>0.50	Likens, 1975
	<0.65	0.65-0.82	>0.82	Китаев, 2009
Прозрачность, м	10	4.2	2.4	Vollenweider, 1979

Следующим этапом стали дальнейшие попытки формализовать трофические шкалы, заполнив их непрерывным рядом величин. В результате появились разнообразные индексы трофического состояния (ИТС), которые рассчитывают по содержанию хлорофилла (Бульон, 1985); хлорофилла, общего фосфора и прозрачности воды (Carlson, 1977); хлорофиллу, минеральному азоту, общему растворенному фосфору и отклонению содержания растворенного кислорода от порога насыщения (Giovanardi, Vollenweider, 2004); хлорофиллу, биомассе фитопланктона, общему азоту и фосфору, глубине фотического слоя (Китаев, 2009). При довольно жестком определении трофию можно рассматривать как достаточно обобщенную характеристику. Черты трофической принадлежности, обусловленные особенностями гидрологического, гидрохимического режима, а также структуры, обилия и функционирования биологических сообществ в совокупности отражают складывающуюся в водоеме экологическую ситуацию.

Оценка трофического статуса водохранилищ

За много лет существования и исследования водохранилищ так и не выработано единого мнения относительно их места на трофических шкалах. Основные трудности оценки трофии искусственных водоемов связывают с их интенсивным водообменом, повышенным количеством неводорослевой взвеси, наличием градиентов лимнических характеристик и пульсирующими поступлениями с водосбора, обусловленными высокими величинами отношения площадей бассейна и зеркала (Lind, Terrel, 1990). Одни исследователи считают, что для водохранилищ нужна некая промежуточная типология, учитывающая условия проточности, поступление биогенов, а также трофию в ее классическом понимании (Margalef, 1975). По мнению других (Баранов, 1961; Лебедев, 1988), критерии трофии, предложенные для озер, пригодны и для проточных систем (в том числе и водохранилищ), где показатели продуктивности фитопланктона (в частности, хлорофилл) укладываются в те же пределы, что и в озерных водоемах. Это позволяет поддерживать единую систему взглядов и методологических построений. Итоги международной программы по изучению

эвтрофирования констатируют, что с оценкой трофии водохранилищ умеренной зоны дело обстоит более или менее благополучно (OECD, 1982; Vollenweider, 1989).

При исследовании водохранилищ Волги для оценки их трофического состояния на протяжении многих лет мы использовали содержание хлорофилла *a*, характеризующее не потенциальную, а наличную биомассу фитопланктона. В правильности такого подхода нас убеждает анализ остальных рекомендуемых для этих целей показателей и взаимосвязи между ними.

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

Если ориентироваться на градации трофии по биогенам (табл. 88), то во всех водохранилищах волжского каскада средние концентрации общего фосфора и общего азота (см. табл. 3, гл. 1) превышают (часто значительно) границу, установленную между мезотрофными и эвтрофными водами. При этом связь между хлорофиллом и биогенами, выявляемая для озер и нашедшая отражение в разработке трофических шкал, в водохранилищах Волги обнаруживается редко и, как правило, не выявляется с помощью простого регрессионного анализа. Так, коэффициенты детерминации r^2 , рассчитанные для сезонных (май – октябрь) изменений хлорофилла и биогенов в Рыбинском и Шекснинском водохранилищах ниже 0.10. Величины r^2 , рассчитанные для всех водохранилищ каскада и отражающие зональные изменения рассматриваемых показате-

лей, ниже 0.2 (табл. 89). Получается, что шкалы и индексы трофности, основанные на содержании биогенных веществ, не отражают трофическую принадлежность водохранилищ. Вместе с тем, отсутствие прямой корреляции между содержанием хлорофилла и биогенов вряд ли служит свидетельством отсутствия их влияния на фитопланктон. Последнее носит более сложный характер, связанный с наличием доступных форм биогенов и направленностью их потоков, динамикой вод, составом сообществ, что демонстрируют результаты многомерного анализа (Минеева, 2004).

Таблица 89

**Характеристика связи содержания хлорофилла
с биогенными элементами (r^2)**

Водохранилище	Период наблюдения	Общий фосфор	Общий азот
Шекснинское	V–X 1976, 1977	0.10	<0.01
Рыбинское	V–X 1981, 1982	<0.01	<0.01
Весь каскад	VIII 1990, 1991	0.05	0.10

В формировании подводного светового режима волжских водохранилищ основная роль принадлежит взвешенному веществу. Именно с общей, а не с водорослевой взвесью наиболее тесно связана прозрачность воды во всех водохранилищах (табл. 90). Лишь в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, в состав которых входят обширные озеровидные акватории, содержание хлорофилла обуславливает около 30% изменений прозрачности. В остальных водохранилищах коэффициенты детерминации между хлорофиллом и прозрачностью значительно ниже. Из этого следует, что прозрачность также не может служить показателем трофической принадлежности водохранилищ. Таким образом, выбор в качестве маркера концентрации хлорофилла представляется вполне обоснованным.

Для анализа данных рассчитан индекс трофического состояния (ИТС), предложенный В. В. Бульоном (1985, 1987):

$$\text{ИТС} = 40 + 20 \lg X_{\text{л}} a$$

**Характеристика связи прозрачности воды
с содержанием хлорофилла и взвешенного вещества (r^2).**

Водохранилище	Прозрачность - хлорофилл	Прозрачность - взвесь
Шекснинское	0.08	0.62
Иваньковское	0.29	0.42
Угличское	0.06	0.34
Рыбинское	0.30	0.46
Горьковское	0.08	0.61
Чебоксарское	0.08	0.70
Куйбышевское	<0.01	0.52
Саратовское	<0.01	0.44
Волгоградское	0.12	0.18
Весь каскад	0.24	0.46

Значения индекса, который находится в хорошем соответствии со шкалой трофности, предложенной Г. Г. Винбергом (1960), составляют <40 в олиготрофных водах, 40–60 в мезотрофных и >60 в эвтрофных при концентрациях хлорофилла соответственно <1, 1–10 и >10 мкг/л (Винберг, 1960). Все рассматриваемые ниже показатели для каждого водохранилища и всего массива данных были ранжированы по возрастанию ИТС и разбиты на классы, которые соответствовали граничным значениям ИТС 40, 50, 60, 70, 80. Для каждого класса рассчитаны средние величины всех показателей.

Как неоднократно упоминалось, водохранилища Волги включают биотопически разнородные участки, различающиеся не только показателями водных масс, но и развитием альгоценозов и, следовательно, уровнем трофии. Особенности пространственного распределения фитопланктона в условиях высокой гидродинамической активности при наличии генетически разнородных водных масс рассмотрены в главе 3. Кроме этого, при выраженной сезонной динамике фитопланктона трофический статус водохранилищ меняется и в течение вегетационного сезона. В результате в каждом водохранилище присутствуют воды всех трофических типов. Однако по преобладающим показателям ИТС (табл. 91), как и по содержанию хлорофилла (Минева, 2004), выделяются мезотрофные (Шекснинское, Угличское, Са-

ратовское, Волгоградское), эвтрофные (Иваньковское, Горьковское, Чебоксарское) и умеренно эвтрофные (Рыбинское, Куйбышевское) водохранилища. Доля олиготрофных вод крайне низка.

Таблица 91

Средние величины ИТС в мезотрофных и эвтрофных водах водохранилищ (в скобках % общего числа наблюдений)

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

***Абиотические характеристики
в водах разной трофии***

С изменениями трофии связан ряд абиотических характеристик (рис. 43). В эвтрофных водах четко прослеживается снижение прозрачности и увеличивается степень насыщения воды кислородом. Это является следствием увеличения обилия фитопланктона. Роль водорослей в формировании подводного светового режима усиливается, несмотря на то что непосредственная связь между прозрачностью и содержанием хлорофилла в отдельных водохранилищах выявляется не всегда. Параллельно происходит интенсификация фотосинтеза и, соответственно, – выделения растворенного кислорода. Для общей минерализации и цветности воды, демонстрирующих четкую зональную изменчивость, закономерных изменений по градиенту трофии не выявлено.

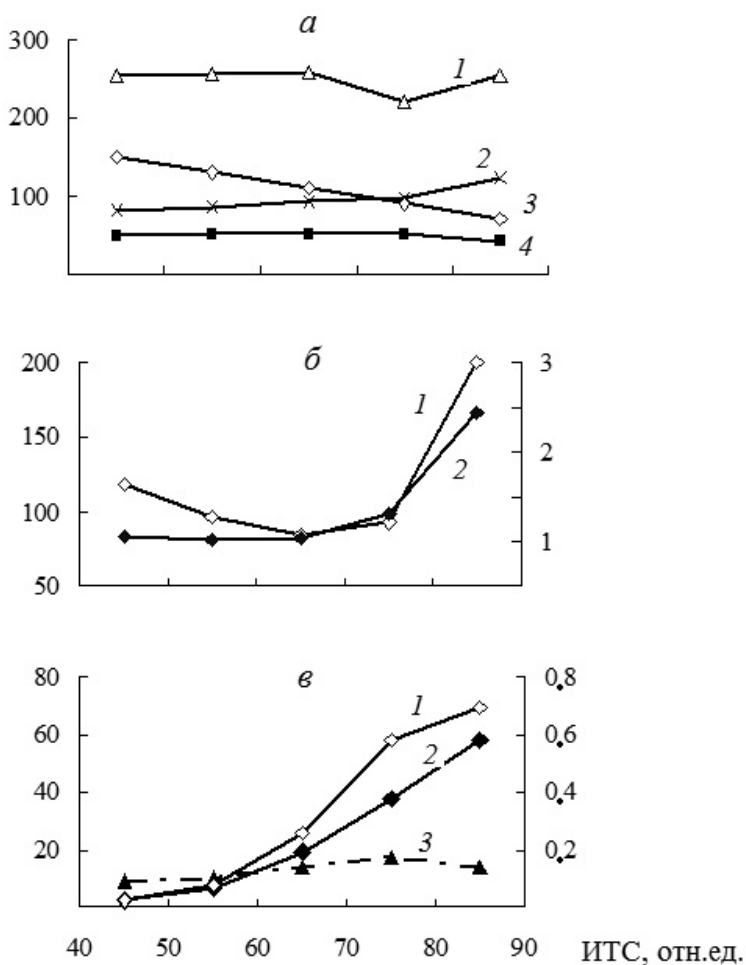


Рис. 43. Изменение абиотических характеристик по градиенту трофии:

а – электропроводность (1, мСм/см), растворенный кислород (2, %), прозрачность (3, см), цветность (4, град); *б* – общий фосфор (1, мкг/л, левая ось), общий азот (2, мг/л, правая ось); *в* – Хл/Р_{общ} (1, левая ось), Хл/Н_{общ} (2, правая ось), Р_{общ}/N_{общ} (3, левая ось)

На фоне повышенного, типичного для эвтрофных вод содержания биогенов резкое увеличение общего азота и общего фосфора отмечается в крайних, высоко трофных условиях. Отношение TN/TP свидетельствует о небольшом азотном лимитировании водорослей в мезотрофных водах, где оно <10 , и фосфорном лимитировании в высоко эвтрофных ($TN/TP > 15$) (Claesson, 1978).

При переходе от мезотрофных вод к эвтрофным увеличиваются отношения $Хл/TP$ и $Хл/TN$ или «отклики» (Винберг, 1986), которые хорошо отражают взаимосвязь между обилием фитопланктона (хлорофиллом) и содержанием биогенных веществ (Mineeva, 1993; Минеева, Разгулин, 1995). Если рассматривать $Хл/TP$ и $Хл/TN$ как эффективность использования биогенов фитопланктоном, то в эвтрофных водах она становится выше.

Растительные пигменты в водах разной трофии

За счет фотосинтеза в водоеме образуется первичное органическое вещество. При этом та небольшая часть солнечной энергии, поступающей на поверхность водоема, которая утилизируется автотрофами, переходит на качественно более высокую ступень и трансформируется в органическое вещество, представляющее собой более концентрированную форму энергии, чем солнечный свет. Основную роль в поглощении солнечной энергии играют фотосинтетические пигменты. Хл *a* выполняет функцию основного светосборщика, хлорофиллы *b*, *c* и каротиноиды, а также билипротеины расширяют спектр поглощения, делая доступной для фотосинтеза большую часть видимой энергии. Каротиноиды, в частности β -каротин, играют светозащитную и стабилизирующую роль для высокореактивного комплекса ФС1. Все пигментные характеристики, определяемые стандартным спектрофотометрическим методом, демонстрируют тесную связь с изменением трофии (рис. 44).

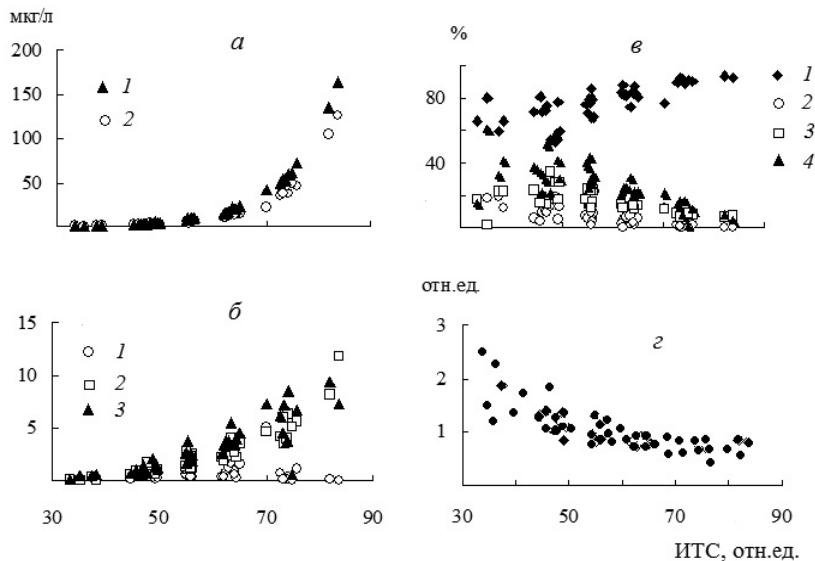


Рис. 44. Изменение пигментных характеристик планктона по градиенту трофии:

а – концентрации Хл *a+b+c*, (1) и каротиноидов (2); *б* – концентрации Хл *b* (1), Хл *c* (2) и феопигментов (3); *в* – относительное содержание Хл *a*, Хл *b*, Хл *c* (1 – 3 соответственно) в общем фонде зеленых пигментов и относительное содержание феопигментов (4); *г* – соотношение каротиноидов и хлорофилла (приведено по: Минеева, 2004)

Близкая к функциональной зависимость ($r^2=0.999$) отмечена между ИТС и суммарным содержанием зеленых пигментов (Хл *a*, *b*, *c*), а также каротиноидов. Не только содержание Хл *a* считается характеристикой биомассы фитопланктона. Известны работы (Foy, 1987), где биомассу рекомендуется оценивать по содержанию желтых пигментов. Аналогичную смысловую нагрузку несет и суммарное содержание хлорофиллов. Оба показателя в равной мере отражают обилие фитопланктона и вместе с Хл *a* могут быть использованы для оценки трофического состояния вод. Дополнительные пигменты (Хл *b* и Хл *c*) ведут себя по-разному. Хл *c* так

же, как и предыдущие показатели, увеличивается пропорционально ИТС. Это согласуется с данными по составу планктонных альгоценозов, доминирующие комплексы которых в водохранилищах Волги формируются в основном диатомовыми водорослями. Содержание Хл *b* изменяется «куполообразно»: оно увеличивается в диапазоне ИТС 50–70 и затем снижается. Это связано с индивидуальным ходом Хл *b* в отдельных водоемах (Минеева, 2000), обусловленным, в свою очередь, всплесками развития зеленых водорослей (Охапкин, 1994; Корнева, Соловьева, 1996; Охапкин и др., 1997; Korneva, Solovyova, 1998).

Параллельно с ИТС возрастает содержание продуктов распада хлорофилла феопигментов и снижается их относительное количество (процент от суммы с «чистым» Хл *a*). По-видимому, в водной толще водохранилищ образование феопигментов происходит сходным путем, а основным источником деградированного хлорофилла служит сестон и клетки водорослей в его составе. Снижение относительного количества феопигментов в эвтрофных водах может быть следствием более низкой интенсивности выедания фитофагами водорослей, развивающихся в этих условиях, в частности колониальных или нитчатых форм синезеленых, в том числе и имеющих толстую слизистую оболочку (Крючкова, 1989).

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

По соотношению желтых и зеленых пигментов К/Хл в большинстве случаев эвтрофные воды можно условно назвать «хлорофилльными», мезотрофные – «каротиноидными» (эти термины использованы в работе И. К. Боковой (1988)). Преобладание хлорофиллов в общем пигментном фонде рассматривают и как признак улучшения физиологического состояния водорослей, связывая его

с более высокой обеспеченностью биогенным питанием, в частности азотом, что соответствует особенностям эвтрофных вод.

Аналогичные изменения пигментных характеристик планктона были выявлены нами для градиента рН, отражающего переход от кислотных условий (рН 3.5–4.0) к нейтральным в озерах Дарвинского заповедника, которые характеризуются широким спектром кислотности (Минеева, 1993в). Это дает основание рассматривать ацидификацию и эвтрофирование как противоположно направленные процессы, проводя аналогию между закислением и снижением трофии или «олиготрофизацией» (Лазарева, 1991). Наиболее резкое увеличение (или снижение) величин пигментных характеристик отмечается при граничных между «мезотрофными» и «эвтрофными» значениях ИТС в случае градиента трофии, а в случае градиента кислотности – между граничными значениями рН, отражающими переход от кислотных вод к нейтральным.

Продукционно-деструкционные показатели в водах разной трофии

Изменения по градиенту трофии показателей, непосредственно характеризующих продуцирование и деструкцию органического вещества, во многом отвечают основным положениям развития экосистемы (Одум, 1975, 1985). При переходе от мезотрофных вод к эвтрофным отмечается увеличение интенсивности фотосинтеза, что соответствует увеличению биомассы (хлорофилла) или накоплению информации. Возрастает валовая первичная продукция или общая ассимиляция; эффективная продукция (валовая за вычетом трат на собственный обмен водорослей или в данном случае их дыхательных потерь); чистая продукция (валовая за вычетом темновой деструкции или дыхания всего планктонного сообщества), доступная организмам следующих трофических уровней. Прирост чистой продукции отстает от прироста валовой (рис. 45).

Согласно Одуму (1975), увеличение продукции отмечается в молодых системах, к которым можно причислить водохранилища с их возрастом в несколько десятков лет. Увеличение продукции должно происходить также в системах, получающих энергетические субсидии. Одним из таких дополнительных источников энергии служит гидродинамическая активность, обусловленная про-

точностью и/или ветровым воздействием. Так, в Рыбинском водохранилище в зависимости от величины разгона волн их суммарная энергия на глубине 4 м оценивается в 6-20 МДж/м (Поддубный, 2000). Ветровое перемешивание обуславливает взмучивание донных отложений и дополнительное поступление биогенов.

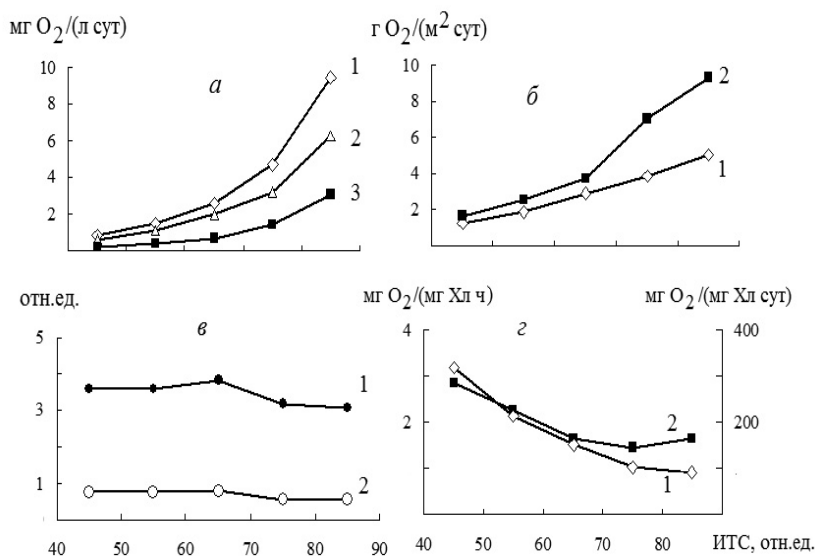


Рис. 45. Изменение показателей продуктивности фитопланктона по градиенту трофии:

a – валовая продукция (1), чистая продукция (2), деструкция (3);
б – интегральная ПП (1) и интегральная деструкция (2); *в* – A/R (1)
и $\Sigma A/\Sigma$ (2); *г* – САЧ (1, правая ось) и $R/Xл$ (2, левая ось)

В живых системах, в том числе и экосистемах, в роли механизма, регулирующего высокую внутреннюю упорядоченность или состояние с низкой энтропией, выступает дыхание. Дыхание рассматривают как один из процессов, поддерживающих целостность экосистемы. Энергия, идущая на дыхание (поддержание структуры), должна быть высокой при высокой биомассе (Одум, 1975). В эвтрофных водах усиливается аэробная деструкция или темновое дыхание всего сообщества (рис. 45). Общая деструкция увеличивается в большей степени, чем собственное дыхание фитопланктона,

что, вероятно, соответствует более интенсивному росту вклада в гетеротрофные процессы бактериального сообщества.

Аналогичная тенденция прослеживаются и для интегральных (под квадратным метром) величин первичной продукции $\sum A$ и деструкции $\sum R$. Однако, в отличие от всех рассмотренных выше показателей (концентрации пигментов, отражающей обилие фитопланктона; максимального фотосинтеза), интегральная продукция во всем диапазоне ИТС увеличивается плавно и в эвтрофных водах отстает от прироста деструкции в столбе воды. Такое отставание является следствием ухудшения световых условий: напомним, что в эвтрофных водах за счет высокого обилия фитопланктона снижается прозрачность, что означает уменьшение глубины эвфотной зоны. Интенсификация деструкционных процессов в таком случае должна происходить не только за счет увеличения массы гетеротрофов (Маргалеф, 1992) и автохтонного органического вещества, но, вероятно, в значительной степени и за счет аллохтонного ОВ. Общий поток энергии, который выражают как сумму продукции и дыхания, в мезотрофных водах оценивается в 14.6 ккал/(м² сут) или 6.11 МДж/(м² сут). В эвтрофных водах эта величина возрастает почти вдвое, составляя 26.7 ккал/(м² сут) или 11.17 МДж/(м² сут).

Важное экологическое значение имеет соотношение интегральных величин первичной продукции и деструкции в столбе воды ($\sum A/\sum R$), характеризующее баланс органического вещества. Это отношение рассматривают как функциональный показатель относительной зрелости экосистемы (Виноградов, Шушкина, 1983). По мере развития и стабилизации экосистема стремится уравновесить приток (продукцию) и отток (деструкцию) вещества и энергии и $\sum A/\sum R$ должно приближаться к 1. Однако в водохранилищах этого не происходит, и $\sum A/\sum R < 1$ во всем диапазоне ИТС, что свидетельствует о гетеротрофной направленности функционирования планктонного сообщества. По-видимому, такой путь наиболее типичен для водохранилищ, сохранивших черты речных лотических систем, которые принимают аллохтонное органическое вещество с водосбора и характеризуются как гетеротрофные (Маргалеф, 1992). Экосистема в целом не переходит на автотрофное функционирование, несмотря на то что в сезон-

ном цикле в отдельные периоды (см. гл. 6) автотрофная фаза прослеживается практически во всех исследованных водоемах. По-видимому, в более молодое состояние экосистему «отбрасывают» энергетические субсидии, в частности рост содержания биогенов, который отмечается с увеличением ИТС.

Расчеты показывают, что в эвтрофных водах снижается доля чистой продукции по отношению к валовой, а также вклад собственного дыхания фитопланктона в суммарную деструкцию. Доля эффективной продукции от валовой меняется незначительно, траты первичной продукции на собственное дыхание фитопланктона снижаются в гипертрофных условиях.

Основным источником энергии – движущей силой пресноводной экосистемы – служит энергия Солнца. Поверхности Земли достигает около $55 \text{ ккал/см}^2 \text{ год}$ (или $150 \text{ ккал/см}^2 \text{ сут}$) видимой части спектра (Уиттекер, 1980). Поток энергии направлен в одну сторону, солнечная энергия преобразуется и переходит на качественно новый уровень, в более концентрированную форму – органическое вещество. Эффективность использования солнечной энергии в процессе фотосинтеза можно рассматривать как экологическую эффективность, определяемую отношением величины энергетического потока в разных точках пищевой цепи (Одум, 1975). Эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном увеличивается в эвтрофных водах. С ростом ИТС наблюдается переход к затененной системе, которая характеризуется более высоким коэффициентом использования света. С ростом трофии растет и эффективность использования биогенов, о чем свидетельствует рост в эвтрофных водах отношения Хл/ТР и Хл/ТН («откликов») (рис. 43).

При переходе от мезотрофных вод к эвтрофным отмечается снижение выхода фотосинтеза на единицу хлорофилла или снижение его ассимиляционной активности (суточных ассимиляционных чисел, САЧ), а также величины деструкции на единицу хлорофилла (или респираторной активности) (рис. 45). Это объяснимо, если считать, что в ходе развития экосистемы (в ходе сукцессии) увеличивается отношение биомасса/продукция (Б/П), означающее, что экосистема стремится к такому состоянию, когда на единицу доступной энергии приходится максимум биомас-

сы или информации. Если рассматривать хлорофилл как показатель биомассы, то ассимиляционное число (САЧ) может быть аналогом обратного отношения (П/Б). Уменьшение этого отношения в ходе сукцессии согласуется с закономерностями развитием открытых систем, которое сопровождается снижением количества энергии, расходуемой на единицу биомассы (Маргалеф, 1992). Вероятно, так же можно трактовать и снижение отношения $R/Xл$, означающее рост обратной величины («биомасса/дыхание», Б/Д) или энергетических трат на поддержание более высокой биомассы. Снижение ассимиляционной, а также респираторной активности, вероятно, объясняется и конкурентными взаимоотношениями. В случае фотосинтеза это может быть конкуренция между водорослями за использование световой энергии и биогенов, в случае дыхания – конкуренция с бактериями за доступные субстраты (известно, что гетеротрофной активностью обладают многие виды водорослей (Ильяш, 1998, 2000)).

Изменения рассмотренных показателей по градиенту трофии не линейны, для большинства из них в определенном интервале ИТС (чаще на границе мезотрофных и эвтрофных условий) отмечается более резкое увеличение или снижение.

Продукционные характеристики в водах разной трофии с точки зрения теории олиготрофно-эвтрофной сукцессии

Значительная часть биологической литературы так или иначе касается сукцессий, интерес к которым определяется возросшими степенью и скоростью изменения экосистем под антропогенным воздействием (Миркин, Наумова, 1984; Мордкович, 1988; Смелянский, 1993). Природные объекты, по отношению к которым употребим термин сукцессия, находятся на уровне организации жизни выше популяционно-видового. В наиболее общем смысле под сукцессией понимается «последовательная смена экосистем (биоценозов, фитоценозов и т. п.), преемственно возникающих в пределах одного биотопа под влиянием главным образом процессов внутреннего развития сообществ и их взаимодействия с окружающей средой» (Реймерс, 1991, с. 423). Это сложный процесс, идущий в экосистеме на всех уровнях ее организации, на каждом из

которых действуют свои силы и механизмы (Мордкович, 1988). К сукцессионным относят изменения, которые имеют циклический или субциклический характер и не выводят экосистему из стационарного состояния (Левченко, Старобогатов, 1990).

Развитие водных экосистем чаще рассматривают с точки зрения сформулированной в 60-е гг. XX в. Ю. Одумом (1975, 1986) системной концепции, которая оперирует параметрами надбиогеоэкологического уровня (продукционными, энергетическими). Экологическую сукцессию определяют как развитие экосистемы, состоящее в изменении во времени видовой структуры и биоэкологических процессов. Это процесс упорядочения структуры и функционирования экосистемы со сдвигом потока энергии в сторону увеличения ее количества, направленного на поддержание системы. Движущей силой сукцессии служит круговорот химических элементов и веществ. Процесс сукцессии эквивалентен процессу накопления информации. На начальных стадиях сообщество получает основной поток информации из внешней (абиотической) среды, на более зрелых стадиях повышается поток информации, передаваемой от одних компонентов сообщества к другим. В ходе сукцессии проявляются тенденции к возрастанию таких характеристик, как продуктивность, масса, запас питательных веществ (Одум, 1975; Уиттекер, 1980). В отдельную группу параметров механики сукцессий выделяют изменения качественных и количественных характеристик продукционного процесса (Миркин, Наумова, 1984).

Первые исследования сукцессии планктонных сообществ принадлежат Р. Маргалефу, считающему, что сукцессия в экологии занимает такое же место, как эволюция в общей биологии (Маргалеф, 1992). На примере морских сообществ пелагиали Средиземного и Карибского морей им выделены четыре стадии сукцессии, связанные со сменой видовой структуры фитопланктона и сопровождающиеся изменениями химического (в частности, пигментного) состава клеток. Эти стадии различаются продуктивностью, эффективностью использования световой энергии и питательных веществ, оборачиваемостью биогенов. В ходе сукцессии происходит перестройка фотосинтетической системы водорослей (Margalef, 1960, 1967). Схема Маргалефа (1978) отражает аутогенные сукцессионные изменения, которые включают отношения между организмами и их

ресурсами (например, истощение и соответствующее конкурентное исключение) и отношения между самими организмами.

В сукцессии пресноводного фитопланктона выделяют как аутогенные, так и аллогенные изменения (Reynolds, 1980; Sommer et al., 1986). Аллогенные являются откликом на внешнее нарушение физической среды (в частности, ветровое перемешивание, часто сопровождающееся пополнением запаса биогенов). В результате существующие популяции замещаются более приспособленными к росту в новых условиях, которые можно рассматривать как эквиваленты более ранних стадий предшествующей сукцессии или как ее альтернативу. Если воздействие непродолжительно, физическая среда быстро возвращается к исходному состоянию, в результате чего в сообществе фитопланктона происходит частичная рекапитуляция (повторение в ходе развития) предыдущих сукцессионных серий и возобновление той же стадии сукцессии или близкой к той, которая предшествовала воздействию. Такие изменения в составе сообществ называются реверсией (возврат, восстановление). Если же изменения среды продолжительны, в ходе сукцессии происходят изменения, ее предшествующий ход прерывается и замещается новой линией развития (Reynolds, 1980). В. Г. Мордкович (1988) в своем обзоре, посвященном сукцессионным проблемам, указывает, что в наземной экосистеме микроорганизмы сильнее зависят от внешних факторов, чем от противоречий внутри собственного сообщества. Применительно к водной экосистеме это, по-видимому, можно распространить на водоросли планктона.

Изменения продукционных характеристик по градиенту трофии вслед за И. С. Трифионовой (1994) можно рассматривать как модель олиготрофно-эвтрофной сукцессии. В табл. 92 представлены средние для мезотрофных и эвтрофных вод величины рассмотренных в данной главе показателей. Различия между ними прослеживаются достаточно четко, в большинстве случаев они достоверны по критерию Стьюдента. Из абиотических параметров в водах разной трофии одинаковы лишь электропроводность и цветность, несмотря на то что для них выявлены зональные (с севера на юг) изменения, обусловленные особенностями условий на водосборе. Судя по коэффициентам вариации, для ряда показателей (биогены, пигменты) характерна более выраженная изменчивость в эвтрофных водах, а для деструкционных характеристик – в мезотрофных.

**Средние величины абиотических параметров
и продукционных характеристик фитопланктона
в водах разной трофии водохранилищ Волги**

Параметры	Мезотрофные воды		Эвтрофные воды		t-критерий
	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	$\bar{X} \pm m_x$	Cv, %	
1	2	3	4	5	6
Прозрачность, м	1.31±0.03	25.3	1.15±0.02	26.1	4.44
Цветность, град	50±1	35.0	51±1	35.1	0.71
Электр., мСим/см	255±4	18.3	249±3	23.5	1.20
O ₂ , %	86.0±0.8	12.8	93.5±0.9	16.4	6.23
TN, мг/л	1.02±0.02	24.0	1.34±0.02	27.9	11.31
TP, мкг/л	99.0±2.2	29.6	87.0±2.5	50.5	3.60
TP/TN	9.9±0.2	29.8	14.3±0.5	60.9	8.17
Хл/TP, мкг/мкг	0.07±0.003	63.9	0.50±0.01	46.9	41.19
Хл/TN, мкг/мг	6.0±0.2	46.8	23.8±0.7	50.4	24.45
Хл a, мкг/л	5.4±0.1	43.1	21.0±0.7	77.2	22.7
Хл b, мкг/л	0.6±0.0	124.0	0.7±0.1	181.7	1.65
Хл c, мкг/л	1.4±0.1	81.8	2.6±0.1	80.0	11.7
Хл a+b+c, мкг/л	7.4±0.1	42.9	24.3±0.7	71.7	22.7
Хл a, %	73.9±0.7	20.4	85.4±0.4	10.8	15.0
Хл b, %b	7.9±0.3	90.7	3.3±0.2	137.4	12.6
Хл c, %	18.1±0.4	53.4	11.3±0.3	52.8	13.7
Феопигменты, мкг/л	2.0±0.1	69.7	4.3±0.1	68.2	16.6
Феопигменты, %	33.5±0.8	52.9	22.2±0.5	54.6	12.1
Каротиноиды, μSPU/л	5.5±0.1	41.2	17.1±0.6	78.8	20.3
E ₄₈₀ /E ₆₆₄	1.20±0.01	21.5	1.08±0.02	17.7	6.37
K/Хл	1.06±0.01	31.9	0.83±0.01	20.1	12.9
A _{max} , мг O ₂ /л сут	1.43±0.06	58.1	3.14±0.10	54.5	14.66
R, мг O ₂ /л сут	0.39±0.04	128.2	0.93±0.04	71.3	9.55
R _φ , мг O ₂ /л сут	0.21±0.02	106.5	0.42±0.01	53.2	9.39
A ₃ , мг O ₂ /л сут	1.25±0.04	40.0	2.81±0.09	54.2	15.84
A ₄ , мг O ₂ /л сут	1.05±0.04	48.6	2.30±0.07	55.5	15.50
ΣA, мг O ₂ /м ² сут	1.84±0.07	47.4	3.16±0.09	48.2	11.58
ΣR, мг O ₂ /м ² сут	2.45±0.18	95.7	4.45±0.21	83.8	7.23
ΣA/ΣR*	0.75		0.71		
A ₃ , % от ΣA	90.1±0.5	6.8	89.4±0.4	8.6	1.09
A ₄ , % от ΣA	73.5±1.1	20.5	71.5±0.9	21.8	1.41

1	2	3	4	5	6
R_{ϕ} , % от ΣA	49.3±1.2	32.3	50.3±1.0	35.0	0.64
R_{ϕ} , % от ΣR	43.1±1.4	43.1	40.8±1.1	47.2	1.29
% U от I_0	0.14±0.01	5.1	0.25±0.01	6.7	10.7
САН, мг O_2 /мг ХЛ	223±6	34.4	140±3	40.5	12.37
R/X_L , мг O_2 /мг ч	2.32±0.10	58.6	1.70±0.05	57.0	5.55
R_{ϕ}/X_L , мг O_2 /мг ч	0.98±0.02	32.3	0.71±0.02	42.3	9.55

* рассчитано по средним

Полученные количественные показатели могут служить основной трофической классификации вод водохранилищ, которая, как и типизация озерных экосистем (Винберг, 1960; Китаев, 1984; Андроникова, 1991), предполагает в качестве главной функциональной характеристики оценку биологической продуктивности водоема. При сравнении с обобщенными С. П. Китаевым (1984, 2008) данными получается, что первичная продукция в мезотрофных водах водохранилищ соответствует α - и β -мезотрофному состоянию озер, а в эвтрофных – α -эвтрофному. Значимые изменения абиотических параметров в водах разной трофии указывают на то, что уровень биологической продуктивности тесно связан с факторами среды. Большой набор параметров дает возможность выбора наиболее информативных из них.

Связь продукционных характеристик фитопланктона с градиентом трофии (или с ходом олиготрофно-эвтрофной сукцессии) трудно трактовать однозначно. С одной стороны, выявленные изменения в основном укладываются в приведенную Ю. Одумом (1975, 1986) схему аутогенной сукцессии, под которой понимают процессы, происходящие в результате внутреннего взаимодействия элементов системы. Напомним, что эта схема включает 5 блоков, объединяющих 20 основных характеристик, которые отражают энергетику экосистемы, круговорот биогенных элементов, видовой состав и структуру сообществ, показатели стабильности и общую стратегию развития. Ниже приведены лишь те, которые рассматриваются в настоящем разделе и проявляются (+) или не проявляются (–) в ходе развития экосистем водохранилищ:

Энергетика экосистемы

Увеличение биомассы (Хл) и количества органического детрита	+
Увеличение валовой первичной продукции	+
Уменьшение чистой продукции	±
Увеличение дыхания	+
Отношение $\Sigma A / \Sigma R$ приближается к 1	–
Соотношение П/Б возрастает, Б/П (Хл/Ф) соответственно уменьшается	+

Общая стратегия

Возрастание эффективности использования энергии и биогенных элементов	+
---	---

Отклонения от данной схемы (в нашем случае – отрицательная направленность баланса ОВ) связаны с влиянием на развитие экосистемы водохранилищ внешних аллогенных факторов.

Заключение

Формирование биологической продуктивности водных экосистем и оценка качества природной среды остаются актуальными на протяжении последних десятилетий. Количественная оценка преобразования вещества, потоков энергии и информации лежит в основе современной теории биологической продуктивности водоемов. Вместе с продукционной гидробиологией развивается важная для прогресса науки теория функционирования водных экосистем (Алимов, 2001).

Первичная продукция фитопланктона – основного продуцента автохтонного органического вещества в экосистеме крупных озер и водохранилищ – составляет энергетическую базу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме. За полувековой период исследований водохранилищ Волги накоплены обширные материалы по первичной продукции планктона, которые неоднократно рассматривались и еще будут рассматриваться при решении различных вопросов фундаментальной и прикладной гидробиологии и биогеографии. В настоящей книге затронуты лишь некоторые аспекты этой многогранной проблемы, которые остались за рамками предшествующих работ. Результаты исследования первичной продукции планктона волжского каскада позволили выявить ряд особенностей продуцирования органического вещества в крупных равнинных водохранилищах, расположенных в различных природно-климатических зонах, различающихся морфометрией, условиями гидрологического режима, интенсивностью водообмена, трофической принадлежностью.

В каскаде водохранилищ Волги, простирающемся с севера на юг более чем на 2500 км от зоны южной тайги до полупустыни, географическая зональность проявляется в снижении объема боковой приточности, увеличении с севера на юг прозрачности и общей минерализации воды, снижении цветности и содержания взвеси. Фотосинтетическая продукция определяется количественным развитием и состоянием организмов-продуцентов, обеспеченностью клеток энергетическими ресурсами, влиянием внешних факторов. Волжские водохранилища характеризуются высоким содержанием основных биогенных элементов – общего азота и общего фосфора, – которое типично для эвтрофных вод. Тем-

температурная зависимость фотосинтеза наиболее сильно выражена при температуре ниже 10°C, температурный оптимум приближается к 25°C. Водохранилища Волги характеризуются значительным разнообразием показателей подводного светового режима, существенная роль в формировании которого принадлежит водорослям планктона. Оптические свойства воды в каскаде изменяются с севера на юг, отражая зональные особенности водохранилищ и свидетельствуя об улучшении подводных световых условий на Нижней Волге. Глубина фотического слоя в среднем для отдельных водохранилищ составляет 2.6–3.9 м, занимает 36–70 % общего объема водной массы, и степень светового голодания фитопланктона оценивается в 64–30 %.

В гидробиологических исследованиях разной направленности широко используется содержание основного фотосинтетического пигмента хлорофилла – носителя самой разнообразной информации от обилия и продукционных возможностей альгоценозов до экологического состояния водных объектов и качества воды. В волжских водохранилищах отмечен широкий диапазон концентраций Хл *a* (от <1 до >100 мкг/л), обусловленный как сезонной динамикой фитопланктона с ее спадами и максимумами, так и неоднородностью его пространственного распределения. На этом фоне все водохранилища каскада характеризуются близкой скоростью фотосинтеза (в среднем 2.10 ± 0.17 – 2.91 ± 0.34 мг O₂/л сут), **высокий уровень которого поддерживается за счет достаточной обеспеченности водорослей биогенным питанием, их повышенной ассимиляционной активности на мезотрофных участках и высокого обилия на эвтрофных.** Вклад первичной продукции в фонд лабильного органического вещества в водной толще водохранилищ составляет 14–40 %.

Стабильность первичного продуцирования в водохранилищах Волги обеспечивается физиологическим откликом фитопланктона, который проявляется в изменении таких параметров, как содержание хлорофилла в единице биомассы, удельная фотосинтетическая активность хлорофилла, эффективность утилизации лучистой энергии и биогенных элементов (Минеева и др., 2007). Интегральная первичная продукция (2.16 ± 0.15 – 3.24 ± 0.26 г O₂/м² сут) возрастает в водохранилищах Нижней Волги с увеличе-

нием глубины фотосинтезирующего слоя. Монотонность изменений первичной продукции и деструкции ОВ в каскаде нарушается на Средней Волге, принимающей воды крупнейших притоков Оки и Камы и испытывающей наибольшее антропогенное воздействие, за счет чего происходит угнетение продукционных процессов и активизация деструкционных. Минимальными показателями первичной продукции (1.49 ± 0.14 мг O_2 /(л сут) и 1.13 ± 0.10 г O_2 /(м² сут)) характеризуется сопредельное с каскадом северное Шекснинское водохранилище. В 1990-е и начале 2000-х гг. первичная продукция в волжском каскаде оценивалась величинами такого же порядка, как и в 60–70-е годы XX в.

Соотношение интегральной первичной продукции и деструкции в толще воды водохранилищ, характеризующее направленность баланса органического вещества, меняется как в ходе сезонной сукцессии, так и на морфометрически различных участках водоемов. Автотрофная фаза обычно совпадает с весенним и летним максимумами фитопланктона, гетеротрофная отмечается в периоды сезонной депрессии, а также осенью. Наиболее типичен для водохранилищ Волги отрицательный баланс ОВ, отражающий гетеротрофное функционирование экосистемы, принимающей приток аллохтонного ОВ. Поддержанию более раннего функционального состояния сообществ способствуют энергетические субсидии в виде проточности, поступлений с водосбора, ветрового воздействия. Более ранние сукцессионные стадии характерны для проточных, а не озеровидных (с замедленным водообменном) участков; для акваторий, получающих приток биогенов; для периодов неустойчивой погоды циклонального типа.

Синтез основной массы ОВ, как и его окисление, происходит в пределах обширных по площади акваторий – Белом озере в Шекснинском водохранилище, Главном плесе в Рыбинском. Основной запас автохтонного ОВ в каскаде (от 18 до 32 % суммарного), как и раньше (Волга и ее жизнь, 1978; Романенко, 1985), создается в трех крупнейших водохранилищах – Рыбинском, Куйбышевском и Волгоградском.

Существенная роль в формировании общей продуктивности водохранилищ и обогащении экосистемы автохтонным органическим веществом принадлежит прибрежным мелководьям, ко-

которые выделяются высокой динамичностью абиотических условий и своеобразием продуцирования ОВ. На примере Рыбинского водохранилища, где литоральная зона занимает 30–44 % площади в речных плесах и 14 % в Главном, показано, что мелководья характеризуются более высоким обилием фитопланктона и интенсивностью продукционно-деструкционных процессов по сравнению с пелагиалью. Мелководные участки относятся к оптически глубоким и характеризуются преобладанием автотрофных процессов над гетеротрофными, т. к. фотический слой распространяется здесь до дна.

Сложная гидрологическая структура водохранилищ обуславливает формирование в каждом из них зон с различной биологической продуктивностью и соответственно трофностью. Пигментный состав и показатели первичной продукции закономерно меняются в водах разной трофии, что позволило предложить трофическую классификацию вод водохранилищ, базирующуюся на содержании основного фотосинтетического пигмента хлорофилла *a* и включающую наряду с продукционными характеристиками фитопланктона абиотические параметры. В водах разной трофической принадлежности выявлены также закономерные изменения показателей ослабления ФАР в толще воды и вклада хлорофилльной компоненты в общее ослабление подводной облученности, что позволило выделить три класса вод, различающиеся участием фитопланктона в формировании подводного светового поля.

Таким образом, процессы синтеза и деструкции ОВ в водохранилищах Волги находятся в тесной связи друг с другом и тесном взаимодействии с факторами внешней среды, оказывая влияние на формирование гидрохимического и гидрооптического режима водохранилищ. Связь продукционно-деструкционных процессов с географическим положением водохранилищ, их морфологическими и морфоэдафическими характеристиками демонстрирует единство системы «водоем – водосбор».

Conclusion

Forming of biological production in aquatic ecosystems and assessment of environmental quality continue to stay urgent during the last decades. Quantitative assessment of substances transformation together with the energy and information flows form foundation for the modern theory of water body biological production that in turn provides development of aquatic ecosystem function theory (Ali-mov, 2001).

Primary production of phytoplankton, the principal producer of autochthonous organic matter in ecosystems of large lakes and reservoirs, makes an energetic basis for all the further stages of production processes in water body. During more than 50 years of the Volga River reservoirs study the voluminous data on plankton primary production have been obtained. Those data seem to be effective for solution the different problems of fundamental and applied hydrobiology and biogeography. Present book touches upon several aspects of this versatile problem that stayed beyond attention of previous researchers.

Study of plankton primary production in the Volga River cascade made it possible to detect some peculiar features of photosynthesis in large plain reservoirs that are located in different geographical belts and differ in their morphometry, hydrological regimen, water exchange intensity, and trophic state. In the Volga River cascade that spread for over 2500 km from the south taiga to semidesert, the geographical zonality shows itself in decreased lateral inputs, decrease in water color, and suspended matter content, as well as increase in water transparency and total mineralization from the North to the South. Photosynthetic production depends on development and state of producing organisms, provision of cells with energetic resources, impact of environmental factors. Volga River reservoirs are characterized by high content of the nutrients that is typical for eutrophic waters. Temperature response of photosynthesis is the most pronounced below 10°C, and photosynthetic optimum approaches 25°C. Wide range of underwater light characteristics can be found in the Volga River reservoirs, and phytoplankton share in forming the underwater light climate is significant. Optical parameters of the water change from the North to the South and testify improvement

of light conditions in the Low Volga. Euphotic layer as an average for separate reservoirs makes 2.6 – 3.9 m occupying 36 – 70% of the total storage, and phytoplankton light starvation is estimated equal to 64 – 30%.

In hydrobiological investigations of different orientation such parameter as chlorophyll content that serves as different data medium on alga development and productivity, water body ecological state and water quality, is widespread. It varies over wide limits, from <1 to >100 $\mu\text{g/l}$, in the Volga River reservoirs; this is conditioned both by phytoplankton seasonal dynamics and heterogeneity in spatial distribution of algae. However, all the reservoirs are characterized by similar mean values of daily photosynthesis, from 2.10 ± 0.17 to 2.91 ± 0.34 $\text{mg O}_2/\text{l}$. A high level of this parameter is supported by sufficient nutrient supply of algae all along the cascade, high assimilated activity of algae at mesotrophic sites and their high abundance at eutrophic sites. Input of primary production to the pool of liable organic matter varies from 14 to 40%.

Stability of primary production in the Volga River reservoirs is supported by phytoplankton physiological response apparent in variation of such parameters as chlorophyll content in algae biomass, specific activity of chlorophyll, efficiency of solar energy and nutrients utilization (Mineeva et al., 2007). Total primary production that makes from 2.16 ± 0.15 to 3.24 ± 0.26 $\text{g O}_2/(\text{m}^2 \text{ day})$ becomes higher in the Low Volga according to increased depth of euphotic layer. Uniformity of primary production and plankton respiration course is disturbed at the Mid Volga section that receives two largest tributaries, i.e., rivers Oka and Kama, and is undergone to the highest anthropogenic impact resulting in depression of photosynthesis and activated destruction processes. The lowest daily primary production, 1.49 ± 0.14 $\text{mg O}_2/\text{l}$ and 1.13 ± 0.10 $\text{g O}_2/\text{m}^2$, had been observed in the northern Sheksna reservoir neighbouring to the Volga cascade. In 1990s and early 2000s phytoplankton primary production in the Volga River was quite similar to those during 1960-1970s.

The ratio of total primary production and plankton respiration in water column indicating a trend in organic matter budget varies both in a course of seasonal succession or at the areas of different morphometry. As usual, autotrophic stage coincides with

phytoplankton peaks in spring and summer, while heterotrophic stage occurs during phytoplankton depression and also in autumn. However, the negative organic matter budget that shows heterotrophic functioning of ecosystem with appreciable input of allochthonous organic matter is the most typical for the Volga River reservoirs. The earlier functional state of communities seems to be supported by energetic subsidies, i.e., flowage, inflow from catchment area, wind mixing, nutrient input, etc. Thus, the earlier succession phase is the features of lotic flowing sites but not lake-like lacustrine sites with slow down water exchange. During periods of unstable cyclonic weather the earlier succession phase can be observed too.

Both synthesis and oxidation of the most part of organic matter in reservoirs occur within large areas, e.g., Lake Beloe in Sheksna Reservoir and the central Main Part in Rybinsk Reservoir. The majority of organic matter storage in cascade, from 18 to 32% of the total, is formed in three largest reservoirs, i.e., Rybinsk, Kuibyshev, and Volgograd reservoirs.

Essential contribution to the total production as well as ecosystem enrichment with autochthonous organic matter in reservoirs, make the near-shore shallows marked out with high agile abiotic conditions and singularity of organic matter production. As it was shown by example of the Rybinsk reservoir where littoral zone occupies 30 – 44% of the total area in riverine basins and 14% in the Main Part, the shallows are characterized with higher phytoplankton abundance as well as higher production and respiration values in comparison with pelagic areas. Shallow sites are optically deep because euphotic layer spreads in the water column from surface to the bottom resulting in prevalence of autotrophic processes above heterotrophic ones.

Complex hydrological structure of the reservoirs provides formation of the areas with different biological production and trophic state, as well. Phytoplankton pigment composition together with primary production vary appropriately under different trophic conditions that makes it possible to offer classification of reservoir waters trophic state based on chlorophyll *a* content and including the abiotic parameters together with the production ones. Appropriate changes in hydrooptical parameters and chlorophyll share in

PhAR attenuation also take place under of different trophic state providing possibility to distinguish three types of the waters differ in phytoplankton participation in forming the underwater light climate.

Thus, processes of organic matter production and respiration in the Volga River reservoirs are in accordance with each other and in close interaction with environmental factors affecting the forming of hydrochemical and hydrooptical regimen in the basins. Connection of those processes with reservoir geographic location shows a functional unity of the water body and catchment area system.

Список использованных сокращений

- Фотосинтез в единице объема воды – A, A_{max}
 Валовая первичная продукция – ВП
 Первичная продукция в столбе воды, интегральная первичная продукция – $\sum A$
 Чистая первичная продукция – ЧП
 Деструкция ОВ в единице объема – R
 Деструкция в столбе воды, интегральная деструкция – $\sum R$
 Дыхание фитопланктона – R_{Φ}
 Органическое вещество – ОВ
 Хлорофилл – Хл
 Ассимиляционное число – АЧ
 Суточное АЧ — САЧ
 Респираторная (дыхательная) активность фитопланктона – $R/X_{\text{л}}$
 Фотосинтетически активная радиация – ФАР
 Показатель вертикального ослабления ФАР – $\alpha_{\text{ФАР}}$
 Показатель ослабления ФАР хлорофиллом – $\alpha_{\text{Хл}}$
 Индекс зрелости – θ
 Поток энергии (Energy flow) – EF
 Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе – $\%U$
 Глубина – H
 Глубина перемешивания – H_{mix}
 Эвфотная (фотическая) зона – Z_{eu}
 Прозрачность – Пр, Z_c
 Температура – T
 Цветность – Цв
 Электропроводность – Эл
 Коэффициент вариации – C_v
 Коэффициент детерминации – r^2
 Коэффициент корреляции – r
 Критерий Стьюдента – t -критерий
 Критерий Фишера – F -критерий
 Уровень значимости – P

Литература

- Авакян А. Б., Салтанкини В. П., Шарапов В. А.* Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 325 с
- Авакян А. Б., Широков В. М.* Комплексное использование и охрана водных ресурсов. Минск: Университетское, 1990. 240 с.
- Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А.* Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 270 с.
- Алимов А. Ф.* Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб: Наука, 2001. 147 с.
- Алимов А. Ф., Бульон В. В., Гутельмахер Б. Л., Иванова М. Б.* Применение биологических и экологических показателей для определения степени загрязнения природных вод // Водные ресурсы. 1979. № 5. С. 137–150.
- Алисов Б. П.* Климат СССР. М.: Наука. 1956. 128 с.
- Андроникова И. Н.* Современные возможности трофической типизации озерных экосистем // Антропогенные изменения экосистем малых озер (причины, последствия, возможность управления). СПб: Гидрометеиздат, 1991. С. 17–22.
- Андрюкович П. Ф.* Применение метода главных компонент в практических исследованиях. М.: МГУ, 1973. 123 с.
- Анисимова Е. П.* Исследования объемного поглощения солнечной радиации в Учинском водохранилище // Вестник МГУ. Сер. физика, астрономия. 1965. № 6. С. 37–42.
- Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. 1: Гидрология и гидрохимия озера Белого.* Л.: Наука, 1981. 252 с.
- Арз Ф. Э., Толстяков Д. Н.* О проникновении солнечной радиации в воду // Метеорология гидрология 1969. № 6. С. 58–64.
- Бакастов С. С.* Изменение площадей и объемов мелководий Рыбинского водохранилища в зависимости от его наполнения // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: ЯГПИ, 1976. С. 13–22.
- Бакулин К. А.* Морфометрические характеристики Рыбинского водохранилища // Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л.: Наука, 1968. С. 72–86.
- Баранов И. В.* Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 279–322.

Баранов И. В. Первичная продукция Горьковского и Куйбышевского водохранилища // Тр. Всесоюз. Гидробиол. о-ва. 1962. Т. 12. С. 345–356.

Баранов И. В. Гидрохимический режим мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С. 21–29.

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

Берсенева Г. П., Крупаткина Д. К. Мезомасштабное распределение пигментов в планктоне Средиземного моря и их роль в поглощении света // Экология моря (Киев). 1984. Вып. 16. С. 30–37.

Бикбулатов Э. С., Степанова И. Э. Оценка трофности Рыбинского водохранилища с помощью потенциала регенерации биогенных элементов // Водные ресурсы. 2002. Т. 29, № 6. С. 721–726.

Бикбулатова Е. М., Бикбулатов Э. С. Органическое вещество в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск: ИБВВ АН СССР. 1982. С. 101–112.

Бикбулатова Е. М., Степанова И. Э., Бикбулатов Э. С. Формы, масштабы и изменчивость поступления органических веществ в Рыбинское водохранилище // Водные ресурсы. 2006. Т. 33, № 3. С. 338–343.

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

Боровкова Т. Н. Поглощение солнечной радиации водными массами Куйбышевского водохранилища // Тр. ГГО. 1967. Вып. 206. С. 57–66.

Бульон В. В. Первичная продукция озер // Биологическая продуктивность северных озер. Л.: Наука, 1975а. Т. 56. С. 32–41.

Бульон В. В. Первичная продукция тундровых озер. Биологическая продуктивность северных озер. Л.: Наука, 1975б. Т. 57. С. 19–36.

Бульон В. В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла «а» в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236, № 2. С. 202–208.

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

Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 1985. 32 с.

Бульон В. В. Первичная продукция планктона и классификация озер // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л.: Наука, 1987. С. 45–51.

Бульон В. В. Первичная продукция и трофическая классификация водоемов // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеониздат, 1993. С. 147–157.

Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб: Наука, 1994. 222 с.

Бульон В. В. Имеет ли место естественное эвтрофирование озер? // Водные ресурсы. 1998. Т. 25, № 6. С. 759–764

Бульон В. В. Зависимость годовой продукции фитопланктона от географической широты // Докл. Академии наук. 2003. Т. 389, № 2. С. 267–270.

Бульон В. В. Первичная продукция и рыбопродуктивность водоемов: моделирование и прогноз // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 48–57.

Бульон В. В., Винберг Г. Г. Соотношение между первичной продукцией и рыбопродуктивностью водоемов // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: Наука, 1981. С. 5–10.

Буторин Н. В. Гидрологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах волжского каскада. Л.: Наука, 1969. 319 с.

Буторин Н. В., Курдина Т. Н., Бакастов С. С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982. 224 с.

Былинкина А. А., Генкал Л. Ф. Скорость оборота минерального фосфора и поглощение глюкозы в прибрежной и глубоководной зоне Рыбинского водохранилища // Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974. С. 7–16.

Былинкина А. А., Трифонова Н. А. Особенности гидрохимического режима Иваньковского водохранилища в связи с объемом и распределением водного стока // Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск: ИБВВ АН СССР, 1982. С. 3–19.

Былинкина А. А., Трифонова Н. А., Кудрявцева Н. А. и др. Гидрохимический режим Шекснинского водохранилища и водоемов Северо-Двинской системы // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982. С. 45–76.

Ведерников В. И. Влияние факторов среды на величину ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона // Экология и биогеография планктона. М.: Наука, 1976. С. 106–129.

Ведерников В. И. Сезонные изменения ассимиляционного числа у морского фитопланктона // *Элементы водных экосистем*. М.: Наука, 1978. С. 18–31.

Ведерников В. И. Вертикальные изменения потенциальной фотосинтетической активности морского фитопланктона // *Экология морского фитопланктона*. М.: Наука, 1981. С. 117–125.

Ведерников В. И. Ассимиляционное число и пределы его колебаний в культурах и природных популяциях морских планктонных водорослей // *Океанический фитопланктон и первичная продукция*. М.: Наука, 1982. С. 92–112.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. 329 с.

Винберг Г. Г. Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов // *Первичная продукция морей и внутренних вод*. Минск, 1961. С. 11–24.

Винберг Г. Г. Биотический баланс вещества и энергии и биологическая продуктивность водоемов // *Гидробиол. журн.* 1965. Т. 1, № 1. С. 25–31.

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

Винберг Г. Г. Зависимость скорости онтогенетического развития от температуры // *Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем*. Л.: Наука, 1987. С. 5–34.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Сукцессия морских планктонных сообществ // *Океанология*. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 633–639.

Возняк Б. Поступление фотосинтетически активной радиации в эвфотическую зону Балтийского моря в весенний период 1984 г. // *Экосистемы Балтики в мае – июне 1984 г. (по материалам 39-го рейса НИС «Ак. Курчатов»)*. М.: Ин-т Океанологии АН СССР, 1987. С. 80–100.

Возняк Б., Кобленц-Мишке О. И. Полуэмпирическая математическая модель световой зависимости морского фотосинтеза // *Экосистемы Балтики в мае–июне 1984 г.* М.: Ин-т Океанологии АН СССР, 1987. С. 369–388.

Волга и ее жизнь / Под ред. Н. В. Буторина, Ф. Д. Мордухай-Болтовского Л.: Наука, 1978. 348 с.

Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение). Саратов, 1977. 222 с.

Вологдин М. П. Гидрооптические особенности малых озер Забайкалья (на примере Ивано-Арахлейских). Новосибирск: Наука, 1981. 134 с.

Вотинцев К. К., Мецержакова А. И. Эффективность утилизации энергии солнечной радиации фитопланктоном оз. Байкал // Докт. АН СССР. 1969. Т. 184, № 1. С. 214–216.

Выхристюк М. М. Гидрометеорологические условия и оптические свойства водных масс // Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. С. 16–30.

Гак Д. З. Первичная и бактериальная продукция водоемов бассейна Волги // Водные ресурсы. 1977. № 1. С. 55–63.

Герасимова Н. А. Фитопланктон и первичная продукция Саратовского водохранилища в 1968–1971 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1973. Т. 12. С. 40–60.

Герасимова Н. А. Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища в 1968–1971 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14. С. 32–54.

Герасимова Н. А. Первичная продукция, деструкция органического вещества и сток фитопланктона Саратовского водохранилища в 1968–1971 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1980. Т. 18. С. 19–25.

Герасимова Н. А. Динамика продукции фитопланктона Саратовского и Волгоградского водохранилищ по многолетним данным // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1981. Т. 168. С. 65–81.

Герасимова Н. А., Далечина И. Н. Продукция фитопланктона Волгоградского водохранилища с 1965 по 1971 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14.

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

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

Гольд В. М. Экологическая физиология водорослей. Фотосинтез и дыхание // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: ЯГТУ, 1996. С. 129–130.

Гольд В. М., Гольд З. Г., Попельницкая И. М. О причинах нарушения второго закона термодинамики в водных экосистемах // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 7. Иркутск, 1985. С. 25–27.

Гольд В. М., Минеева Н. М., Гольд З. Г., Попельницкая И. М. Дыхание фитопланктона: проблемы и методы // Методические вопросы изуче-

ния продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 66–74.

Гольд В. М., Попельницкий В. А., Гольд З. Г. и др. Дыхание фитопланктона Саянского и Красноярского водохранилищ // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль: ЯГТУ, 1996. С. 131–132.

Горбунов М. Ю. Миксотрофия как экологическая стратегия в водных экосистемах // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. С. 72–81.

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

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

Гранин Н. Г., Шерстянkin П. П. Применение гидрооптических методов в лимнологии // Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск: Наука, 1979. С. 269–274.

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

Гусева К. А. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоеме // Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск: Изд-во Министерства высшего и среднего специального и профессионального образования БССР, 1961. С. 301–307.

Гусева К. А. Мутность и цветность воды Рыбинского водохранилища как химические факторы в развитии фитопланктона // Растительность волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 64–76.

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

Далечина И. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества Волгоградского водохранилища в 1965–1967 гг. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1971. Т. 10. С. 47–59.

Далечина И. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества Волгоградского водохранилища в 1968 г. // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1976. Т. 14. С. 55–58.

Далечина И. Н., Герасимова Н. А. Фитопланктон и его продукция // Рыбохозяйственное освоение и биопродукционные возможности Волго-

градского водохранилища. Саратов: Изд-во Сарат. университета, 1980. С. 31–48.

Далечина И. Н., Сиденко В. И. О величине первичной продукции в верхнем участке Волгоградского водохранилища // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969. С. 81–82.

Даценко Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидролого-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.

Десяткин В. Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 52–70.

Десяткин В. Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ...д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2003. 48 с.

Дзюбан А. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1971 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1975. № 25. С. 12–15.

Дзюбан А. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в воде Саратовского водохранилища в 1972 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1976. № 31. С. 13–16.

Дзюбан А. Н. Первичная продукция, деструкция органического вещества и численность бактерий в воде Саратовского водохранилища // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 1. С. 81–85.

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

Довгий Т. Н. Подводная солнечная радиация на Байкале. Новосибирск: Наука. 1977. 101 с.

Довгий Т. Н. Проникающая в воду солнечная радиация // Первичная продукция в Братском водохранилище. М.: Наука, 1983. С. 19–23.

Драбкова В. Г., Коплан-Дикс И. С. Проблема антропогенного эвтрофирования озер // Рыбоводство. 1985. № 1. С. 33–34. 1985.

Евневич Т. В. О расчете характеристик прозрачности атмосферы // Метеорология, гидрология. 1984. № 5. С. 103–109.

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

Елизарова В. А. Фитопланктон прибрежного мелководья Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. 1988. № 80. С. 13–17.

Елизарова В. А., Сигарева Л. Е. Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль: ЯГПИ, 1976. С. 133–147.

Ерлов Н. Г. Оптика моря. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 248 с.

Ершова М. Г., Законнова А. В., Литвинов А. С., Соколова Е. Н. Моделирование гидрологической структуры и прогноз минерализации воды в Чебоксарском водохранилище // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 4. С. 426–434.

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

Жуковский В. Н., Окснюк О. П., Олейник Г. Н. и др. Принципы и опыт построения экологической классификации поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 38–42.

Жукова Т. В. Потоки фосфора и азота в пограничном слое «дно – вода» и их роль в функционировании полимиктических озер (на примере экосистемы Нарочанских озер): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 2001. 38 с.

Зайцева Е. А. Тепловой баланс Рыбинского водохранилища // Сб. работ Рыбинской ГМО. 1965. Вып. 2. С. 72–91.

Законнова А. В., Литвинов А. С. Изменение ионного стока реки Волги за многолетний период // Актуальные вопросы экологии Ярославской области. Ярославль, 2005. Т. 1, вып. 3. С. 187–193.

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

Зимбалева Л. Н., Гусынская С. Л., Долинский В. Л., Плигин Ю. В. Экотон и биопродуктивность водохранилищ // VI Съезд Всесоюз. Гидробиол. о-ва АН СССР: Тез. докл. Ч. 2. Мурманск. 1991. С. 168–169.

Иваньковское водохранилище и его жизнь / Под ред. Н. В. Буторина и В. А. Экзерцева. Л.: Наука, 1978. 304 с.

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

Иватин А. В. Микробиологическая характеристика Куйбышевского водохранилища в 1965 г. // Микробиология. 1968. Т. 37, вып. 2. С. 360–366.

Иватин А. В. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище в 1966 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1970. № 8. С. 15–19.

Иватин А. В. Продукция фитопланктона и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище в 1966 г. // Гидробиол. журн. 1974. Т. 10, № 3. С. 65–68.

Измestьева Л. Р., Кожова О. М., Усенко Н. Б. Динамика хлорофилла а в сестоне Иркутского водохранилища // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, № 1. С. 7–14.

Ильинский А. Л. Влияние цветности и мутности воды на фотосинтез водорослей // Растительность волжских водохранилищ. М., Л.: Наука, 1966. С. 77–80.

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

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

Ильяш Л. В., Житина Л. С., Федоров В. Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.

Капустина Л. Л. Особенности пространственно–временного распределения и функциональные характеристики бактериопланктона // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. С. 146–179.

Катунин Д. Н., Галушкина Н. В., Железцова Е. Г., Радованов Г. В. Многолетние изменения (1936–1999 гг.) биогенного стока р. Волги // Рыбохозяйственные исследования на Каспии: Результаты НИР за 1999 год. Касп. НИИ рыб. х-ва. Астрахань, 2000. С. 362–368.

Кириллова Т. В. Радиационный режим озер и водохранилищ. Л.: Гидрометеоздат, 1970. 254 с.

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

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНИЦ РАН, 2007. 395 с.

Китаев С. П. Комплексная оценка продукционных возможностей озер и количественной типологии (индексы трофического статуса) // X Съезд Гидробиол. о-ва при РАН: Тез. докл. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 187.

Климова А. К. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона Волгоградского водохранилища в районе Саратова // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969. С. 75–80.

Кобленц-Мишке О. И. Первичная продукция // Океанология. Биология океана. Т. 1. М.: Наука, 1977. С. 58–62.

Кобленц-Мишке О. И. Фотосинтез морского фитопланктона в зависимости от подводной облученности // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 5. С. 908–920.

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

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

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

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

Кожова О. М., Паутова В. Н. Первичная продукция в Братском водохранилище и факторы, ее определяющие // Водные ресурсы. 1983. № 1. С. 40–47.

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

Козлянинов М. В. Основные принципы оптических измерений в море и некоторые гидрофотометрические расчеты // Оптика океана и атмосферы. М.: Наука, 1981. С. 96–162.

Кондратьев К. Я., Поздняков Д. В. Оптические свойства природных вод и дистанционное зондирование фитопланктона. Л.: Наука, 1988. 181 с.

Коновалов Б. В. Поглощение света пигментами фитопланктона // Экосистемы Балтики в мае–июне 1984 г. (по материалам 39-го рейса НИС «Ак. Курчатов»). М.: Ин-т Океанологии АН СССР, 1987. С. 286–303.

Константинов А. С. Общая гидробиология. М.: Высшая школа, 1972. 472 с.

Константинов А. С. О критериях оценки состояния пресноводных экосистем в условиях комплексного использования водоемов // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19, № 1. С. 3–12.

Копелевич О. В., Шифрин К. С. Современные представления об оптических свойствах морской воды // Оптика океана и атмосферы. М.: Наука, 1981. С. 4–55.

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

Коплан-Дикс И. С., Алексеев В. Л. Природная и антропогенная составляющие круговорота фосфора // Эволюция круговорота фосфора и эвтрофирование природных вод. Л.: Наука, 1988 б. С. 136–156.

Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ, 2009. 377 с.

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

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

Корнева Л. Г. Современное состояние фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биологические ресурсы, их сохранение и использование. Ярославль: ЯрГУ, 1999. С. 81–91.

Корнева Л. Г. Современные инвазии планктонных диатомовых водорослей в бассейне р. Волги и их причины // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 30–39.

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

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

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

Кудерский Л. А. Экосистемы водохранилищ как самостоятельный тип экосистем // V Съезд Всесоюз. Гидробиол. ора: Тез. докл. Ч. 2. Куйбышев. 1986. С. 84–85.

Кудрявцев В. М. Микробиологическая характеристика Волги от Куйбышевской до Волгоградской плотины // Биология и физиология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 14–22.

Кудрявцев В. М. Первичная продукция фитопланктона, деструкция органического вещества и численность бактерий в Волге и ее водохранилищах (июль 1969 г.) // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974 а. 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, 1974 б. С. 35–45.

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

Кузнецов С. И., Карпова Н. С. Динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1961 и 1962 гг. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: 1966. С. 117–122.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1963 и 1964 гг. // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука, 1966. С. 123–132.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Численность бактерий и продукция органического вещества в водной массе Рыбинского водохранилища в 1965 г. // Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 17–25.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1966 г. // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971 а. С. 17–22.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Численность бактерий и продукция органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1967 г. // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971 б. С. 23–30.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1969 г. // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1972 а. С. 13–23.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Фотосинтез, деструкция органического вещества и динамика численности бактерий в Рыбинском водохранилище в 1968 г. // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1972 б. С. 3–12.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С., Бакулина А. Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. // Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск, 1974 б. С. 5–18.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Численность бактерий, продукция и деструкция органического вещества в Рыбинском водо-

хранилище в 1970 г. // Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л.: Наука, 1974 а. С. 95–111.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Микробиологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1972 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977 а. С. 114–131.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С., Саралов А. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества и фиксация молекулярного азота в Рыбинском водохранилище в 1973 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977 б. С. 131–149.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С., Карпова Н. С. Характеристика микробиологических и гидрологических процессов в Рыбинском водохранилище в 1974 г. // Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977 в. С. 149–162.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. // Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л.: Наука, 1979. С. 5–20.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С. Ханайченко Н. А. Микробиологические процессы и водный режим Рыбинского водохранилища в 1976 г. // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л.: Наука, 1982 а. С. 175–190.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Карпова Н. С., Романенко В. А. Микробиологические процессы и общая гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1977 и 1978 гг. // Гидробиологическая характеристика водохранилищ волжского бассейна. Л.: Наука. 1982б. С. 3–32.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Романенко В. А., Карпова Н. С. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1979 г. // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. М.: Наука. 1984. С. 123–139.

Кузнецов С. И., Романенко В. И., Романенко В. А. и др. Микробиологические процессы и гидрологическая характеристика Рыбинского водохранилища в 1980 г. // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 180–191.

Кузнецова М. А. Изменения структурно-функциональных характеристик зоопланктона в ходе эвтрофикации разнотипных озер в аспекте кон-

цепции сукцессии (на примере озер Восточно-Европейской равнины): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Н. Новгород: НГУ, 2002. 38 с.

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

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

Лаврентьева Г. М. Фитопланктон водохранилищ волжского каскада (Изв. ГОСНИОРХ. Т. 114). Л., 1977. 166 с.

Лазарева В. И. Зоопланктон малых озер Дарвинского заповедника в связи с индикацией антропогенного закисления: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 27 с.

Лазарева В. И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2005. С. 162–177.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. 284 с.

Ларин Д. А. О расчете энергии солнца, проникающей в глубь водоемов // Вестник МГУ. Серия География. 1973. № 1. С. 102–106.

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

Лебедев Ю. М. К оценке рыбопродуктивности водохранилищ Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек-2: Тез. докл. Международный. конф. Тольятти, 1998. С. 214–215.

Левченко В. В., Старобогатов Я. И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем (некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журнал общей биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 619–631.

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

Литвинов А. С. Многолетняя и сезонная изменчивость водохранилищ волжского каскада // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 93–94.

Литвинов А. С. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: ЯГТУ, 2000. 83 с.

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

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

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

Литвинов А. С., Роциупко В. Ф. Изменения термического режима Волги в условиях зарегулирования стока // Водные ресурсы. 1992. № 6. С. 44–50.

Луфферова Л. А. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1963. С. 130–142.

Маньковский В. И. Связь между глубиной видимости белого диска и показателем ослабления излучения для океанических вод // Оптические методы изучения океанов и внутренних водоемов. Новосибирск: Наука, 1979. С. 100–106.

Маргалеф Р. Облик биосферы. М.: Наука, 1992. 214 с.

Марголина Г. Л. Процессы образования и распада органического вещества в воде Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов. Л.: Наука, 1967. С. 32–38.

Марголина Г. Л. Интенсивность процессов бактериального разрушения органического вещества в водохранилищах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 18 с.

Марголина Г. Л. Микробиологические процессы деструкции в пресноводных водоемах. М.: Наука, 1989. 121 с.

Мартьянова Г. Н., Махоткина Е. Л. Вклад фотосинтетически активной радиации в суточные суммы интегральной суммарной радиации // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии: Материалы 12-го совещания по актинометрии. Иркутск, 1984. С. 203–204.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука. 1975. 240 с.

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

Минеева Н. М. Первичная продукция фитопланктона озер Северо-Двинской водной системы // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 24–35.

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

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

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

Минеева Н. М. Проблемы оценки дыхания фитопланктона: Обзор методов, опыт расчетов // Деп. в ВИНТИ. № 1580–В92. Борок, 1992. 23 с.

Минеева Н. М. Изменение деструкции органического вещества при различном времени экспонирования проб // Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993 а. С. 44–48.

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

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

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

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

Минеева Н. М. Первичная продукция планктона // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2002. С. 101–105.

Минеева Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: Дис. ... д-ра биол. наук. Борок, 2003. 348 с.

Минеева Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.

Минеева Н. М. Формирование подводного светового режима водохранилищ Волги // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Ярославль: ЯГТУ, 2005 а. С. 213–223.

Минеева Н. М. Характеристика трофического статуса волжских водохранилищ // Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах. М.: Медиа-Пресс, 2005 б. С. 58–69.

Минеева Н. М. Содержание фотосинтетических пигментов в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. 2006. № 1. С. 31–40.

Минеева Н. М., Абрамова Н. Н. Пигменты фитопланктона как показатели экологического состояния Чебоксарского водохранилища // Водные ресурсы. 2009. Т. 36, № 5. С. 588–596.

Минеева Н. М., Бикбулатова Е. М. Вклад первичной продукции планктона в общий фонд органического вещества в водохранилищах волжского каскада. Водные ресурсы. 2008. Т. 35, № 5. С. 587–594.

Минеева Н. М., Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Продукционные характеристики фитопланктона волжских водохранилищ // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы 3-й Международной конференции. Минск: БГУ, 2007. С. 29–30.

Минеева Н. М., Мутовина М. В. Характеристика продуктивности фитопланктона мелководной зоны Рыбинского водохранилища // Эколого-физиологические исследования водорослей: Тез. докл. Борок, 1996. С. 66–67.

Минеева Н. М., Разгулин С. М. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 2. С. 218–223.

Минеева Н. М., Сигарева Л. Е. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе фитопланктона в водоемах с различными гидрооптическими условиями // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии: Материалы 12го совещания по актинометрии. Иркутск, 1984. С. 261–263.

Миркин Б. М., Наумова Л. Г. О сукцессиях растительных сообществ // Экология. 1984. № 6. С. 3–12.

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

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

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

Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Иконников В. Ф. Эффективность утилизации солнечной радиации фитопланктоном в водоемах и водотоков Белорусской ССР // Изучение и освоение водоемов Прибалтики и Белоруссии: Тез. докл. Рига, 1979. С. 41–43.

Мокиевский К. А. Радиационный баланс крупных озер на примере Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Л., 1976. 20 с.

Мокиевский К. А. Исследования радиационного режима озер как основа теплового и энергетического баланса водоемов // Acta Hydrophys. 1980. Bd 25, Hf 1/2. S. 129–149.

Мокиевский К. А., Трифонова И. С., Трошков Б. И., Ульянова Д. С. Особенности ослабления солнечной радиации, проникающей в воду озер, в зависимости от содержания в ней органического вещества // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии: Материалы 12-го совещания по актинометрии. Иркутск, 1984. С. 255–257.

Мордкович В. Г. Очерк сукцессионных проблем // Изв. СО АН СССР. Серия биол. науки. 1988. Вып. 1, № 6 (456). С. 13–24.

Мордохай-Болтовской Ф. Д. К вопросу о продуктивности Рыбинского водохранилища // Труды биологической станции «Борок». 1958. Вып. 3. С. 7–9.

Мордохай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98–102.

Ныгес П. Продукционная экология озера Выртсъярв: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1987. 20 с.

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

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

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

Озеро Кубенское. Ч.1, Гидрология. Л.: Наука, 1977. 308 с.

Остапеня А. П. Сестон и детрит как структурные и функциональные компоненты водных экосистем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1989. 42 с.

Остапеня А. П. Нарочанские озера: проблемы и прогнозы // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. Межд. науч. конф. Минск: БГУ, 2000. С. 282–292.

Остапеня А. П. Дезэвтрофирование или бентификация? // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Матер. 3-й Межд. науч. конф. Минск: БГУ, 2007. С. 31–32.

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

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

Павельева Е. Б., Умнова Л. П. Баланс органических веществ в оз. Кривом (Северная Карелия) // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 30–35.

Парчук Г. В. Проблемы деэвтрофирования // Гидробиол. журн. 1994. Т. 30, № 5. С. 11–28.

Паутова В. Н., Крацук Л. С., Измestьева Л. Р. Радиационный режим и первичная продукция фитопланктона Братского водохранилища // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии: Материалы 12-го совещания по актинометрии. Иркутск, 1984. С. 258–260.

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

Пелевин В. Н., Рутковская В. А. Об оптической классификации океанических вод по спектральному ослаблению солнечного излучения // Океанология. 1977. Т. 17, вып. 1. С. 50–54.

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

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

Петрова Н. А. Сукцессии фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л.: Наука, 1990. 200 с.

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

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

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

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

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

Покатилова Т. Н. Подводные актинометрические исследования на Байкале и других водоемах // Радиационная климатология и прикладные аспекты актинометрии: Материалы 12го совещания по актинометрии. Иркутск, 1984 а. С. 247–248.

Покатилова Т. Н. Спектральное ослабление солнечной радиации в природных водах // Гидрология Байкала и других водоемов. Новосибирск: Наука, 1984 б. С. 14–19.

Покатилова Т. Н. Использование пиранометра для измерения энергии подводной солнечной радиации // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 139–146.

Покровская Т. Н., Миронова Н. Я., Шилькрот Г. С. Макрофитные озера и их эвтрофирование. М.: Наука, 1983. 152 с.

Попельницкая И. М. Оценка вклада составляющих планктонной биоты в общую деструкцию органического вещества планктона Красноярского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2007. 22 с.

Попельницкий В. А., Попельницкая И. М., Гольд В. М. и др. Анализ динамики деструкции планктона Красноярского водохранилища // IX Съезд Гидробиол. о-ва РАН: Тез. докл. Т. 2. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 97.

Приймаченко А. Д. Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1959. Т. 1 (4). С. 82–101.

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

Пырина И. Л. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ. 1959. № 3. С. 17–20.

Пырина И. Л. Подводный фотоинтегратор // Гидробиол. журн. 1965. Т. 1, № 2. С. 61–67.

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

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

Пырина И. Л. Фотосинтез пресноводного фитопланктона при различных световых условиях в водоеме // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М.: Наука, 1967 б. С. 202–210.

Пырина И. Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ // Лучистые факторы жизни водных организмов. Л.: Наука, 1967 в. С. 34–42.

Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в волжских водохранилищах // 2-я конф. по изучению водоемов бассейна Волги «Волга-2». Борок, 1974. С. 20–24.

Пырина И. Л. Проникновение и спектральный состав солнечного света в оптически различных водах // Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск: Наука, 1975. С. 349–353.

Пырина И. Л. Определение первичной продукции фитопланктона по максимальному фотосинтезу, суммарной солнечной радиации и прозрачности воды // Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, № 6. С. 115–119.

Пырина И. Л. Соотношение между видимой и общей солнечной радиацией над водоемами Верхне-Волжского бассейна // Круговорот вещества и энергии в водоемах. Вып. 5. Иркутск, 1985. С. 38–40.

Пырина И. Л. Об ослаблении солнечной радиации в природных водах // Первая Верещагинская Байкальская межд. конф.: Тез. докл. Иркутск, 1989. С. 35–36.

Пырина И. Л. Кислородный метод определения первичной продукции фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993 а. С. 10–13.

Пырина И. Л. Определение подводной фотосинтетически активной радиации // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993б. С. 132–138.

Пырина И. Л. Особенности условий для фотосинтеза в изолированных пробах фитопланктона // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993 в. С. 21–24.

Пырина И. Л. Ретроспективный анализ данных по первичной продукции фитопланктона Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Тольятти. 1993. С. 129–130.

Пырина И. Л. Свет как фактор продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах: Дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. СПб.: Ин-т озероведения РАН, 1995. 47 с.

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

Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхне-волжских водохранилищ. Ярославль: ЯГПИ, 1976. С. 106–132.

Пырина И. Л., Девяткин В. Г., Елизарова В. А. Экспериментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона // Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л.: Наука, 1975. С. 67–84.

Пырина И. Л., Ляшенко Г. Ф. Многолетняя динамика продуктивности фитопланктона и высшей водной растительности и их роль в продуцировании органического вещества в зарастающем Иваньковском водохранилище // Биология внутренних вод. 2005. № 3. С. 48–56.

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

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

Пырина И. Л., Минеева Н. М., Сигарева Л. Е. и др. О продуктивности фитопланктона озера Плещеево // Охрана и рациональное использование внутренних вод Центра и Севера Русской равнины. Ярославль, 1986. С. 36–40.

Пырина И. Л., Рутковская В. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза волжского фитопланктона от проникающей в воду суммарной сол-

нечной радиации // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 48–66.

Пырина И. Л., Рутковская В. А., Ильинский А. Л. О влиянии фитопланктона на проникновение солнечной радиации в воду волжских водохранилищ // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л.: Наука, 1972. С. 97–106.

Пырина И. Л., Сигарева Л. Е., Дзюбан А. Н. Первичная продукция фитопланктона // Экосистема озера Плещеево. Л.: Гидрометиздат, 1989. С. 114–122.

Реймерс Н. Ф. Популярный биологический словарь. М.: Наука, 1991. 544 с.

Решетников Ю. С. Проблема ре-олиготрофирования водоемов // Вопросы ихтиологии. 2004. Т. 44, № 5. С. 709–711.

Ривьер И. К. Зоопланктон // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: ЯГТУ, 2000. С. 174–194.

Розенберг Г. В. Физические основы спектроскопии светорассеивающих веществ // Успехи физ. наук. 1967. Т. 91, № 4. С. 569–608.

Романенко В. Д., Оксюк О. П., Жукинский В. Н. и др. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев: Наук. Думка, 1990. 256 с.

Романенко В. И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.; Л.: Наука. 1966. С. 133–153.

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

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

Романенко В. И. Продуцирование органического вещества фитопланктоном в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. журн., 1971. Т. 7, № 4. С. 5–10.

Романенко В. И. Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище

// Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973. С. 110–125.

Романенко В. И. Температурные оптимумы бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в различные сезоны года // Микробиология. 1982. Т. 50, вып. 5. С. 866–870.

Романенко В. И. Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза в каскаде волжских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. Л.: Наука, 1984. С. 48–60.

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

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

Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б. С. Кузин. Л.: Наука, 1972. 364 с.

Салманов М. А., Сорокин Ю. И. Первичная продукция Куйбышевского водохранилища // Изв. АН СССР. Серия биол. 1962. № 4. С. 603–614.

Сапо Л. М. Первичная продукция и деструкция органического вещества Иваньковского водохранилища в 1974–1976 гг. // Сб. науч. тр. НИИ озерного и речного рыбного хозяйства. 1981. № 165. С. 30–34.

Сигарева Л. Е. Некоторые данные об изменении концентрации пигментов фитопланктона и **рН среды в склянках при изменении фотосинтеза** // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 46. С. 23–26.

Сигарева Л. Е. Содержание и фотосинтетическая активность хлорофилла фитопланктона Верхней Волги: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 1984. 231 с.

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

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

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

Смелянский И. Э. Механизмы сукцессии // Успехи соврем. биологии. 1993. Т. 113, вып. 1. С. 36–45.

Смирнов Н. П., Вайновский П. А., Титов Ю. Э. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 20–27.

Смирнова Н. П. Особенности солнечной радиации, проникающей в водную массу озера Чаны // Экология озера Чаны. Новосибирск: Наука, 1986. С. 63–75.

Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыбозаведения / Под ред. Н. М. Минеевой. Ярославль: ЯГТУ, 2000. 284 с.

Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища / Под ред. А. С. Литвинова. Ярославль: ЯГТУ, 2002. 368 с.

Сокольский А. Ф., Тамразов Н. И., Горбунов К. В. Эффективность использования энергии суммарной солнечной радиации фитоценозами экологически различных водоемов // IV съезд ВГБО: Тез. докл. Ч. 1. Киев, 1981. С. 153–154.

Сорокин Ю. И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». Л.: Наука, 1958. № 3. С. 66–88.

Сорокин Ю. И. Продукция фотосинтеза в волжских водохранилищах в конце июня 1959 г. // Бюл. Инст. биол. водохранилищ. 1961. № 11. С. 3–6.

Сорокин Ю. И. Сезонная динамика продуктивности фитопланктона прибрежья и открытой части волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1969. № 3. С. 7–10.

Сорокин Ю. И. Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 5–16.

Сорокин Ю. И., Розанова Е. П., Соколова Г. А. Изучение первичной продукции в Горьковском водохранилище с применением С-14 // Тр. Всесоюз. Гидробиол. общества. М., 1959. С. 351–359.

Старикова Д. М., Сорокин Ю. И. Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1971. № 11. С. 8–14.

Студеникина Е. И. Биотическая структура экосистемы Азовского моря и особенности ее функционирования в современный период // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 219–226.

Студеникина Е. И., Толоконникова Л. И., Воловик С. П. Микробиологические процессы в Азовском море в условиях антропогенного воздействия. М.: Нацрыбресурсы, 2002. 168 с.

Тарасенко Л. В. Продукционные характеристики фитопланктона Иваньковского водохранилища в 70-е годы. Деп в ВИНТИ 8 июня 1983. № 3153–83.

Тарасова Т. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в р. Волге на трассе строительства Чебоксарской ГЭС // Уч. зап. Горьк. ун-та. Сер. биология. 1970. Вып. 105. С. 32–36.

Тарасова Т. Н. Первичная продукция, продукция бактериопланктона и деструкция органического вещества в Горьковском водохранилище // Гидробиол. журн. 1973. Т. 9, № 3. С. 5–11.

Тарасова Т. Н. Роль бактерий в круговороте органического вещества в р. Волге на трассе строительства Чебоксарского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1974. 24 с.

Тарасова Т. Н. Первичная продукция и участие бактерий в деструкции органического вещества озерной части Горьковского водохранилища // Круговорот вещества и энергии в водоеме: Элементы биотического круговорота: Тез. докл. 4-го Всесоюз. лимнол. совещания. Лиственничное-на-Байкале, 1977. С. 69–73.

Тарасова Т. Н. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Чебоксарском водохранилище в первые годы после наполнения // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1987. С. 19–24.

Тарчевский И. А. Основы фотосинтеза. М.: Высшая школа, 1977. 253 с.

Теканова Е. В., Тимакова Т. М. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Онежском озере // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 60–70.

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

Толоконникова Л. И. Роль бактериопланктона в деструкции органического вещества // Структура и функционирование сообществ водных микроорганизмов. Новосибирск: Наука, 1986. С. 159–163.

Трифорова И. С. Показатели продуктивности фитопланктона в озерах разного типа // Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики: Тез. докл. Вильнюс, 1975. С. 184–185.

Трифорова И. С. Оценка трофического статуса водоемов по содержанию хлорофилла а в планктоне // Методические вопросы изучения пер-

вичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 158–166.

Трифорова И. С. Закономерности изменения фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер: Дис. ... дра биол. наук в форме научного доклада. СПб., 1994. 77 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 1980. 327 с.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: МГУ, 1979. 168 с.

Федоров В. Д., Бобров Ю. А. Сезонные изменения некоторых показателей продуктивности фитопланктона Белого моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. № 1. С. 104–112.

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

Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки. СПб.: Наука, 2003. 277 с.

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

Харкевич Н. С. Материалы по малым лесным ламбам Карелии // Материалы по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск, 1960. С. 70–133.

Харченко Т. А. Экотоны водных экосистем как функционально активные зоны // 6-й Съезд Всесоюз. гидробиологического общества АН СССР: Тез. докл. Ч. 2. Мурманск, 1991. С. 222–223.

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

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

Цискаришвили Л. П. Гидрохимический режим и первичная продукция водоемов Грузии: Автореф дис. ...канд. биол. наук. Киев, 1987. 24 с.

Чехин Л. П. Световой режим водоемов. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1987. 130 с.

Шамардина И. П. О первичной продукции и деструкции органического вещества в верховьях Волги // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. 1980. № 46.

Шахматова Р. А., Тухсанова Н. Г., Тарасова Т. Н. и др. Биосток Горьковского водохранилища // Сб. работ Горьковской, Волжской и Рыбинской гидрометеорологических обсерваторий. Вып. 12. Л., 1975. С. 32–43.

Шерстянкин П. П. Оптические свойства вод и проникающая радиация // Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука, 1978. С. 73–87.

Шиенок В. А. Влияние ветрового перемешивания на первичную продукцию фитопланктона в мелком водоеме. Деп. в ВИНТИ № 1750–84. Красноярск: КрГУ, 1984. 9 с.

Шмелев Г. А., Субботина Е. В. Продукция фотосинтеза и деструкция органического вещества Горьковского водохранилища за 1974–1979 гг. // Вопросы гидрологии и гидрохимии водных объектов Верхней Волги: Сб. работ Горьк., Волж. и Рыбин. гидрометеорологических обсерваторий. 1983. Вып. 16. С. 51–59.

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

Щербак В. И. Структурно-функциональная характеристика днепровского фитопланктона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 2000. 32 с.

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

Экологические проблемы Верхней Волги / Под ред. А. И. Копылова. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.

Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / Под ред. С. М. Коновалова, В. Н. Паутовой. Л.: Наука. 1989. 304 с.

Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Под ред. В. Н. Паутовой и Г. С. Розенберга. Тольятти: Изд-во Самарского научн. центра РАН, 1999. 264 с.

Янишевский Ю. Д. Актинометрические приборы и методы наблюдения. Л.: Гидрометеиздат, 1957. 180 с.

Ahlgren G. Limnological studies of lake Norrviken, a eutrophicated Swedish lake. II. Phytoplankton and its productivity // Schwiz. J. Hydrobiol. 1970. V. 32, № 2. P. 353–396.

Algesten G., Sobek S., Bergstrom A.-K., et al. Contribution of sediment respiration to summer CO₂ emission from low productive boreal and subarctic lakes // Microbial Ecol. 2005, V. 50, № 4. P. 529–535.

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

Aruga Y. Ecological studies of photosynthesis and matter production of phytoplankton // Bot. Mag. Tokyo. 1965. V. 78. P. 280–288, 360–365.

Bannister T. T. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit of production // Limnol., Oceanogr. 1974. V. 19, № 1. P. 1–12.

Baxter R. M. Environment effect of dams and impoundments // Anual Rev. Ecol. Systematics. 1977. V. 8, № 2. P. 255–283.

Berman T., Pollinger U. Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll and photosynthesis in Lake Kinneret // *Limnol., Oceanogr.* 1974. V. 19, № 1. P. 31–54.

Bindloss M. E. Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross // *Proceed. Royal Society of Edinburg.* 1974. V. 74. P. 157–181.

Bindloss M. E. The light climate of Loch Leven, a shallow Scottish lake, in relation to primary production by phytoplankton // *Freshwater Biol.* 1976. V. 6, № 6. P. 501–518.

Brylinsky M., Mann K. H. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs // *Limnol., Oceanogr.* 1973. V. 18, № 1. P. 1–14.

Bukaveckas P. A., Williams J. J., Hendricks S. P. Factors regulating autotrophy and heterotrophy in the main channel and an embayment of a large river impoundment // *Aquatic Ecology.* 2002. V. 36, № 3. P. 355–369.

Bulgakov N. G., Levich A. P. The nitrogen:phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure // *Arch. Hydrobiol.* 1999. V. 146, № 1. P. 3–22.

Butterwick C., Heaney S. I., Tailing J. F. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance // *Freshwater Biol.* 2005. V. 50, № 2. P. 291–300.

Caffrey J. M. Production, respiration and net ecosystem metabolism in U. S. estuaries // *Environmental Monitoring and Assessment.* 2003. V. 81, № 1–3. P. 207–219.

Carignan R., Blais A.-M., Vis C. Measurement of primary production and community respiration in oligotrophic lakes using the Winkler method // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1998. V. 55, № 10. P. 1078–1084.

Carlson R. E. A trophic state index for lakes // *Limnol., Oceanogr.* 1977. V. 22, № 2. P. 361–369.

Claesson A. Research on recovery of polluted lakes. Algal growth potential and the availability of limiting nutrients // *Acta University Uppsala.* 1978. № 461. P. 1–27.

Conzonno V. H., Mariazzi A. A., Romero M. C. Light penetration and its relation with chlorophyll and photosynthetic efficiency in Lake Pellegrini (Rio Negro, Argentina) // *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litor. St. Tome.* 1995. V. 26, № 1. P. 1–7.

Cristofor S., Vadineanu A., Ignat G., Ciubuc C. Factors affecting light penetration in shallow lakes // *Hydrobiologia.* 1994. V. 275–276. P. 493–498.

Dubinsky Z. Light utilization efficiency in natural phytoplankton communities // *Brookhaven Symp. Biol. Plenum.* 1980. V. 31. P. 83–97.

Dubinsky Z., Berman T. Light utilization efficiencies of phytoplankton in Lake Kinneret (Sea of Galilea) // *Limnol., Oceanogr.* 1976. V. 21, № 2. P. 226–230.

Effler S. W. Attenuation versus transparency // *J. Environmental Engineering*. 1985. V. 111, № 4. P. 448–459.

Falkowski P. G., Raven J. A. Aquatic Photosynthesis. Oxford: Blackwell Scientific, 1997.

Fogg G. E., Calvario-Martinez O. Effects of bottle size in determinations of primary productivity by phytoplankton // *Hydrobiologia*. 1989. V. 173. P. 89–94.

Foy R. H. A comparison of chlorophyll-a and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // *Freshwater Biol.* 1987. V. 17, № 2. P. 237–250.

Foy R. H., Fitzsimons A. G. Phosphorus inactivation in a eutrophic lake by the direct addition of ferric aluminium sulphate: changes in phytoplankton populations // *Freshwater Biol.* 1987. V. 17, № 1. P. 1–13.

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

Giovanardi F., Vollenweider R. A. Trophic conditions of marine coastal waters: Experience in applying the Trophic Index TRIX to two areas of the Adriatic and Tyrrhenian seas // *J. Limnol.* 2004. V. 63, № 2. P. 199–218.

Goldman C. R., Kimmel B. L. Biological processes associated with suspended sediment and detritus in lakes and reservoirs // Current perspectives on river – reservoir ecosystems. North Amer. Benthol. Soc. Illinois: Springfield, 1978. P. 14–44.

Guminski S. Outline of the history of studies of the effect of humic compounds on algae // *Oceanologia*. 1983. V. 17. P. 9–18.

Hama T., Handa N. Pattern of organic mater production by natural phytoplankton population in eutrophic lake. 1. Intracellular products // *Arch. Hydrobiol.* 1987. Bd 109, № 1. P. 107–120.

Harris G. P. Phytoplankton Ecology. Structure, Functioning And Fluctuation. London, N. Y.: Chapman a. Hall, 1986. 384 p.

Harris G. P. Time series analysis of water quality data from Lake Ontario: implication for the measurement of water quality // *Freshwater Biol.* 1987. V. 18, № 3. P. 389–403.

Harris G. P., Piccinin B. B., Haffner G. D., et al. Physical variability and phytoplankton communities. 1. The descriptive limnology of Hamilton Harbour // *Arch. Hydrobiol.* 1980. V. 88, № 3. P. 303–327.

Havens K. E. Using trophic state index deviations to describe trends in particulate light attenuation in a large subtropical lake // *Lake and Reservoir Management*. 1994. V. 9, № 2. P. 80–86.

Havens K. E. Particulate light attenuation in a large subtropical lake // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. V. 52, № 8. P. 1803–1811.

Henderson H. G., Ryder R. A., Kudhongania A. W. Assessing fishery potentials in lakes and reservoirs // J. Fish. Res. Board Canada. 1973. V. 30. P. 2000–2009.

Holz, J. C., Hoagland K. D., Spawn R. L., Popp A., Andersen J. L. Phytoplankton community response to reservoir aging, 1968–1992 // Hydrobiologia. 1997. V. 346. № 1–3. P. 183–192.

Hoyer M. V., Jones J. R. Factors affecting the relation between phosphorus and chlorophyll in the Midwestern Reservoirs // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1983. V. 40, № 2. P. 192–199.

Huisman J., van Oostveen P., Weissing F. J. Critical depth and critical turbulence: Two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms // Limnol., Oceanogr. 1999. V. 44. № 7. P. 1781–1787.

Jewson D. H. The interaction of components controlling net phytoplankton photosynthesis in a well-mixed lake (Lough Neagh, Northern Ireland) // Freshwater Biol. 1976. V. 6, № 6. P. 551–576.

Jones R. I., Young J. M., Hartley A. M., Bailey-Watts A. E. Light limitation of phytoplankton development in an oligotrophic lake Loch Ness, Scotland // Freshwater Biol. 1996. V. 35, № 3. P. 533–543.

Kemp W. M., Boynton W. R. Influence of biological and physical processes on dissolved oxygen dynamics in an estuarine system: Implications for measurement of community metabolism // Estuarine, Coastal and Marine Science. 1980. V. 11. P. 407–431.

Kennedy R. H. Reservoir design and operation: limnological implications and management opportunities // Theoretical reservoir ecology and its applications. J. G. Tundisi & M. Straskraba (eds.). 1999. P. 1–28.

Keskitalo J. The species composition and biomass of phytoplankton in the eutrophic Lake Lovojarvi, southern Finland // Ann. Bot. Fenn., 1977. Vol. 14, № 2. P. 71–81.

Kimmel B. L., Lind O. T., Paulson L. J. Reservoir primary production // Reservoir limnology: ecological perspectives. New York: Wiley and Sons, 1990. P. 133–193.

Kimmel B. L., Groeger A. W. Factors controlling primary production in lakes and reservoirs: a perspective // Proc. North Amer. Lake Management Soc. Washington, 1984. P. 277–281.

Kirk J. O.T. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge, London, New York et. al.: Cambridge University Press, 1983. 401 p.

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

Kuhl A. Algal physiology and biochemistry // Phosphorus. Oxford: Univ. Press, 1974. P. 636–645.

Lambou V. W., Taylor W. D., Hern S. C., Williams L. R. Comparison of trophic state measurements // *Water Research*. 1983. V. 17, № 11. P. 1619–1626.

Likens J. E. Primary production of Inland aquatic ecosystems // *Primary Productivity of the Biosphere*. Berlin. Heidelberg. New York: Springer-Verlag, 1975. P. 185–202.

Lind O. T. The organic matter budget of a central Texas reservoir // *Reservoir Fisheries and Limnology*. Amer. Fish Soc. Washington, 1971. P. 193–202.

Lind O. T. The effect of non-algal turbidity on the relationship of Secchi depth to chlorophyll *a* // *Hydrobiologia*. 1986. V. 140, № 1. P. 27–35.

Lind O. T., Terrell T. T. Trophic classification: some special problems of reservoirs // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. V. 33, № 1. P. 647.

Litvinov A. S., Mineeva N. M. Characteristics of the summer hydrological regimen and chlorophyll distribution in the Volga River reservoirs // *Internat. Revue Hydrobiol.* 1994, Bd 79. № 2. P. 229–234.

Margalef R. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivite, composition taxonomique et proprietes dynamiques des populations // *Conseil. Int. Explor. Sci. Mer. Medit. RapP. Proc. Verb.* 1960. V. 15, № 2. P. 277–281.

Margalef R. Some concepts relative to the organization of plankton // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1967. № 5. P. 257–289.

Margalef R. Typology of reservoirs // *Verh. Int. Ver. Limnol.* 1975. V. 19, № 3. P. 1847–1848.

Margalef R. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment // *Oceanol. Acta*. 1978. V. 1, № 4. P. 493–509.

Megard R. O., Combs W. S., Smith P. D., Knoll A. S. Attenuation of light and daily rate of photosynthesis attained by planktonic algae // *Limnol., Oceanogr.* 1979. V. 24, № 6. P. 1038–1050.

Millard E. S., Myles D. D., Johannsson O. E., Ralph K. M. Phytoplankton photosynthesis at two index stations in Lake Ontario 1987–1992: assessment of the long-term response to phosphorus control // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996 a. V. 53, № 11. P. 1092–1111.

Millard E. S., Myles D. D., Johannsson O. E., Ralph K. M. Seasonal phosphorus deficiency of Lake Ontario phytoplankton at two index stations: light versus phosphorus limitation of growth // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1996 b. V. 53, № 12. P. 1112–1124.

Mineeva N. M. Evaluation of nutrient–chlorophyll relationships in the Rybinsk Reservoir // *Water Sci. and Technol.* 1993. V. 28, № 6. P. 25–28.

Mineeva N. M. Phytoplankton primary production in the Volga river reservoirs: effect of hydrological conditions and nutrients // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 1998, V. 83. P. 455–462.

Moustaka-Gouni M. Temporal and spatial distribution of chlorophyll «a» in Lake Volvi, Greece // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1989. V. 82, № 4. P. 47–185.

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

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

Phytoplankton Productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems / Williams P. J. le B., Thomas D. N., Reynolds C. S. (eds.) Oxford, Malden, Ames et al.: Blackwell Science, 2002. 386 p.

Poole H. H., Atkins W. R. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1929. № 16. P. 297–324.

Prepas E. E., Trew D. O. Evaluation of the phosphorus – chlorophyll relationship for lakes of the Precambrian Shield in Western Canada // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1983. V. 40, № 1. P. 27–35.

Pridmore R. D., Vant W. N., Rutherford J. C. Chlorophyll–nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // Hydrobiologia. 1985. V. 121, № 2. P. 181–189.

Prieur L., Sathyendranath D. An optical classification of coastal and oceanic waters based on the specific spectral absorption curves of phytoplankton pigments, dissolved organic matter and other particulate materials // Limnol., Oceanogr. 1981. V. 26, № 6. P. 671–689.

Reynolds C. S. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake system // Holl. Ecol. 1980. № 3. P. 141–159.

Reynolds C. S. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge, London, New York et al.: Cambridge University Press, 1984. 384 p.

Rivers of Europe / Tockner K., Uehlinger U., Robinson C. T., eds. Amsterdam. Boston, Heidelberg et al.: Elsevier, 2009. 700 p.

Rodhe W. Environmental requirements of freshwater plankton algae. Experimental studies in ecology of phytoplankton // Symb. Bot. Upsal. 1948. V. 10, № 1. P. 1–149. (приведено по: Ahlgren, 1970).

Rodhe W. Crystallization of eutrophication concepts in northern Europe // Eutrophication: Causes, Consequences, and Correctives. Washington, D. C.: National Acad. Sci., 1969. P. 50–64.

Rpemer S. C., Hoagland K. D. Seasonal attenuation of quantum irradiance (400–700) in three Nebraska reservoirs // Hydrobiologia. 1979. V. 53, № 1. P. 81–92.

Ryder R. A., Kerr S. R., Loftus K. H., Regier H. A. The morphoedaphic index, a fish yield estimator: review and estimation // J. Fish. Res. Board Canada. 1974. V. 38, № 5. P. 663–688.

Ryder R. A. Ecological heterogeneity between north-temperate reservoirs and glacial lake systems due to different succession rates and cultural uses // *Internat. Verein theor. und ang. Limnol. Verhand.* 1978. V. 20. P. 1568–1574.

Ryther J. H., Yentsch C. S. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data // *Limnol., Oceanogr.* 1957. V. 2, № 3. P. 281–286.

Sager P., Millard S. Photosynthesis, phosphorus and the underwater light climate in Green Bay, Lake Michigan and the Bay of Quinte, Lake Ontario // *Abstr. OME 36th Conference of Internat. Assoc. Great Lakes Research*, June 4–10. 1993. P. 35.

Sakamoto M. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // *Arch. Hydrobiol.* 1966. V. 62, № 1. P. 1–28.

Schanz F. Vertical light attenuation and phytoplankton development in Lake Zurich // *Limnol., Oceanogr.* 1985. V. 30, № 2. P. 299–310.

Schetagne R. Water quality modifications after impoundment of some large northern reservoirs // *Ergebn. Limnol. Advance Limnol.* 1992. Hf. 40. P. 223–229.

Schindler D. W. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwater // *Limnol., Oceanogr.* 1978. Vol. 23, № 3. P. 478–486.

Seip K. L., Reynolds C. S. Phytoplankton functional attributes along trophic gradient and season // *Limnol., Oceanogr.* 1995. V. 40, № 3. P. 589–597.

Sladeczek V. Water quality in Czechoslovak water-supply impoundment // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. Hf 33. P. 819–825.

Smith W. O. The relative importance of chlorophyll, dissolved and particulate matter, and seawater to the vertical extinction of light // *Estuarine, Coast. And Shelf Sci.* 1982. V. 15, № 4. P. 459–465.

Smith V. H. The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis // *Limnol., Oceanogr.* 1983. V. 27, № 6. P. 1101–1112.

Smith R. C., Baker K. S. The bio-optical state of ocean waters and remote sensing // *Limnol., Oceanogr.* 1978a. V. 23, № 2. P. 247–259.

Smith R. C., Baker K. S. Optical classification of natural waters // *Limnol., Oceanogr.* 1978b. V. 23, № 2. P. 260–267.

Soballe D. M., Bachmann R. W. Influence of reservoir transit on riverine algae transport and abundance // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1984. V. 41, № 12. P. 1803–1813.

Soballe D. M., Kimmel B. L. A large-scale comparison of factors influencing phytoplankton abundance in rivers, lakes, and impoundments // *Ecology.* 1987. V. 68, № 6. P. 1943–1954.

Sommer U. Comparison between steady state and non-steady state competition: experiments with natural phytoplankton // *Limnol., Oceanogr.* 1985. V. 30, № 2. P. 335–346.

Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncam A. The PEG-model of seasonal succession in planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* 1986. V. 106, № 4. P. 433–471.

Staehr P. A., Sand-Jensen K. Seasonal changes in temperature and nutrient control of photosynthesis, respiration and growth of natural phytoplankton communities // *Freshwater Biol.* 2006. V. 51, № 2. P. 249–262.

Steemann-Nielsen E. The use of radioactive C-14 for measurement of organic production in the sea // *J. Cons. Intern. Explor. Mer.* 1952. V. 18, № 2. P. 117–140.

Straskraba M. Self-organization, direct and indirect effects // *Theoretical Reservoir Ecology and its Applications.* Sao Carlos, Leiden, Rio de Janeiro: Backhuys Publisher, 1999. P. 29–51.

Straskraba M., Blazka P., Brande Z., et al. Hypothesis on reservoir aging // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 1990. Hf 33. P. 803–806.

Straskraba V., Simek K., Vrba J. Long-term development of reservoir ecosystems – changes in pelagic food webs and their microbial component // *Limnetica.* 2005. V. 24, № 1–2. P. 9–19.

Szumiec M. The effect of controlled eutrophication on solar radiation penetrating into the ponds // *Acta Hydrobiol.* 1975. V. 17, № 2. P. 149–182.

460. *Talling J. F.* Comparative laboratory and field studies of photosynthesis by a marine planktonic diatom // *Limnol., Oceanogr.* 1960. V. 5, № 1. P. 62–77.

Talling J. F. An annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // *Intern. Revue ges. Hydrobiol.* 1966. Bd. 51, Hf. 4. P. 545–621.

Talling J. F. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton // *Mitt. Int. Verein. Theor. angew. Limnol.* 1971. V. 19. P. 214–243.

Talling J. F. Utilization of solar radiation by phytoplankton // *Trends in Photobiology.* 1982. P. 619–631.

Talling J. F., Rzoska J. The development of plankton in relation to hydrological regime in the Blue Nile // *J. Ecol.* 1967. V. 55, № 6. P. 637–662.

Tilzer M. M. Underwater light climate // *The Functioning of Freshwater Ecosystems.* IBP 22. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 153–161.

Tilzer M. M. The importance of fractional light absorption by photosynthetic pigments for phytoplankton productivity in Lake Constance // *Limnol., Oceanogr.* 1983. V. 28, № 5. P. 833–846.

Tilzer M. M. Estimation of phytoplankton loss rates from daily photosynthetic rates and observed biomass changes in Lake Constance // *J. Plankton Research*. 1984. V. 6, № 2. P. 309–324.

Tilzer M. M., Bindloss M. E. Irradiance in the water column: Effects of phytoplankton // *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. IBP 22. Cambridge: Univer. Press, 1980. P. 156–161.

Tilzer M. M., Gaedke U., Schweizer A., et al. Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: no response to decreased phosphorus loading? // *J. Plankton Res.* 1991. V. 13, № 4. P. 755–777.

Townsend S. A., Luong-Van J. T., Boland K. T. Retention time as a primary determinant of colour and light attenuation in two tropical Australian reservoirs // *Freshwater Biol.* 1996. V. 36, № 1. P. 57–69.

Tuchman N. C., Schollett M. A., Rier S. T., Geddes P. Differential heterotrophic utilization of organic compounds by diatoms and bacteria under light and dark conditions // *Hydrobiologia*. 2006. V. 561, № 1, P. 167–177.

Tyler J. E. Report on the 2nd meeting of the joint group of experts on photosynthetic radiant energy. UNESCO Tech. Paper Mar. Sci.2. Paris. 1966. P. 1–11.

Uehlinger U., Bloesch J. Primary production of different phytoplankton size classes in oligomesotrophic Swiss lake // *Arch. Hydrobiol.* 1989. V. 116, № 1. P. 1–21.

Uehlinger U., Naegeli M. Ecosystem metabolism, disturbance and stability in a prealpine gravel bed river // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 1998. V. 17, № 2. P. 165–178.

Urabe J., Yoshida T., Gurung T. B., et al. The production-to-respiration ratio and its implication in Lake Biwa, Japan // *Ecol. Res.* 2005. V. 20, № 3. P. 367–375.

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., et al. The river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980. V. 37, № 1. P. 130–137.

Vollenweider R. A. Das Nährstoffbelastungs-konzept als Grundlage für den eutrophierungs-prozess stehender Gewässer und Talsperren // *Zeitschrift für Wasser und Abwasser Forschung*. 1979. Bd. 12, № 2. S. 46–56.

Vollenweider R. A. Global problems of eutrophication and its control // *Conservation and Management of Lakes*. Budapest: Akademiai Kiado, 1989. P. 19–41.

Vollenweider R. A., Kerekes J. The loading concept as a basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD programme on eutrophication // *Progr. Water Techn.* 1980. V. 12, № 2. P. 5–38.

Voros L., Padisak J. Phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* in some shallow lakes in Central Europe // *Hydrobiologia*. 1991. V. 215, № 2. P. 111–119.

Ward J. V., Stanford J. A. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor: Science, 1983. P. 29–41.

Westlake D. F., Adams M. S., Bindloss M. E., et al. Primary production // *The Functioning of Freshwater Ecosystems*. IBP 22. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 141–246.

Zhuravleva L. A., Kureishevich A. V. The relationship between chlorophyll-*a* and nutrient concentrations as an index of the ecological state of the Dnieper River // *Arch. Hydrobiol.* 1996. Suppl. 113, № 1–4. P. 549–553.

Оглавление

Введение.....	3
Глава 1. Водохранилище как среда обитания гидробионтов...	6
Общая характеристика водохранилищ	6
Водохранилища Волги	9
Глава 2. Материал и методы исследования	23
Сбор полевого материала	23
Определение первичной продукции	27
Проведение гидрооптических наблюдений.....	41
Статистическая обработка данных.....	46
Глава 3. Условия формирования первичной продукции в водохранилищах Волги.....	47
Развитие и распределение фитопланктона	47
Фотосинтетическая активность фитопланктона	53
Дыхательная активность фитопланктона	58
Биогенные элементы	62
Подводный световой режим	63
Эвфотная зона и световое голодание фитопланктона	66
Температурная зависимость фотосинтеза и деструкции	70
Глава 4. Первичная продукция планктона волжских водохранилищ	77
Изученность первичной продукции волжских водохранилищ....	77
Сезонная динамика первичной продукции	78
Пространственное распределение первичной продукции	86

Первичная продукция прибрежных мелководий	91
Первичная продукция в каскаде водохранилищ	98
Первичная продукция и общий запас органического вещества	106
Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона	111
Многолетние изменения первичной продукции планктона	117
Глава 5. Деструкция органического вещества в воде водохранилищ	124
Сезонная динамика деструкции ОВ	125
Пространственное распределение деструкции ОВ	132
Деструкция ОВ в каскаде водохранилищ	136
Дыхательные потери фитопланктона	143
Глава 6. Продукционно-деструкционные процессы и баланс органического вещества в водной толще водохранилищ	146
Сезонные изменения A/R и $\sum A/\sum R$	148
Пространственные изменения A/R и $\sum A/\sum R$	160
A/R и $\sum A/\sum R$ в каскаде водохранилищ	165
$\sum A/\sum R$ как показатель зрелости экосистемы водохранилищ	170
Поток энергии в экосистеме водохранилищ	176
Глава 7. Роль фитопланктона в формировании подводного светового режима водохранилищ	181
Общие представления о формировании подводного светового поля	181
Показатели подводного светового режима волжских водохранилищ	183
Опыт оптической классификации вод водохранилищ	198

Глава 8. Продукционные характеристики фитопланктона как показатели трофического статуса водохранилищ.....	204
Общие представления о трофности пресных вод	204
Трофические шкалы и индексы	207
Оценка трофического статуса водохранилищ	208
Абиотические характеристики в водах разной трофии.....	212
Растительные пигменты в водах разной трофии	214
Продукционно-деструкционные показатели в водах разной трофии	217
Продукционные характеристики в водах разной трофии с точки зрения теории олиготрофно-эвтрофной сукцессии.....	221
Заключение.....	227
Conclusion	231
Список использованных сокращений.....	235
Литература	236

Content

Introduction	3
Chapter 1. Reservoirs as a habitat for hydrobionts.....	6
General characteristics of reservoirs	6
The Volga river reservoirs	9
Chapter 2. Materials and methods	23
Collection of field data	23
Determination of primary production	27
Realization of hydrooptical survey	41
Statistical approaches	46
Chapter 3. Conditions for primary production forming in the Volga river reservoirs.....	47
Phytoplankton development and distribution	47
Phytoplankton photosynthetic activity	53
Phytoplankton respiration activity	58
Biogenic elements	62
Underwater light climate	63
Euphotic layer and phytoplankton light starvation	66
Temperature response of photosynthesis and respiration	70
Chapter 4. Plankton primary production in the Volga river reservoirs.....	77
Previous study of primary production in the Volga river reservoirs	77

Seasonal dynamics of primary production.....	78
Spatial distribution of primary production.....	86
Primary production in near-shore shallows	91
Primary production in the Volga river cascade	98
Primary production and total storage of organic matter	106
Utilization of solar radiation in plankton photosynthesis	111
Long-term variations in primary production.....	117
Chapter 5. Plankton respiration in reservoirs water	124
Seasonal dynamics of plankton respiration.....	125
Spatial distribution of plankton respiration.....	132
Plankton respiration in the Volga river cascade	136
Respiratory losses of phytoplankton.....	143
Chapter 6. Ratio of primary production and plankton respiration in reservoirs water.....	146
Seasonal dynamics of A/R and $\sum A/\sum R$	148
Spatial distribution of A/R and $\sum A/\sum R$	160
A/R and $\sum A/\sum R$ in the Volga river cascade.....	165
A/R and $\sum A/\sum R$ as indicator of reservoir ecosystem maturity.....	170
Energy flow in reservoir ecosystem.....	176
Chapter 7. Phytoplankton share in forming of underwater light climate in reservoirs	181
Total conception about forming of underwater light field	181
Parameters of underwater light climate in the Volga river reservoirs.....	183
Trial of optical classification of the natural waters	198

Chapter 8. Phytoplankton production characteristics as indicators of reservoir trophic state.....	204
Review on fresh waters trophy	204
Trophic scales and indices	207
Estimation of reservoir trophic state	208
Abiotic parameters in the waters of different trophic state	212
Plant pigments in the waters of different trophic state.....	214
Production and respiration characteristics in the waters of different trophic state.....	217
Production characteristics in waters of different trophic state from the point of view of oligotrophic and eutrophic siccation	221
Conclusion	227
List of abbreviations	235
Literature cited	236

Научное издание

Минеева Наталья Михайловна

**Первичная продукция планктона
в водохранилищах Волги**

Редактор, корректор Л. Н. Селиванова
Верстка И. Н. Иванова

Подписано в печать 28.12.09. Формат 60×84 1/16.
Бум. офсетная. Гарнитура "Times New Roman".
Усл. печ. л. 16,27. Уч.-изд. л. 13,34
Тираж 300 экз. Заказ 150017

Отпечатано в ООО «Принтхаус»
150000, Россия, г. Ярославль, ул. Свободы, 12Б,
(4852) 73-04-74, 30-49-80
e-mail: printhouse-yar@yandex.ru, print_house-06@inbox.ru

