

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ПИГМЕНТЫ В ВОДЕ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ: СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ, ТЕНДЕНЦИИ МНОГОЛЕТНИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2025 г. Н. М. Минеева^{а, *}, И. В. Семадени^а, О. С. Макарова^а

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

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 01.03.2024 г.

После доработки 05.04.2024 г.

Принята к публикации 12.04.2024 г.

Проанализированы данные по составу и содержанию фотосинтетических пигментов в планктоне водохранилищ р. Волги в летний период 2015–2023 гг. Определение пигментов выполнено стандартным спектрофотометрическим методом. Концентрации Хл *a* близки к полученным в 1989–1991 гг. Повышенным обилием фитопланктона характеризуются воды притоков, прибрежные акватории, мелководные расширения. Выявлена отрицательная связь средних для водохранилищ концентраций Хл *a* с суммарным объемом притока ($R^2 = 0.50$) и прямая зависимость от температуры воды ($R^2 = 0.35$). По средним за годы наблюдения концентрациям Хл *a* современный трофический статус Ивановского, Угличского и Чебоксарского водохранилищ оценивается как эвтрофный (29.5 ± 1.9 , 22.7 ± 1.6 и 28.2 ± 2.7 мкг/л соответственно), Саратовского и Волгоградского – мезотрофный (6.8 ± 0.6 и 9.6 ± 0.8 мкг/л), Куйбышевского и Горьковского – умеренно эвтрофный (13.0 ± 0.7 и 13.1 ± 1.4 мкг/л). Содержание дополнительных хлорофиллов *b* и *c*, феопигментов, растительных каротиноидов и их соотношение с хлорофиллом *a*, а также состав зеленых пигментов в водохранилищах р. Волги характеризуются значительным сходством и не изменились за 30-летний период.

Ключевые слова: фитопланктон, фотосинтетические пигменты, водохранилища р. Волги

DOI: 10.31857/S0320965225010011, **EDN:** CGEAXV

ВВЕДЕНИЕ

Волжский каскад включает восемь крупных равнинных водохранилищ и благодаря своей значительной протяженности с севера на юг пересекает различные природно-климатические зоны от южной тайги до полупустыни. Водоохранилища различаются морфометрией, площадью водосбора, интенсивностью водообмена, а также рядом гидрологических и гидрохимических характеристик (Волга..., 1978; Rivers..., 2021), в результате чего в них формируются специфические условия для развития и функционирования биологических сообществ.

Существенная роль в экосистеме крупных озер и водохранилищ принадлежит фитопланктону. В водохранилищах р. Волги основной запас автотонного органического вещества, составляющего энергетическую базу для организмов более

высоких трофических уровней, создается в процессе фотосинтеза фитопланктона (Романенко, 1985; Минеева, 2009). Экологическая значимость фитопланктона определяет необходимость получения оперативной информации о его развитии и функционировании. На протяжении последних десятилетий для этих целей используют фотосинтетические пигменты, в том числе при исследовании крупных рек (Duan, Bianchi, 2006; Sabater et al., 2008; Bowes et al., 2012; Lee et al., 2019; Plyaka et al., 2020; Tian et al., 2020; Sarkar et al., 2021). Простота и доступность аналитического определения пигментов позволяет получать большие ряды данных, необходимых для оценки развития и состояния автотрофных сообществ (Wetzel, Likens 1991; Phytoplankton..., 2011), а также состояния водной среды (Eutrophication..., 1982).

В настоящее время на многих крупных реках мира созданы водохранилища (Авакян и др., 1979; Straškraba, 2005). При значительном интересе к роли фитопланктона в экосистеме зарегулированных рек большая часть исследований выполнена на отдельных водохранилищах (Первичная..., 1983; Комплексные..., 1985 и др.). Исследования

Сокращения: Хл *a*, Хл *b*, Хл *c* – хлорофиллы *a*, *b*, *c*; К – каротиноиды; Фео – феопигменты; r – коэффициент корреляции Пирсона; r_s – коэффициент корреляции Спирмена, R^2 – коэффициент детерминации; S_v – коэффициент вариации, F – критерий Фишера, p – уровень значимости.

пигментов волжского планктона, начатые в середине прошлого столетия, также в разном объеме проводили на отдельных водохранилищах (Пырина, 1966; Ивановское..., 1978; Экология..., 1989; Экологические..., 2001). Данные для всего каскада были собраны в летний период 1972 г. (Ковалевская, Карбанович, 1975) и 1989–1991 гг. (Минева, 2004). После значительного перерыва исследования возобновлены в 2015 г. Таким образом, мы располагаем продолжительным, хотя и прерывистым, рядом данных, позволяющим проследить многолетние тенденции в развитии фитопланктона р. Волги и охарактеризовать экологическое состояние водохранилищ. Предварительные результаты съемок последних лет опубликованы в серии статей (Минева, Макарова, 2018; Mineeva, 2018; Mineeva и др., 2020, 2022б).

Цель настоящей работы — дать анализ пигментного состава фитопланктона водохранилищ р. Волги в современных условиях с оценкой межгодовой и многолетней динамики пигментных характеристик.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом работы послужили данные по содержанию растительных пигментов планктона, собранные во время маршрутных съемок на семи водохранилищах р. Волги в летний период 2015–2023 гг. Общее число станций, расположенных на русле р. Волги, а также в прибрежье, устьевых участках притоков и самих притоках, варьировало от 64 в 2015 г. до 118 в 2020 г. Пробы отбирали метровым батометром типа Элморка из каждого метра водной толщи от поверхности до дна, а на мелководных станциях — пластмассовым ведром. Для определения пигментов использовали интегральную пробу, полученную при смешивании равных объемов воды с каждой глубины. Водоросли осаждали на мембранные фильтры

Владисарт с диаметром пор 3–5 мкм. Содержание пигментов определяли стандартным спектрофотометрическим методом (SCOR-UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980) на спектрофотометре Lambda25 PerkinElmer, с 2022 г. — на спектрофотометре SpectroStar Nano. Концентрации хлорофиллов, феофигментов и каротиноидов рассчитывали по соответствующим формулам (Parsons, Strickland, 1963; Lorenzen, 1967; Jeffrey, Humphrey, 1975). Трофический статус водохранилищ оценивали по среднему содержанию Хл *a*, принимая величины 3–10, 10–15 и 15–30 мкг/л пограничными соответственно для мезотрофных, умеренно эвтрофных и эвтрофных вод. Для расчетов, статистической обработки данных и построения графиков использовали стандартные статистические пакеты MS Excel 10 и Statistica v. 10. При оценке сопряженности малых выборок ($n < 30$) рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Волжский каскад простирается на >2500 км с севера на юг от южной тайги до полупустыни и включает восемь крупных (площадь зеркала от 249 до 6150 км²) относительно мелководных (средняя глубина 3.4–10 м) водохранилищ (рис. 1). Абиотические характеристики водохранилищ в период исследований приведены в табл. 1. Географическую зональность отражает увеличение общей суммы ионов (электропроводности) и снижение цветности воды от Верхней Волги к Нижней. Прозрачность воды возрастает в более глубоких нижних водохранилищах. Высокое содержание биогенных веществ во всем каскаде не лимитирует развитие фитопланктона. Более высокая температура воды в верхних, а не в нижних водохранилищах определялась локальными погодными условиями. Судя по коэффициентам вариации, большинство которых <30%, приведенные в табл. 1 абиотические показатели

Таблица 1. Абиотические характеристики водохранилищ в летний период 2015–2022 гг.

Показатель	Иваньковское	Угличское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
Температура, °С	22.5 ± 0.3 (13)	22.7 ± 0.2 (6)	19.6 ± 0.2 (8)	19.9 ± 0.2 (8)	19.9 ± 0.2 (9)	19.5 ± 0.2 (9)	20.2 ± 0.2 (10)
Прозрачность, см	86 ± 3 (31)	87 ± 3 (28)	118 ± 3 (29)	116 ± 4 (30)	149 ± 5 (32)	216 ± 5 (19)	184 ± 5 (23)
Цветность, град	54 ± 4 (58)	57 ± 4 (44)	52 ± 1 (21)	44 ± 2 (34)	37 ± 1 (24)	35 ± 1 (20)	34 ± 1 (15)
Электропроводность, мкСм/см	277 ± 7 (10)	268 ± 8 (11)	203 ± 3 (13)	334 ± 22 (55)	325 ± 8 (24)	339 ± 10 (21)	384 ± 18 (37)
N _{общ} , мг/л	1.34 ± 0.08 (39)	1.27 ± 0.05 (21)	1.04 ± 0.05 (42)	1.14 ± 0.05 (33)	1.09 ± 0.05 (38)	1.01 ± 0.06 (41)	1.0 ± 0.04 (26)
P _{общ} , мкг/л	90 ± 3 (26)	93 ± 2 (16)	66 ± 3 (39)	121 ± 5 (35)	145 ± 7 (38)	124 ± 8 (42)	126 ± 6 (36)
N _{общ} /P _{общ} , отн. ед.	15.9 ± 1.1 (49)	14.0 ± 0.7 (29)	16.8 ± 0.8 (41)	10.4 ± 0.6 (44)	8.2 ± 0.5 (52)	9.0 ± 0.5 (42)	8.9 ± 0.5 (42)

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой, в скобках коэффициент вариации, %; абиотические характеристики даны по: Mineeva et al., 2021, 2022a, 2023.

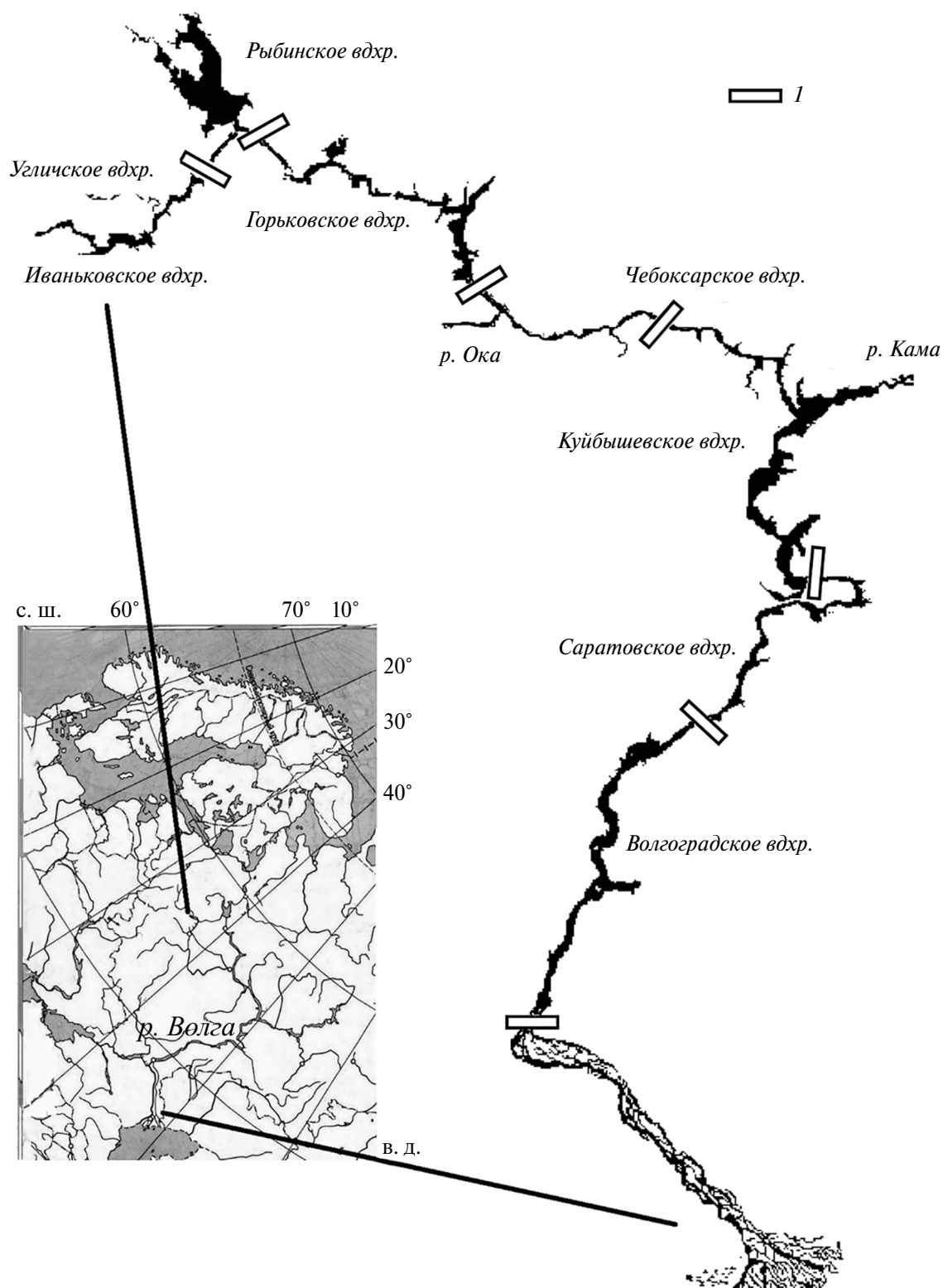


Рис. 1. Карта-схема водохранилищ р. Волги. 1 — границы водохранилищ.

в каждом водохранилище довольно устойчивы. Наиболее изменчиво содержание биогенных веществ, потребляемых фитопланктоном, а также цветность воды в двух верхних водохранилищах с

заболоченным водосбором и электропроводность в Чебоксарском водохранилище за счет поступления высокоминерализованных вод рек Оки и Суры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

За период девятилетних наблюдений концентрации Хл *a* в волжском каскаде были близки к полученным в 1989–1991 гг. (Минеева, 2004) и изменялись в сходных пределах: минимальные от 1 до 13 мкг/л, максимальные от <10 до >100 мкг/л. Максимальные и минимальные величины в каждом водохранилище в отдельные сроки в основном различались в 2–10 раз.

Коэффициенты вариации среднего содержания Хл *a* (30–70%) свидетельствовали об умеренной неоднородности распределения фитопланктона по акватории трех верхних и двух нижних водохранилищ. В Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах, принимающих воды крупнейших волжских притоков рек Оки и Камы, распределение Хл *a* характеризовалось более высокой неоднородностью, в отдельные годы *Sv* превышали 100% (табл. 2).

Диапазон преобладающих концентраций Хл *a* составлял 30–60 мкг/л в Ивановском, Угличском и Чебоксарском водохранилищах и был ниже 10 мкг/л в остальных. При этом в Саратовском и Волгоградском водохранилищах в общем массиве данных преобладали низкие (<10 мкг/л) величины, в Куйбышевском они присутствовали в близкой пропорции с более высокими показателями (10–30 мкг/л), а Горьковском водохранилище уступали им (рис. 2).

Распределение Хл *a* по акватории водохранилищ сохраняет свои многолетние особенности. Повышенным обилием фитопланктона, как и в конце XX в. (Минеева, 2004), характеризуются воды притоков, прибрежные акватории, мелководные расширения. Более высокие, чем в русловой части водохранилищ, концентрации пигмента получены, в частности, в устьевых участках обследованных средних притоков и воде самих притоков: рек Нерль и Медведица в Угличском водохранилище, рек Свияга, Большой Черемшан, Уса в Куйбышевском. Максимальные показатели наблюдаются в высоко эвтрофном Шешинском плесе Ивановского водохранилища, в Костромском расширении Горьковского, на устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище (табл. 3). Водная масса р. Оки, которая прослеживается на значительном расстоянии ниже ее впадения (Литвинов, Законнова, 1994), и в предыдущие годы характеризовалась повышенным содержанием хлорофилла.

Средние для водохранилищ концентрации Хл *a* в период исследований 2015–2023 гг. изменялись в широком диапазоне (табл. 2). В Ивановском, Угличском и Чебоксарском водохранилищах они были самыми высокими (в основном 18–40 мкг/л) и отражали эвтрофное состояние этих водоемов. Лишь в единичных случаях (в 2023 г. в Угличском водохранилище и в 2016 г. в Чебоксарском) средние концентрации Хл *a* снижались и

Таблица 2. Содержание хлорофилла *a* (мкг/л) в водохранилищах р. Волги в годы исследования

Год	Ивановское	Угличское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
2015	<u>11.1–60.2</u> 24.4 ± 4.0 (54)	<u>15.5–37.2</u> 25.5 ± 2.8 (33)	<u>11.1–24.1</u> 18.4 ± 1.1 (21)	<u>5.0–86.3</u> 23.3 ± 5.2 (81)	<u>2.1–10.6</u> 7.3 ± 9.9 (42)	<u>3.1–9.4</u> 5.7 ± 0.9 (41)	—
2016	<u>6.7–36.6</u> 33.7 ± 11.1 (57)	<u>13.6–32.3</u> 26.7 ± 2.8 (47)	<u>3.2–15.1</u> 19.6 ± 2.7 (56)	<u>5.1–15.8</u> 15.1 ± 2.2 (36)	<u>6.1–32.1</u> 26.0 ± 7.0 (57)	<u>0.9–7.6</u> 4.2 ± 0.4 (60)	<u>1.8–15.5</u> 7.8 ± 1.0 (96)
2017	<u>10.4–47.3</u> 22.5 ± 3.6 (50)	<u>9.0–24.9</u> 16.5 ± 1.9 (29)	<u>3.8–11.8</u> 6.7 ± 0.8 (40)	<u>3.2–50.5</u> 17.8 ± 6.1 (90)	<u>4.3–14.1</u> 8.3 ± 2.0 (48)	<u>2.5–13.0</u> 4.9 ± 1.5 (72)	<u>2.7–12.0</u> 6.7 ± 1.0 (44)
2018	<u>13.8–104</u> 41.2 ± 7.3 (58)	<u>13.6–52.5</u> 26.1 ± 4.6 (45)	<u>4.8–25.8</u> 13.1 ± 1.4 (40)	<u>6.1–74.1</u> 25.0 ± 0.8 (87)	<u>2.7–59.0</u> 9.8 ± 2.6 (118)	<u>3.8–14.6</u> 10.6 ± 2.8 (44)	<u>14.9–36.9</u> 9.6 ± 2.2 (86)
2019	<u>19.5–111</u> 38.3 ± 5.9 (55)	<u>5.7–43.0</u> 20.4 ± 2.8 (49)	<u>4.2–17.5</u> 10.1 ± 1.5 (49)	<u>6.9–159</u> 44.0 ± 15.8 (123)	<u>2.9–18.1</u> 6.1 ± 0.9 (61)	<u>1.2–6.9</u> 3.6 ± 0.6 (51)	<u>2.0–11.5</u> 4.3 ± 0.6 (56)
2020	<u>12.3–36.4</u> 23.8 ± 2.0 (31)	<u>5.9–59.9</u> 17.4 ± 4.1 (83)	<u>4.2–35.8</u> 12.1 ± 1.8 (63)	<u>3.2–119</u> 25.3 ± 10.1 (143)	<u>2.3–54.9</u> 11.9 ± 2.5 (131)	<u>1.8–25.5</u> 8.5 ± 2.4 (48)	<u>3.6–44.5</u> 10.1 ± 2.7 (103)
2021	<u>9.7–96.3</u> 34.8 ± 8.2 (83)	<u>8.1–112</u> 29.8 ± 8.3 (97)	<u>6.3–53.9</u> 14.5 ± 2.8 (76)	<u>9.4–75.2</u> 25.0 ± 5.8 (83)	<u>3.4–49.5</u> 14.6 ± 3.1 (88)	<u>4.2–12.2</u> 7.3 ± 0.8 (31)	<u>4.4–23.2</u> 13.0 ± 1.5 (38)
2022	<u>11.7–140</u> 32.9 ± 8.7 (95)	<u>12.6–87.2</u> 35.6 ± 6.1 (55)	<u>8.7–35.4</u> 20.2 ± 2.5 (43)	<u>5.6–50.6</u> 29.8 ± 4.4 (50)	<u>4.7–157</u> 22.2 ± 6.6 (156)	—	—
2023	<u>7.8–65.4</u> 23.4 ± 4.0 (62)	<u>6.2–34.5</u> 11.5 ± 2.0 (67)	<u>4.7–45.0</u> 14.8 ± 2.4 (66)	<u>6.0–97.6</u> 28.9 ± 7.1 (89)	<u>4.1–97.3</u> 17.1 ± 5.2 (111)	<u>3.7–13.9</u> 8.7 ± 1.2 (40)	<u>3.4–36.7</u> 14.4 ± 2.3 (58)

Примечание. Над чертой — пределы показателей, под чертой — среднее со стандартной ошибкой, в скобках — коэффициент вариации, %, “—” — отсутствие данных.

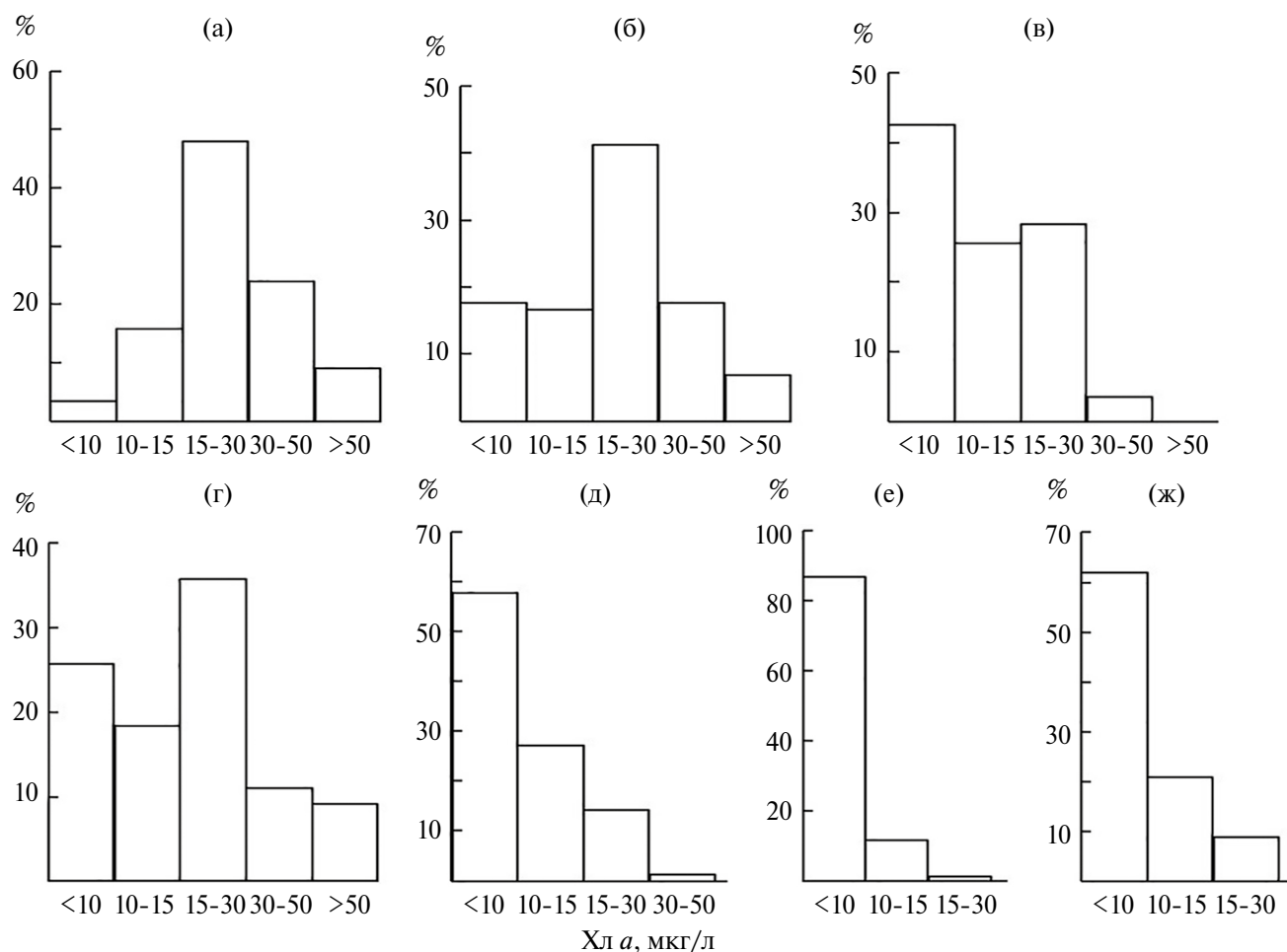


Рис. 2. Частота встречаемости концентраций хлорофилла *a* (% общего числа наблюдения *n*) в водохранилищах р. Волги в 2015–2023 гг.: а – Ивановское (*n* = 121); б – Угличское (*n* = 102); в – Горьковское (*n* = 141); г – Чебоксарское (*n* = 109); д – Куйбышевское (*n* = 163); е – Саратовское (*n* = 76); ж – Волгоградское (*n* = 92).

соответствовали умеренно эвтрофной категории. В двух других водохранилищах Средней Волги содержание Хл *a* изменялось от показателей мезотрофии (в 2016, 2017, 2019 гг. – в Горьковском, в 2015, 2017, 2019, 2020 гг. – в Куйбышевском) до показателей эвтрофных условий (в 2015 г. – в Горьковском, в 2022 г. – в обоих). В водохранилищах Нижней Волги среднее содержание Хл *a* в основном соответствовало мезотрофной категории и только в Волгоградском оно увеличивалось до умеренно эвтрофных величин в 2021 и 2023 гг. Результаты дисперсионного анализа подтверждают отсутствие значимых межгодовых различий содержания хлорофилла в Чебоксарском водохранилище ($F < F_{кр}$, $p > 0.05$) и показывают, что в пяти водохранилищах эти различия достоверны ($F > F_{кр}$, $p < 0.05$). В Ивановском водохранилище межгодовые различия выражены в меньшей степени и значимы при $p < 0.10$ (табл. 4).

Межгодовые колебания трофии выявлены для водоемов разных регионов (Ruggiu et al., 1998;

Kangur et al., 2002; Babanazarova, Lyashenko, 2007; Lamont et al., 2019 и др.). Они зависят от глобальных и региональных гидроклиматических факторов и особенно наглядны на фоне многолетних наблюдений (Адамович и др., 2015; Структура..., 2018). По средним за девятилетний период концентрациям Хл *a* (табл. 5) современный трофический статус Ивановского, Угличского и Чебоксарского водохранилищ характеризуется как эвтрофный, Саратовского и Волгоградского – мезотрофный, Куйбышевского и Горьковского – умеренно эвтрофный.

Волжские водохранилища представляют собой уникальные водные объекты со специфическими условиями существования биоты. Корреляционный анализ выявляет лишь умеренную достоверную сопряженность средних концентраций Хл *a* в сопредельных Ивановском и Угличском ($r_s = 0.68$, $p < 0.05$), Куйбышевском и Саратовском ($r_s = 0.65$, $p < 0.05$), Саратовском и Волгоградском водохранилищах ($r_s = 0.59$, $p < 0.10$). Влияние

Таблица 3. Пигментные характеристики фитопланктона мелководных зон и притоков водохранилищ р. Волги

Водохранилище	Участок	Хл <i>a</i> , мкг/л	Феопигменты, %	К/Хл <i>a</i> , отн. ед.
Иваньковское	Мошковский залив	28.8 ± 7.2	39.0 ± 3.8	0.81 ± 0.03
	Перетрусовский залив	39.0 ± 10.1	27.5 ± 3.6	0.84 ± 0.03
	Омутинский залив	59.0	24.5	0.83
	Домкинский залив	35.0	41.5	0.80
	Река Созь	27.3 ± 3.9	34.8 ± 3.6	0.81 ± 0.03
Угличское	Шошинский залив	63.2 ± 14.0	27.5 ± 4.1	0.92 ± 0.10
	Река Кашинка	17.7 ± 2.3	42.2 ± 3.7	0.84 ± 0.04
	Река Медведица	35.1 ± 9.1	33.9 ± 3.7	0.90 ± 0.04
	Река Нерль	24.3 ± 4.3	35.7 ± 2.9	0.88 ± 0.05
Горьковское	Костромское расширение	27.8 ± 7.3	28.2 ± 5.8	1.17 ± 0.16
	Река Унжа	19.4 ± 0.8	42.5 ± 3.1	0.90 ± 0.04
	Река Сизема	9.6 ± 3.2	29.5	1.05
	Река Юг	23.2 ± 4.2	26.5 ± 3.2	0.98 ± 0.05
Чебоксарское	Река Ока	87.8 ± 10.6	39.3 ± 2.3	0.78 ± 0.03
	Река Сура	23.0 ± 3.1	44.4 ± 3.7	0.93 ± 0.02
	Река Ветлуга	22.7 ± 5.5	39.2 ± 4.4	0.94 ± 0.05
Куйбышевское	Река Свияга	60.8 ± 16.9	28.2 ± 3.3	0.92 ± 0.03
	Река Большой Черемшан	37.2 ± 26.9	30.5 ± 3.9	1.04 ± 0.08
	Река Уса	26.5 ± 4.5	28.5 ± 3.0	1.01 ± 0.03
Саратовское	Река Малый Иргиз	8.9 ± 4.1	38.9 ± 5.6	1.10 ± 0.06
Волгоградское	Река Большой Иргиз	7.2 ± 1.8	31.7 ± 4.4	1.09 ± 0.04
	Река Курдюм	12.4 ± 2.8	40.8 ± 6.0	0.98 ± 0.07
	Река Еруслан	15.8 ± 5.4	36.1 ± 4.9	1.03 ± 0.10

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

Таблица 4. Оценка межгодовых различий содержания хлорофилла в водохранилищах р. Волги с помощью однофакторного дисперсионного анализа

Водохранилище	<i>SS</i>	<i>df</i>	<i>MS</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
Иваньковское	6397	8	800	1.94	0.06
	46218	112	413		
Угличское	6147	8	768	3.19	0.00
	22646	94	241		
Горьковское	2346	8	293	5.70	0.00
	6785	132	51		
Чебоксарское	2109	8	264	0.71	0.68
	37008	100	370		
Куйбышевское	1866	8	233	6.49	0.00
	5538	154	36		
Саратовское	263	7	38	2.72	0.01
	940	68	14		
Волгоградское	1294	6	216	9.12	0.00
	2009	85	24		

Примечание. *SS* – сумма квадратов отклонений, *df* – число степеней свободы, *MS* – дисперсия, *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости. *F* критический = 2.0. Источник вариации: над чертой – между группами, под чертой – внутри групп.

самого крупного Куйбышевского водохранилища, по-видимому, распространяется и на замыкающее каскад Волгоградское водохранилище ($r_s = 0.69$, $p < 0.05$).

Развитие фитопланктона по-разному контролируется факторами среды, основными из которых могут быть биогенные элементы, температура, подводный световой режим, а также условия водности, гидроклиматический режим и внутриводные процессы (Chen et al., 2003; Reynolds, 2006; Yang et al., 2016). Ранее нами показано, что при различной степени сопряженности с содержанием и соотношением общих и минеральных форм азота и фосфора, с температурой, прозрачностью, цветностью и электропроводностью воды все коэффициенты парной корреляции между хлорофиллом и перечисленными характеристиками в водохранилищах р. Волги были невысокими ($r < 0.70$). Совокупность этих параметров в значительной степени определяет развитие автотрофного планктона Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ ($R^2 = 0.71–0.75$), в меньшей степени влияет на фитопланктон Иваньковского, Угличского, Волгоградского водохранилищ ($R^2 = 0.48–0.59$) и оказывает самое слабое влияние на фитопланктон Саратовского водохранилища ($R^2 = 0.21$) (Минеева и др., 2021, 2022а, 2023). Это свидетельствует о сложном и многокомпонентном (в том числе неконтролируемом или неучтенном) внешнем влиянии на развитие фитопланктона водохранилищ, водный

Таблица 5. Пигментные характеристики фитопланктона водохранилищ

Показатель	Иваньковское	Угличское	Горьковское	Чебоксарское	Куйбышевское	Саратовское	Волгоградское
Хлорофилл <i>a</i> , мкг/л	$\frac{6.7-140}{29.5 \pm 1.9 (72)}$	$\frac{5.7-112}{22.7 \pm 1.6 (71)}$	$\frac{3.2-53.9}{13.0 \pm 0.7 (62)}$	$\frac{3.2-159}{28.2 \pm 2.7 (108)}$	$\frac{2.1-157}{13.1 \pm 1.4 (151)}$	$\frac{1.2-25.5}{6.8 \pm 0.6 (84)}$	$\frac{2.0-44.5}{9.6 \pm 0.8 (84)}$
Хлорофилл <i>b</i> , мкг/л	$\frac{0.02-5.71}{1.52 \pm 0.11 (70)}$	$\frac{0.02-5.84}{1.21 \pm 0.13 (100)}$	$\frac{0.01-3.84}{0.64 \pm 0.05 (81)}$	$\frac{0.01-7.05}{1.31 \pm 0.14 (107)}$	$\frac{0.01-8.86}{0.73 \pm 0.09 (152)}$	$\frac{0.01-1.96}{0.49 \pm 0.06 (87)}$	$\frac{0.00-2.15}{0.55 \pm 0.05 (83)}$
Хлорофилл <i>c</i> , мкг/л	$\frac{0.97-19.9}{2.76 \pm 0.24 (84)}$	$\frac{0.63-4.62}{1.98 \pm 0.09 (43)}$	$\frac{0.25-8.39}{1.43 \pm 0.09 (68)}$	$\frac{0.30-15.2}{2.39 \pm 0.26 (106)}$	$\frac{0.24-12.5}{1.11 \pm 0.10 (112)}$	$\frac{0.19-2.47}{0.83 \pm 0.06 (53)}$	$\frac{0.37-2.88}{0.99 \pm 0.07 (58)}$
Хлорофилл <i>a</i> , %	$\frac{52.0-96.5}{86.3 \pm 0.7 (7)}$	$\frac{41.8-94.2}{86.7 \pm 0.7 (7)}$	$\frac{49.4-96.5}{83.3 \pm 1.0 (13)}$	$\frac{66.2-96.6}{85.9 \pm 0.6 (7)}$	$\frac{65.1-94.8}{85.0 \pm 0.5 (7)}$	$\frac{59.1-97.1}{79.8 \pm 1.4 (13)}$	$\frac{51.1-94.1}{82.6 \pm 0.9 (9)}$
Хлорофилл <i>b</i> , %	$\frac{0.0-13.2}{5.1 \pm 0.3 (56)}$	$\frac{0.1-21.4}{4.7 \pm 0.4 (81)}$	$\frac{0.1-18.1}{4.9 \pm 0.3 (71)}$	$\frac{0.1-10.7}{4.9 \pm 0.3 (58)}$	$\frac{0.0-17.6}{5.3 \pm 0.3 (65)}$	$\frac{0.4-19.6}{7.3 \pm 0.6 (67)}$	$\frac{0.1-17.4}{6.1 \pm 0.4 (57)}$
Хлорофилл <i>c</i> , %	$\frac{1.7-34.8}{8.6 \pm 0.5 (60)}$	$\frac{1.9-36.8}{8.6 \pm 0.4 (46)}$	$\frac{1.5-36.3}{11.8 \pm 0.8 (75)}$	$\frac{2.3-23.9}{9.2 \pm 0.4 (43)}$	$\frac{2.9-21.2}{9.6 \pm 0.3 (41)}$	$\frac{1.7-26.6}{12.9 \pm 0.8 (48)}$	$\frac{3.9-31.5}{11.4 \pm 0.6 (44)}$
Феопигменты, мкг/л	$\frac{2.0-33.8}{11.9 \pm 0.5 (44)}$	$\frac{0.1-20.3}{8.5 \pm 0.4 (46)}$	$\frac{0.0-20.9}{4.8 \pm 0.3 (61)}$	$\frac{0.6-70.9}{12.1 \pm 1.3 (103)}$	$\frac{1.0-34.1}{4.1 \pm 0.4 (112)}$	$\frac{0.6-8.0}{2.5 \pm 0.2 (54)}$	$\frac{0.0-13.8}{3.3 \pm 0.3 (81)}$
Феопигменты, %	$\frac{13.0-73.1}{38.6 \pm 1.2 (31)}$	$\frac{9.1-65.4}{35.9 \pm 1.2 (31)}$	$\frac{1.0-71.4}{35.4 \pm 1.3 (39)}$	$\frac{8.1-90.3}{43.1 \pm 1.5 (34)}$	$\frac{1.0-69.9}{34.3 \pm 1.1 (37)}$	$\frac{16.0-79.0}{41.1 \pm 2.2 (40)}$	$\frac{0.5-70.2}{35.0 \pm 1.5 (36)}$
Каротиноиды (К), $\mu\text{SPU}/\text{л}$	$\frac{7.3-94.4}{22.0 \pm 1.6 (70)}$	$\frac{2.4-87.0}{17.0 \pm 1.4 (78)}$	$\frac{1.3-28.9}{9.8 \pm 0.5 (53)}$	$\frac{0.3-99.1}{16.3 \pm 1.7 (106)}$	$\frac{0.4-97.1}{8.3 \pm 1.0 (145)}$	$\frac{0.1-32.2}{4.6 \pm 0.7 (108)}$	$\frac{1.4-50.3}{6.7 \pm 0.8 (105)}$
К/Хл <i>a</i> , отн. ед.	$\frac{0.57-1.74}{0.77 \pm 0.02 (31)}$	$\frac{0.50-1.22}{0.75 \pm 0.02 (27)}$	$\frac{0.31-2.09}{0.87 \pm 0.03 (44)}$	$\frac{0.27-1.29}{0.67 \pm 0.02 (27)}$	$\frac{0.24-1.20}{0.69 \pm 0.01 (25)}$	$\frac{0.30-1.18}{0.69 \pm 0.03 (33)}$	$\frac{0.27-1.29}{0.76 \pm 0.05 (50)}$

Примечание. Над чертой — пределы, под чертой — средние величины со стандартной ошибкой, в скобках коэффициент вариации, %.

режим которых регулируется не только погодными условиями и климатом, но и работой гидросооружений. Водный режим ограничивает развитие фитопланктона р. Волги, что подтверждает отрицательная связь средних для водохранилищ концентраций Хл *a* с суммарным объемом притока (рис. 3а). Аналогичным образом в незарегулированных условиях (р. Темза) обилие водорослей снижается в годы с высоким расходом воды (Bowes et al., 2012), а в нижнем течении р. Миссисипи высокие концентрации Хл *a* отмечены в периоды низкого стока (Duan, Bianchi, 2006).

В современных условиях глобального потепления (Третий..., 2022) с конца 1970-х гг. в водохранилищах р. Волги наблюдается повышение температуры воды. В Рыбинском водохранилище средняя температура увеличивается со скоростью 0.72°C /10 лет (Законнова, 2021), в Саратовском водохранилище летний прогрев вырос на 0.7°C (Шашуловская, Мосияш, 2023), в Волгоградском — на 1°C (Шашуловский, Мосияш, 2010). С ростом температуры меняется структура сообществ и скорость метаболизма планктона; режим стратификации и поток питательных веществ; расширяется бескислородная зона (Структура..., 2018; Hallstan et al., 2013; Lewandowska et al., 2014; Xiao et al., 2018). Прямая зависимость среднего содержания хлорофилла в планктоне волжских водохранилищ от температуры воды в годы исследования (рис. 3б) показывает, что ее рост стимулирует развитие водорослей, и это может иметь негативные последствия при продолжающемся потеплении климата.

Имеющиеся в нашем распоряжении собственные и литературные данные (Минеева, 2004) позволяют проанализировать многолетние изменения развития фитопланктона в волжском каскаде. Во всех водохранилищах эти изменения происходят волнообразно при чередовании более высоких и более низких концентраций Хл *a*. В водохранилищах Верхней Волги прослеживается

увеличение количества Хл *a* после 2012 г. В этот же период в сопредельном Рыбинском водохранилище также был отмечен рост Хл *a*, толчком которому послужили условия аномально жаркого лета 2010 г. (Структура..., 2018; Mineeva, 2022). На этом фоне общий многолетний тренд Хл *a* в Ивановском водохранилище отсутствует, тогда как в Угличском водохранилище он хорошо выражен, что демонстрируют коэффициенты достоверности аппроксимации (рис. 4а, 4б). В Горьковском водохранилище за весь период наблюдений с 1989 г. выявлено достоверное снижение Хл *a*, которое сменилось незначительным подъемом в последнее десятилетие (рис. 4в). В Чебоксарском водохранилище тенденция к росту Хл *a* прослеживается на протяжении всех лет наблюдения и особенно наглядно выражена в 2016–2023 гг., однако общий многолетний тренд незначим (рис. 4г). В Куйбышевском водохранилище многолетние изменения Хл *a* носят направленный характер и достоверны как в течение всего длительного периода, так и в последние годы (рис. 4д). В Саратовском водохранилище значимых изменений Хл *a* не выявлено, тогда как в Волгоградском они происходят в течение всего периода наблюдений (рис. 4е, 4ж).

Спектрофотометрический метод дает возможность количественного определения не только основного пигмента фотосинтеза Хл *a*, но и других компонентов пигментного аппарата водорослей: дополнительных хлорофиллов *b* и *c*, желтых пигментов каротиноидов, продуктов распада хлорофилла феофигментов. Каждый из них выполняет определенную функциональную роль и несет важную информацию о состоянии водорослевого сообщества (Evolution..., 2007; Phytoplankton..., 2011).

На фоне широкого спектра концентраций Хл *a* и их различий в водохранилищах каскада, содержание дополнительных пигментов, продуктов их превращения, а также состав зеленых пигментов характеризуется значительным сходством. Основу

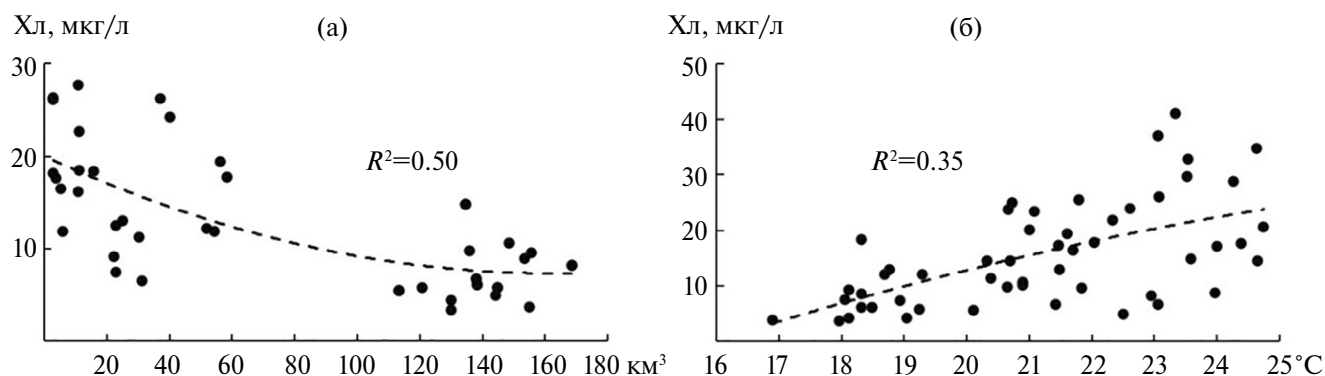


Рис. 3. Зависимость среднего содержания хлорофилла в водохранилищах р. Волги от объема стока (а) и температуры воды (б). Пунктир — линия тренда, R^2 — коэффициент детерминации.

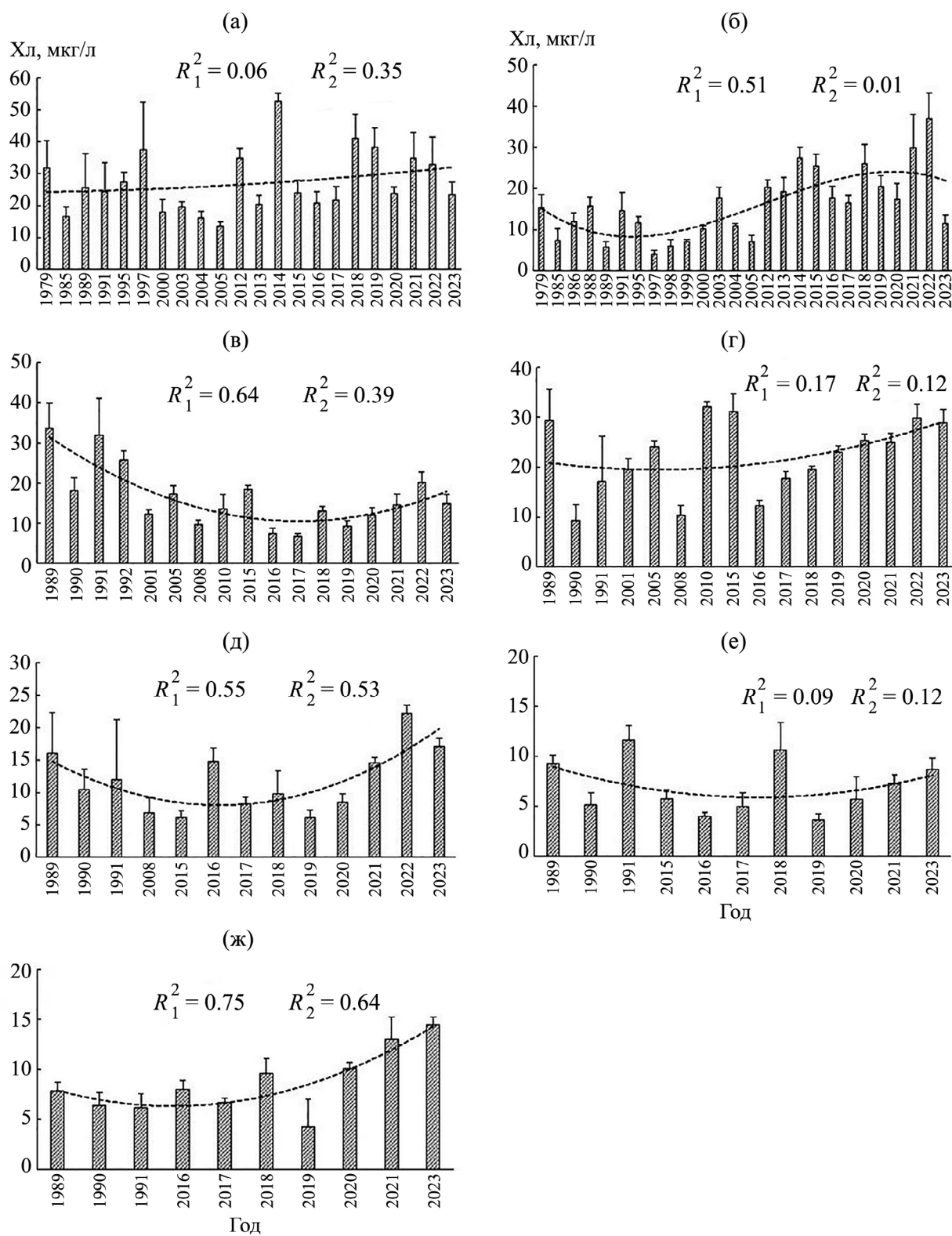


Рис. 4. Многолетние изменения среднего содержания хлорофилла в водохранилищах р. Волги. Обозначения водохранилищ, как на рис. 2. R_1^2 – коэффициент достоверности аппроксимации за весь период наблюдения, R_2^2 – то же за 2015–2023 гг.

общего фонда зеленых пигментов составляет Хл *a*. Его среднее относительное содержание колеблется от 79.8 до 86.7% при низких коэффициентах вариации 7–13% (табл. 5). Абсолютное преобладание Хл *a* (>90% фонда) отмечено на участках с его повышенными концентрациями, которые превышают средние для водохранилищ величины в 1.3–1.5 раза в Угличском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах и в 2–3.5 раза в остальных. Такая ситуация характерна для массового развития цианопрокариот, вызывающих “цветение” воды в период летнего максимума фитопланктона.

Концентрации дополнительных хлорофиллов значительно ниже, по сравнению с Хл *a*. Верхний предел Хл *b* не превышает 2–7 мкг/л, Хл *c* меняется от 2.5–4.6 до 8.3–19.9 мкг/л, средние для водохранилищ величины различаются незначительно. Коэффициенты вариации содержания хлорофиллов *a*, *b* и *c* соизмеримы. Среднее для водохранилищ относительное количество Хл *b* колеблется в пределах 4.7–7.3%, Хл *c* – 8.6–12.9%. Оба показателя характеризуются более высокой изменчивостью, чем доля Хл *a*, коэффициенты их вариации в разных водоемах достигают 56–81% и 41–75% соответственно (табл. 5). Количество дополнительных хлорофиллов тесно связано с количеством Хл *a* в Угличском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах, умеренно – в Ивановском и Волгоградском. В Саратовском водохранилище связь отсутствует, в Горьковском водохранилище выявлена только для Хл *b* (табл. 6). Соотношение основного и дополнительных хлорофиллов соответствует смешанному составу фитопланктона р. Волги, для которого в разгар лета характерно преобладание диатомовых водорослей и цианопрокариот, а также локальные вспышки зеленых водорослей (Корнева, 2015).

Концентрации феопроизводных хлорофилла невелики и составляют в среднем для водохранилищ от 2.5 до 12.1 мкг/л при более высоких значениях в Ивановском, Угличском и Чебоксарском – водоемах с повышенным содержанием

Хл *a*. Содержание феопигментов в четырех водохранилищах оценивается средней степенью изменчивости с коэффициентами вариации 44–61%, а в Волгоградском, Чебоксарском и Куйбышевском водохранилищах коэффициенты вариации существенно возрастают, превышая 100% в двух последних. Среднее относительное количество феопигментов характеризуется еще более близкими величинами, чем их концентрации (34.3–43.1% суммы с Хл *a*), и невысокой вариабельностью с коэффициентами вариации 31–40%. Процентное содержание феопигментов на мелководных станциях (табл. 3) незначительно отличается от средних показателей. Феопигменты содержатся в клетках водорослей, пеллетах зоопланктона и седиментах (Phytoplankton..., 2011), но, судя по тесной корреляции с содержанием Хл *a* (табл. 6), их основным источником является фитопланктон. Содержание феопигментов в волжских водохранилищах типично для планктона пресных вод (Бульон, 1978) и свидетельствует о нормальном функциональном состоянии альгоценозов.

Стандартное определение в смешанном ацетонном экстракте позволяет оценивать суммарное количество растительных каротиноидов без идентификации отдельных пигментов. Среднее содержание каротиноидов в водохранилищах р. Волги меняется от минимального 4.6–9.8 $\mu\text{SPU}/\text{л}$ в Горьковском и трех нижних водохранилищах до максимального 22 $\mu\text{SPU}/\text{л}$ в Ивановском водохранилище и занимает промежуточное положение в Угличском и Чебоксарском водохранилищах. Коэффициенты вариации соответствуют умеренной степени изменчивости каротиноидов в трех верхних водохранилищах и высокой в четырех нижних. Количество желтых пигментов соизмеримо и тесно связано с Хл *a* (табл. 5, 6). Соотношение концентраций каротиноидов и хлорофилла *a* (К/Хл *a*) рассматривают как характеристику физиологического состояния водорослей, считая преобладание более устойчивых желтых пигментов признаком его ухудшения (Paerl et al., 1983; Foy, 1987). Во всех водохранилищах получен

Таблица 6. Коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и дополнительных пигментов в водохранилищах р. Волги

Водохранилище	<i>n</i>	Хл <i>a</i> + <i>b</i> + <i>c</i>	Хл <i>b</i>	Хл <i>c</i>	Феопигменты	Каротиноиды
Иваньковское	113	1.00	0.46	0.46	0.77	0.95
Угличское	95	1.00	0.67	0.64	0.70	0.97
Горьковское	133	0.99	0.45	<0.10	0.78	0.82
Чебоксарское	101	1.00	0.74	0.93	0.93	0.98
Куйбышевское	155	1.00	0.80	0.87	0.94	0.99
Саратовское	69	0.99	<0.10	<0.10	0.68	0.96
Волгоградское	86	0.99	0.45	0.51	0.82	0.92

Примечание. *n* – число проб; $r_{0.01} > 0.32$.

довольно широкий диапазон К/Хл *a*, обусловленный, вероятно, изменчивостью условий обитания и состава фитопланктона различных биотопов. Повышенные показатели отмечены на мелководных участках и в притоках (табл. 3). Средние для водохранилищ величины К/Хл *a* ниже единицы (табл. 5), что характерно для сезонных максимумов фитопланктона, когда в сообществе преобладают жизнеспособные активные клетки водорослей. Признаком их физиологического благополучия служит преобладание зеленых пигментов над желтыми, а также невысокое относительное количество феопигментов, отражающее присутствие активной формы хлорофилла.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За девятилетний период наблюдений (2015–2023 гг.) концентрации Хл *a* в волжском каскаде близки к полученным в 1989–1991 гг. Распределение фитопланктона по акватории водохранилищ сохраняет свои многолетние особенности. Повышенным содержанием Хл *a* характеризуются воды притоков, прибрежные акватории и мелководные расширения при максимальных показателях в высоко эвтрофном Шошинском плесе Ивановского водохранилища, в Костромском расширении Горьковского водохранилища, в устьевом участке р. Оки в Чебоксарском водохранилище. Содержание Хл *b* и Хл *c*, феопигментов, растительных каротиноидов и их соотношение с Хл *a*, а также состав зеленых пигментов в водохранилищах р. Волги характеризуются значительным сходством и близки к полученным в 1989–1991 гг. Анализ многолетних (со второй половины XX в.) данных показывает, что развитие фитопланктона во всех водохранилищах происходит волнообразно при чередовании более высоких и более низких концентраций хлорофилла. На этом фоне четко выражен рост Хл *a* в Угличском, Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах. В течение 2015–2023 гг. не выявлено значимых межгодовых различий содержания Хл *a* в Ивановском и Чебоксарском водохранилищах, в остальных пяти водохранилищах эти различия достоверны. По средним за годы исследования концентрациям Хл *a* современный трофический статус Ивановского, Угличского и Чебоксарского водохранилищ характеризуется как эвтрофный, Саратовского и Волгоградского – мезотрофный, Куйбышевского и Горьковского – умеренно эвтрофный.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны Т.П. Зайкиной (Институт биологии внутренних вод РАН) за участие в сборе полевого материала и обработку проб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания № 124032100076–2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Шарапов В.А., Салтанкин В.П. 1979. Водохранилища мира. М.: Наука.
- Адамович Б.В., Ковалевская Р.З., Радчикова Н.П. и др. 2015. Дивергенция динамики хлорофилла в Нарочанских озерах // Биофизика. Т. 60. Вып. 4. С. 769.
- Бульон В.В. 1978. Содержание феопигментов в планктоне // Гидробиол. журн. Т. 14. № 3. С. 62.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Законнова А.В. 2021. Климатические изменения термического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 94(97). С. 7.
<https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-94-7-16>
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Ковалевская Р.З., Карабанович В.С. 1975. Первичная продукция планктона Волги и ее водохранилищ // Водн. ресурсы. № 1. С. 86.
- Комплексные исследования экосистем бассейна реки Енисей. 1985. Красноярск: Красноярск. ун-т.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. 1994. Характеристика гидрологических условий в Чебоксарском водохранилище в первые годы заполнения // Водн. ресурсы. Т. 21. № 3. С. 365.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.
- Минеева Н.М., Макарова О.С. 2018. Содержание хлорофилла как показатель современного (2015–2016 гг.) трофического состояния водохранилищ Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 107.
<https://doi.org/10.1134/S0320965218030129>
- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э., Цветков А.И. 2022а. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 6. С. 640.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060158>
- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э., Цветков А.И. 2023. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Нижней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 53.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223010114>
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С. 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220020102>
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Соловьева В.В., Макарова О.С. 2022б. Содержание хлорофилла и

- современное трофическое состояние водохранилищ. Волги (2019–2020 гг.) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040210>
- Минеева Н.М., Степанова И.В., Семадени И.В. 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221010095>
- Первичная продукция в Братском водохранилище. 1983. М.: Наука.
- Пырина И.Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продукция и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.: Наука. С. 249.
- Романенко В.И. 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2022. СПб.: Научные технологии.
- Шашуловская Е.А., Мосияш С.А. 2023. Особенности динамики экологических параметров Саратовского водохранилища в начале XXI века // Трансформация экосистем. Т. 6. № 5. С. 11.
<https://doi.org/10.23859/estr-220701>
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С. 2010. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос. тех. ун-т.
- Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища 1989. Л.: Наука.
- Babanazarova O.V., Lyashenko O.A. 2007. Inferring long-term changes in the physical-chemical environment of the shallow, enriched Lake Nero from statistical and functional analyses of its phytoplankton // J. Plankton Res. V. 29. № 9. P. 747.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbm055>
- Bowes M.J., Gozzard E., Johnson A.C. et al. 2012. Spatial and temporal changes in chlorophyll-a concentrations in the River Thames basin, UK: are phosphorus concentrations beginning to limit phytoplankton biomass? // Sci. Tot. Environ. V. 426. P. 45.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.02.056>
- Chen Y., Qin B., Teubner K., Dokulil M.T. 2003. Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: Microcystis domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China // J. Plankton Res. V. 25. № 1. P. 445.
- Duan S., Bianchi T.S. 2006. Seasonal changes in the abundance and composition of plant pigments in particulate organic carbon in the Lower Mississippi and Pearl Rivers // Estuaries and Coasts. V. 29. № 3. P. 427.
<https://doi.org/www.jstor.org/stable/3809762>
- Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control. 1982. Paris: OECD.
- Evolution of Primary Producers in the Sea. 2007. Amsterdam, Boston: Elsevier Acad. Press.
- Foy R.H. 1987. A comparison of chlorophyll-a and carotenoid concentrations as indicator of algal volume // Freshwater Biol. V. 17. № 2. P. 237.
- Hallstan S., Trisal C., Johansson K.S.L., Johnson R.K. 2013. The impact of climate on the geographical distribution of phytoplankton species in boreal lakes // Oecologia. V. 173. № 4. P. 1625.
<https://doi.org/10.1007/s00442-013-2708-6>
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochem. Physiol. Pflanz. Bd 167. P. 191.
- Kangur K., Milius A., Mols T. et al. 2002. Lake Peipsi: Changes in nutrient elements and plankton communities in the last decade // Aquat. Ecosystem Health Manage. V. 5. № 3. P. 363.
<https://doi.org/10.1080/14634980290001913>
- Lamont T., Barlow R.G., Brewin R.J.W. 2019. Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System // JGR Oceans. V. 124. № 2. P. 1170.
<https://doi.org/10.1029/2018JC014334>
- Lee E., Kim S., Na E., Kim K. 2019. Prewhitened causality analysis for the chlorophyll-a concentration in the Yeongsan River system // Water Quality Res. J. V. 54. № 2. P. 161.
<https://doi.org/10.2166/wcc.2018.259>
- Lewandowska A.M., Boyce D.J., Hofmann M. et al. 2014. Effect of sea surface warming on marine plankton // Ecol. Letters. V. 17. № 5. P. 614.
<https://doi.org/10.1111/ele.12265>
- Lorenzen C.J. 1967. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations // Limnol., Oceanol. V. 12. № 2. P. 343.
- Lorenzen C.J., Jeffrey S.W. 1980. Determination of chlorophyll in sea water. UNESCO Technical Paper in Marine Science 35. Paris: UNESCO.
- Mineeva N.M. 2018. Composition and content of photosynthetic pigments in plankton of the Volga River reservoirs (2015–2016) // Гидрология, гидрохимия и растительные пигменты водохранилищ Волжского каскада. Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 81(84). С. 85.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0006>
- Mineeva N.M. 2022. Chlorophyll and its role in freshwater ecosystem on the example of the Volga River reservoirs // Chlorophylls. L.: IntechOpen. P. 67.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.98122>
- Paerl H.W., Tucker J., Bland P.T. 1983. Carotenoid enhancement and its role in maintaining blue-green algal (*Microcystis aeruginosa*) surface bloom // Limnol., Oceanogr. V. 28. № 5. P. 847.
- Parsons T.R., Strickland J.D.H. 1963. Discussion on spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids // J. Mar. Res. V. 21. № 3. P. 155.

- Phytoplankton Pigments. Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography. 2011. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
- Plyaka P., Glushchenko G., Gerasyuk V. et al. 2020. Investigation on the chlorophyll-a content of phytoplankton in the Sea of Azov and the Don River by the fluorescence method // Fluorescence methods for investigation of living cells and microorganisms. Электронный ресурс <https://www.intechopen.com/books/fluorescence-methods-for-investigation-of-living-cells-and-microorganisms/investigation-on-the-chlorophyll-em-a-em-content-of-phytoplankton-in-the-sea-of-azov-and-the-don-riv> (Дата обращения 24.02.2021).
<https://doi.org/10.5772/intechopen.92996>
- Reynolds C.S. 2006. The Ecology of Phytoplankton. Cambridge: Univ. Press.
- Rivers of Europe. 2021. Amsterdam: Elsevier.
- Ruggiu D., Morabito G., Panzani P., Pugnetti A. 1998. Trends and relations among basic phytoplankton characteristics in the course of the long term oligotrophication of Lake Maggiore (Italy) // Hydrobiologia. V. 369/370. P. 243.
- Sabater S., Artigas J., Durán C. et al. 2008. Longitudinal development of chlorophyll and phytoplankton assemblages in a regulated large river (the Ebro River) // Sci. Tot. Environ. V. 404. № 1. P. 196.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2008.06.013> PMID: 18675441
- Sarkar D.S., Sarkar U.K., Naskar M. et al. 2021. Effect of climato-environmental parameters on chlorophyll *a* concentration in the lower Ganga basin, India // Revista de Biología Tropical. V. 69. № 1. P. 60.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments // Determination of photosynthetic pigments in sea water. Monographs on oceanographic methodology. Montreux: UNESCO.
- Straškraba M. 2005. Reservoirs and other artificial water bodies // Lake Restoration and Rehabilitation. Lake Handbook. V. 2. Malden: Blackwell Publ. P. 300.
- Tian Y., Gao L., Deng J., Li M. 2020. Characterization of phytoplankton community in a river ecosystem using pigment composition: a feasibility study // Environ. Sci. Pollut. Res. V. 27. P. 42210.
<https://doi.org/10.1007/s11356-019-07213-4>
- Wetzel R.G., Likens G.E. 1991. Limnological analyses. N.Y.: Springer.
- Xiao W., Liu X., Irwin A.J. et al. 2018. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates // Water Res. V. 128. № 1. P. 206.
<https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.10.0519>
- Yang Y., Pettersson K., Padisák J. 2016. Repetitive baselines of phytoplankton succession in an unstably stratified temperate lake (Lake Erken, Sweden): a long-term analysis // Hydrobiologia. V. 764. Is 1. P. 211.
<https://doi.org/10.1007/s10750-015-2314-1>

Plant Pigments in Water of the Volga River Reservoirs: Current Status, Trends in Long-Term Changes

N. M. Mineeva^{1, *}, I. V. Semadeni¹, O. S. Makarova¹

¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,

Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Data on the composition and content of photosynthetic pigments in plankton of the Volga River reservoirs in summer period of 2015–2023 are under consideration. The determination of pigments was carried out using standard spectrophotometric methods. Chl *a* concentrations are close to those obtained in 1989–1991. The distribution of Chl *a* throughout the water area of reservoirs retains its long-term characteristics. The waters of tributaries, coastal waters, and shallow water areas are characterized by an increased abundance of phytoplankton. A negative relationship between reservoir-average Chl *a* concentrations and the total inflow volume ($R^2 = 0.50$) and a direct dependence on water temperature ($R^2 = 0.35$) were revealed. Based on the average Chl *a* concentrations over the years of observation, the current trophic status of the Ivankovo, Uglich, and Cheboksary reservoirs is assessed as eutrophic (29.5 ± 1.9 , 22.7 ± 1.6 and 28.2 ± 2.7 µg/L respectively), the Saratov and Volgograd reservoirs are mesotrophic (6.8 ± 0.6 and 9.6 ± 0.8 µg/L), Kuibyshev and Gorky reservoirs are moderately eutrophic (13.0 ± 0.7 and 13.1 ± 1.4 µg/L). The content of additional chlorophylls *b* and *c*, pheopigments, plant carotenoids and their ratio with chlorophyll *a*, as well as the composition of green pigments in the Volga River reservoirs are characterized by significant similarity and have not changed over the 30-year period.

Keywords: phytoplankton, photosynthetic pigments, Volga River reservoirs