

УДК [574.583(28):581]:551.58:574.525

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ РЕК ВОЛГИ, КАМЫ, ДОНА И ВОЛГО-ДОНСКОГО КАНАЛА (ЛЕТО 2015–2018 ГГ.) В УСЛОВИЯХ МЕНЯЮЩЕГОСЯ КЛИМАТА И ПРОДОЛЖАЮЩЕГОСЯ ЭВТРОФИРОВАНИЯ

© 2025 г. Л. Г. Корнева^{a,*}, В. В. Соловьева^a, О. С. Макарова^a

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

*e-mail: korneva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.06.2024 г.

После доработки 12.08.2024 г.

Принята к публикации 15.08.2024 г.

На основании данных, полученных в августе 2015–2018 гг., исследован фитопланктон 15 водохранилищ рек Волги, Камы, Дона, а также Волго-Донского канала и незарегулированной части Нижней Волги. В Волго-Камском каскаде от верховий к низовью зарегулированных рек наблюдали снижение видового богатства, разнообразия, размера клеток, общей биомассы фитопланктона и фитофлагеллят, что отражало проявление зональности и гидрологической континуальности. Вклад в биомассу безгетероцистных цианобактерий в водохранилищах возрастал по мере увеличения минерализации вод. Даны оценка трофического статуса водоемов по величине биомассы фитопланктона.

Ключевые слова: фитопланктон, водохранилища, реки Волга, Кама, Волго-Донской канал, р. Дон, биомасса, разнообразие, размер клеток, пространственное распределение, трофический статус

DOI: 10.31857/S0320965225010031, **EDN:** CFTTAU

ВВЕДЕНИЕ

Равнинные водохранилища, образованные в долинах перегороженных плотинами рек, наиболее часто встречаются на земном шаре. В результате гидростроительства происходит трансформация речных экосистем, в которых формируется другой цикл круговорота веществ и потоков энергии, приводящих к росту продуктивности вод (Maavara et al., 2017). Река Волга по длине (3530 км) и площади бассейна (1.4 млн км²) – самая большая в Европе (River..., 2021). В настоящее время она представляет цепочку из восьми водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское), расположенных в различных географических зонах: лесной, степной и полупустынной. Волжские водохранилища относятся к крупнейшим равнинным искусственным водоемам мира. Они различаются по возрасту, морфометрии, генезису образующих котловин, характеру регулирования стока, физико-химическим параметрам и уровню трофики вод (табл. 1). Минерализация и прозрачность воды в водохранилищах увеличиваются, а цветность и

содержание взвешенных веществ снижаются вниз по течению р. Волги, что определяется географической зональностью (Корнева, 2015). Реками и каналами со стоком р. Волги связаны водохранилища р. Камы (Камское, Воткинское, Нижнекамское) и р. Дона (Цимлянское), представляющих собой единую водную и транспортную систему Европейской части РФ (рис. 1).

В 1970-е годы доминировала парадигма, что после образования водохранилища биоценоз коренной реки проходит поэтапно определенные фазы развития от “трофического взрыва” до стадии стабилизации (Водохранилища..., 1979). Период “трофического взрыва” характеризуется ростом обилия и разнообразия фитопланктона как реакцией на резкое увеличение поступления органических и минеральных питательных веществ с водосбора и затопленного ложа реки. В 1990–начале 2000-х годов показано, что многолетняя динамика параметров планкtonных сообществ водохранилищ носит циклический характер и тесно сопряжена с гидроклиматическими факторами: активностью солнечной радиации, количеством осадков, скоростью ветра, уровнем воды, fazami водности и Северо-Атлантического колебания (Смирнов и др., 1993; Корнева, 1999, 2015,

Сокращения: ВДСК – Волго-Донской судоходный канал.

Таблица 1. Некоторые лимнологические показатели исследованных водохранилищ

Показатель	Р. Волга									Р. Кама			Р.Дон	ВДСК		
	И	У	Р	Г	Ч	К	С	В	Кам	Вот	НК	Цим	Вар	Бер	Кар	
Год создания	1937	1940	1947	1957	1981	1957	1968	1960	1954	1962	1978	1952	1948–1951	1948–1951	1948–1952	
Площадь акватории, км ²	327	249	4550	1591	1197	6450	1830	3120	1915	1120	2570	2702	16	15.2	42	
Объем воды, км ³	1.1	1.2	25.4	8.8	6	57.3	12.9	31.4	12.2	9.4	2.8	23.7	0.12	0.05	0.16	
Максимальная глубина, м	19	19	28	22	21	41	33	41	30	28	20	35	13	10.7	10.6	
Средняя глубина, м	3.4	5.0	5.6	5.5	4.7	8.9	7.3	10	6.3	8.4	3.3	8.8	4.6–10.7	4–6	4–9	
Коэффициент водообмена, год ⁻¹	8.3	9.2	1.3	5.4	20.9	4.1	18	8	4.2	5.8	6.8	1.05	—	—	—	
Трофический статус	Э	Э	М–Э	М–Э	Э	М–Э	М	М	М–Э	М–Э	Э	Г	О	Э	Г	

Примечание. Водохранилища: И – Иваньковское, У – Угличское, Р – Рыбинское, Г – Горьковское, Ч – Чебоксарское, К – Куйбышевское, С – Саратовское, В – Волгоградское, Кам – Камское, Вот – Воткинское, НК – Нижнекамское, Цим – Цимлянское, Вар – Варваровское, Бер – Береславское, Кар – Карповское; ВДСК – Волго-Донской судоходный канал; трофический статус: О – олиготрофный, М – мезотрофный, Э – эвтрофный, М–Э – мезотрофно-эвтрофный, Г – гипертрофный; лимнологические показатели по рекам Волге, Каме, Дону даны по: (Эдельштейн, 1998; Корнева, 2015), для ВДСК приведены сведения из электронного ресурса^{1,2} трофический статус водохранилищ Волго-Камского каскада и р. Дона дан по концентрации хлорофилла (Минеева и др., 2020а, 2020б), водохранилищ ВДСК – по биомассе фитопланктона (оригинальные данные); “–” – данные отсутствуют.

2023; Пырина, 2000; Корнева и др., 2018а). Проникновение и натурализация чужеродных видов, трансформация структуры фитопланктона в сторону многолетнего уменьшения соотношения минимальной и максимальной биомассы и ценоотического разнообразия (по индексу Шеннона) свидетельствовали о постепенном снижении устойчивости экосистем водохранилищ р. Волги (Корнева, 2015).

Современное возрастание антропогенной нагрузки и климатические изменения планетарного масштаба (Climate..., 2007; The Impact..., 2010) привели к увеличению количества атмосферных осадков и повышению температуры воздуха и воды во внутренних водоемах европейской части РФ (Шашуловский, Мосияш, 2010; Литвинов и др., 2014; Третий..., 2022; Поддубный и др., 2023). К 2020 г. среднегодовая температура воздуха на побережье волжских водохранилищ увеличилась на 1.3–1.8°C, а среднегодовой приток вырос на 12.4% (Поддубный и др., 2023). Все это требует продолжения непрерывного контроля и исследования состояния первичного автотрофного звена производственных процессов водохранилищ в

¹ https://ru.wikipedia.org/wiki/Карповское_водохранилище. Дата обращения 13.08.2024 г.

² https://ru.wikipedia.org/wiki/Береславское_водохранилище. Дата обращения 13.08.2024 г.

ходе аллогенной сукцессии. В связи с этим, цель данного исследования – изучить современную динамику и распределение фитопланктона водохранилищ рек Волги, Камы, Дона и ВДСК в условиях текущего изменения климата и продолжающегося эвтрофирования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для решения поставленной задачи использованы материалы маршрутных экспедиций, проведенных Институтом биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН на э/с “Академик Топчиев” в августе 2015–2018 гг. на водохранилищах рек Волги, Камы, Дона и ВДСК в период максимального развития фитопланктона. Число станций наблюдений варьировало в водохранилищах в зависимости от их размеров и морфометрии: в р. Волге – 8–17, в р. Каме – 6–7, в Цимлянском водохранилище – 16, в ВДСК – 1–2.

Пробы (всего 297) отбирали из всего столба воды (0 м – дно) на открытых участках водохранилищ с помощью метрового пластмассового батометра типа Элгморка (модификация батометра Фридингера) объемом ~4 л. Для количественного учета планктонных водорослей фитопланктон концентрировали под давлением методом прямой фильтрации воды последовательно через

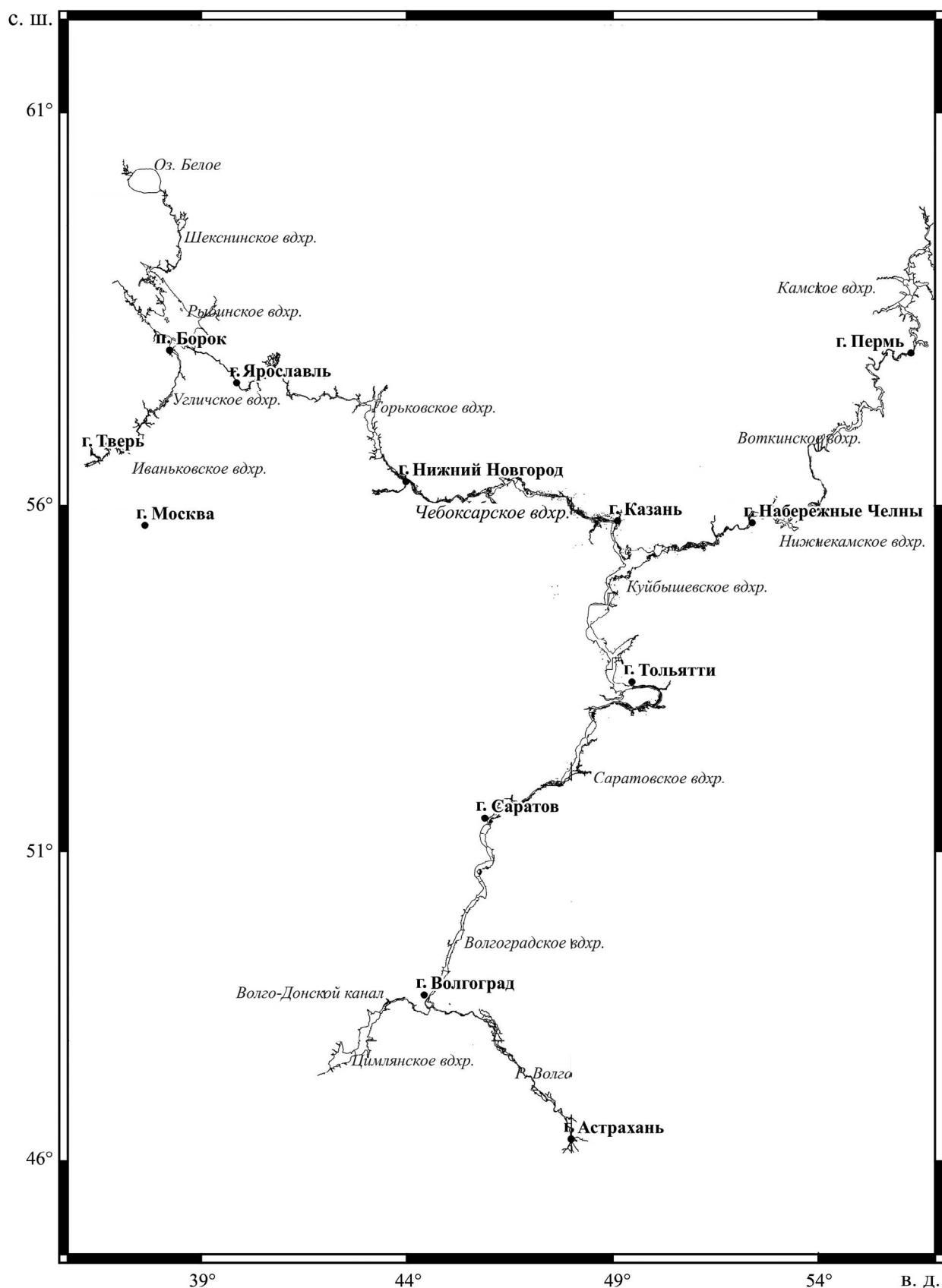


Рис. 1. Карта-схема района исследования.

мембранные фильтры с диаметром пор 5.0 и 1.2 мкм. Пробы сгущали до объема 5 мл и консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика..., 1975). Клетки водорослей для оценки их численности учитывали в счетной камере “Учинская-2” объемом 0.01 мл (Гусева, 1956). Для определения биомассы применяли счетно-объемный стереометрический метод (Методика..., 1975; Корнева, 2015). Линейные размеры получали путем измерения клеток каждого встреченного организма. К доминирующему относили виды, составляющие $\geq 10\%$ общей численности и биомассы фитопланктона. Для оценки видового богатства и разнообразия альгоценозов использовали число таксонов водорослей рангом ниже рода в пробе (удельное богатство) и показатель ценотического разнообразия – индекс Шеннона, рассчитанный по биомассе (Песенко, 1982), для оценки размерной структуры фитопланктона – среднеченотический объем клеток.

Относительную прозрачность воды измеряли по глубине исчезновения из вида диска Секки, для определения цветности использовали хром-cobальтовую шкалу. Температуру, электропроводность и содержание кислорода определяли с помощью многопараметрического зонда YSI ProPlus (YSI Inc., USA, 2016). Сведения о многолетнем изменении чисел Вольфа заимствованы на электронном ресурсе Википедия.³

Регрессионный, непараметрический анализы и графические построения выполнены с применением программ Microsoft Excel и Statistica. Представлены только те статистические связи, которые были достоверны при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период исследования средняя по обследованным станциям минимальная прозрачность воды (< 1 м) прослеживалась в верхневолжских водохранилищах (табл. 2), особенно в старейших из них – Иваньковском и Угличском. В остальных водохранилищах прозрачность воды в среднем была > 1 м и могла достигать 2 м в Саратовском и Волгоградском водохранилищах и незарегулированной части Нижней Волги. На протяжении участка реки от Иваньковского до Куйбышевского водохранилища (Верхняя и Средняя Волга) средняя цветность воды варьировалась от 30 до 70 град., ниже Жигулевской ГЭС она снижалась до 20–40 град. Средняя электропроводность, как и минерализация воды, постепенно увеличивалась от 200–300 мкСм/см (от Иваньковского до Горьковского водохранилища) до 300–400 мкСм/см (от Чебоксарского водохранилища до Нижней

Волги). В Камских водохранилищах цветность воды была сходна с таковой в водохранилищах Нижней Волги (30–40 град.), прозрачность – в водоемах Верхней и Средней Волги (≥ 1 м), а минерализация снижалась от верхнего (Камского) водохранилища (~400 мкСм/см) к нижнему (Нижнекамскому) (~200 мкСм/см).

В водохранилищах донского бассейна, расположенных в аридной зоне, электропроводность повышалась до 600–900 мкСм/см, цветность воды была самой низкой – 25–26 град., прозрачность значительно варьировалась (от 0.6 до 2 м) в зависимости от уровня трофии вод. Таким образом, прозрачность и минерализация воды в водохранилищах р. Волги увеличивалась вниз по течению, цветность, наоборот, снижалась в этом направлении, что согласовывалось с географической зональностью и с данными предшествующих исследований (Корнева, 2015). По данным 2017 г., между цветностью и прозрачностью воды получена обратная линейная связь: $R^2 = -0.88$, $F = 21$, $p < 0.004$, где R^2 – коэффициент детерминации, F – критерий Фишера, p – уровень значимости.

Температура воды в исследованных водоемах в среднем превышала 20°C, за исключением прохладного лета 2015 г. Среднее содержание кислорода в поверхностном слое воды волжского каскада варьировало в пределах 6–13 мг/л. Минимальные его значения отмечены в Иваньковском и Горьковском водохранилищах в 2016 и 2017 гг. В водохранилищах Камы, Дона и ВДСК концентрация кислорода в воде была 8–10 мг/л (табл. 2).

Среднее содержание общего фосфора – основного биогенного компонента, лимитирующего развитие фитопланктона в континентальных водах и контролирующего продуктивность водных экосистем, летом 2015–2020 гг. в верхневолжских водохранилищах варьировало в пределах 68–95 мкг/л (Минеева и др., 2021, 2022, 2023). Согласно шкале Р. Ветцеля (Wetzel, 2001), этот уровень соответствовал эвтрофным водоемам, тогда как в Средней Волге (с Чебоксарского водохранилища) и Нижней Волге (88–145 мкг/л) – гипертрофным. Цимлянское водохранилище с первых лет существования по уровню продукции фитопланктона классифицируют как гипертрофное (Калинина, 1987). Содержание минерального фосфора в данном водохранилище варьирует в поверхностных слоях воды в пределах 37–67 мкг/л (Лапицкий, 1970). В 2005–2009 гг. здесь наблюдали повсеместное увеличение процесса аммонификации (Хоружая, Флик, 2011). Кроме того, в водохранилище прослеживалось многолетнее повышение минерализации, относительного содержания сульфатов, хлоридов и снижение концентрации гидрокарбонатов, что определялось стоком р. Дона, который за последние полвека подвержен интенсивному осолонению (Пиумова, 2006). В водохранилищах ВДСК

³ https://ru.wikipedia.org/wiki/Число_Вольфа. Дата обращения 14.08.2024 г.

Таблица 2. Изменение средних по водоему абиотических показателей в поверхностном слое воды водохранилищ в разные годы

Водохранилище	Год	T	Пр	Цв	Э	O ₂
Р. Волга						
Иваньковское	2015	22.6 ± 0.9	93 ± 5	38 ± 4	308 ± 6	9.9 ± 0.3
	2016	24.6 ± 0.8	70 ± 7	58 ± 6	259 ± 5	6.3 ± 0.6
	2017	22.4 ± 0.6	85 ± 6	71 ± 4	258 ± 7	7.6 ± 0.3
	2018	24.0 ± 1.0	90 ± 10	56 ± 9	276 ± 3	8.3 ± 0.5
Угличское	2015	21.8 ± 0.4	80 ± 5	43 ± 1	306 ± 11	13.1 ± 0.9
	2016	24.5 ± 0.3	86 ± 4	43 ± 1	272 ± 3	7.0 ± 0.6
	2017	21.7 ± 0.2	82 ± 2	69 ± 3	280 ± 4	7.3 ± 0.2
	2018	23.1 ± 0.1	90 ± 10	48 ± 2	291 ± 9	7.2 ± 0.4
Рыбинское	2015	16.6 ± 0.3	83 ± 3	43 ± 1	287 ± 37	12.4 ± 0.1
	2016	22.7 ± 0.2	85 ± 3	50 ± 2	205 ± 19	7.9 ± 0.2
	2017	20.1 ± 0.2	128 ± 4	73 ± 3	238 ± 13	7.6 ± 0.4
	2018	20.4 ± 0.1	116 ± 4	56 ± 2	207 ± 14	7.9 ± 0.3
Горьковское	2015	18.8 ± 0.3	93 ± 5	39 ± 1	231 ± 21	11.5 ± 0.4
	2016	23.0 ± 0.3	105 ± 4	43 ± 1	251 ± 2	6.2 ± 0.1
	2017	21.5 ± 0.2	124 ± 5	63 ± 2	220 ± 3	7.4 ± 0.3
	2018	21.5 ± 0.2	109 ± 7	54 ± 2	197 ± 4	9.4 ± 0.4
Чебоксарское	2015	18.1 ± 0.2	110 ± 10	31 ± 2	376 ± 36	11.6 ± 0.4
	2016	23.0 ± 0.3	109 ± 9	34 ± 2	422 ± 32	9.0 ± 0.3
	2017	22.2 ± 0.2	107 ± 8	60 ± 4	293 ± 64	4.1 ± 0.2
	2018	21.5 ± 0.2	112 ± 10	41 ± 2	340 ± 49	8.7 ± 0.5
Куйбышевское	2015	18.9 ± 0.3	135 ± 8	31 ± 1	334 ± 4	11.6 ± 0.3
	2016	24.8 ± 0.1	121 ± 9	33 ± 2	390 ± 3	9.3 ± 0.3
	2017	23.3 ± 0.2	136 ± 7	52 ± 2	354 ± 31	4.4 ± 0.1
	2018	20.6 ± 0.1	165 ± 9	40 ± 1	329 ± 9	8.5 ± 0.1
Саратовское	2015	19.1 ± 0.2	222 ± 10	25 ± 0	390 ± 5	10.9 ± 0.2
	2017	22.5 ± 0.1	204 ± 5	39 ± 1	374 ± 57	6.8 ± 0.6
Волгоградское	2018	21.0 ± 0.2	165 ± 24	39 ± 1	375 ± 5	10 ± 1
	2017	23.4 ± 0.3	185 ± 10	34 ± 1	331 ± 4	8.9 ± 0.2
	2018	22.2 ± 0.2	182 ± 15	36 ± 1	355 ± 9	9.5 ± 0.3
Незарегулированная Нижняя Волга						
—	2017	24.0 ± 0.2	101 ± 13	30.4 ± 0.4	350 ± 2	7.8 ± 0.1
—	2018	22.7 ± 0	215 ± 5	40 ± 0	322 ± 0	7.9 ± 0
Р. Кама						
Камское	2016	24.3 ± 0.1	115 ± 10	33 ± 3	449 ± 62	10.1 ± 0.4
Воткинское	2016	24.5 ± 0.3	103 ± 7	40 ± 1	330 ± 28	10.9 ± 0.8
Нижнекамское	2016	24.5 ± 0.4	135 ± 16	38 ± 2	269 ± 34	10.1 ± 0.9
Р. Дон						
Цимлянское	2018	21.9 ± 0.2	61 ± 5	26 ± 1	681 ± 20	7.9 ± 0.4
ВДСК						
Варваровское	2018	22.6 ± 0.1	205 ± 5	25 ± 0	891 ± 189	8.4 ± 0.6
Береславское	2018	22.3	150	25	835	8.1
Карповское	2018	22.3	90	25	713	8.1

Примечание. T – температура, °C; Пр – прозрачность, см; Цв – цветность, град. Сг-Со шкалы;

Э – электропроводность при 25 °C, мкСм/см; O₂ – кислород, мг/л.

летом 2016–2018 гг. содержание минеральных форм фосфора и азота достигало величин, характерных для гипертрофных вод (Фокина и др., 2019). Наибольшие их значения отмечены в Карповском водохранилище, особенно в 2018 г., что могло быть обусловлено влиянием вод, поступающих из Цимлянского водохранилища.

Средняя по акватории численность фитопланктона в исследованных водоемах в летний период 2015–2018 гг. варьировала от 3 до 208 млн кл./л (табл. 3) с максимальным значением в самом южном гипертрофном Цимлянском водохранилище, расположенном в аридной зоне и обладающем наиболее низкой скоростью водообмена (табл. 2).

Таблица 3. Изменение численности и биомассы фитопланктона в исследованных водоемах

Водохранилище	Год	Численность, млн кл./л		Биомасса, мг/л	
		среднее	мин.–макс.	среднее	мин.–макс.
Р. Волга					
Иваньковское	2015	30.4 ± 14.3	3.0–172.1	3.88 ± 0.80	1.06–10.95
	2016	22.9 ± 6.9	8.8–88.7	4.11 ± 1.28	0.92–15.60
	2017	17.2 ± 4.9	7.2–64.5	5.49 ± 1.02	1.49–12.39
Угличское	2015	16.7 ± 1.9	11.2–31.0	4.68 ± 0.50	3.52–8.50
	2016	18.8 ± 1.2	14.1–26.1	4.23 ± 1.09	2.57–12.89
	2017	11.9 ± 1.7	5.7–18.0	3.50 ± 0.42	1.97–5.89
Рыбинское	2015	30.3 ± 6.9	8.1–56.9	4.30 ± 1.06	1.52–9.01
	2016	19.7 ± 5.4	7.6–55.9	2.55 ± 0.55	1.18–5.87
	2017	3.3 ± 0.7	0.4–5.9	1.57 ± 0.38	0.30–3.29
Горьковское	2015	41.7 ± 5.8	12.0–74.5	3.10 ± 0.25	1.48–4.54
	2016	25.3 ± 3.9	6.7–46.9	1.93 ± 0.25	0.41–4.34
	2017	9.27 ± 1.9	2.3–23.2	1.04 ± 0.16	0.45–2.05
Чебоксарское	2015	74.6 ± 47.8	2.6–454.0	5.44 ± 1.73	0.31–17.75
	2016	22.1 ± 4.7	4.6–48.7	3.59 ± 1.33	0.61–13.94
	2017	11.5 ± 4.8	2.1–53.2	3.26 ± 2.02	0.43–21.34
Куйбышевское	2015	8.9 ± 1.7	0.3–19.9	0.81 ± 0.13	0.08–1.69
	2016	21.1 ± 2.9	6.9–33.7	3.59 ± 1.16	1.15–14.76
	2017	8.6 ± 1.5	1.4–25.2	1.23 ± 0.16	0.32–2.92
Саратовское	2015	9.5 ± 2.6	4.2–23.2	0.81 ± 0.19	0.36–1.77
	2017	4.8 ± 1.6	1.7–15.8	0.63 ± 0.21	0.30–2.01
Волгоградское	2017	10.1 ± 2.1	3.4–27.9	1.47 ± 0.28	0.43–3.87
	2018	30.3 ± 10.7	2.3–139.1	1.72 ± 0.57	0.16–7.36
Незарегулированная часть Нижней Волги					
	2017	8.4 ± 1.1	2.0–15.1	1.04 ± 0.14	0.22–1.79
	2018	9.5 ± 5.3	4.2 ± 1.5	0.64 ± 0.34	0.30–0.98
Р. Кама					
Камское	2016	21.5 ± 5.5	9.9–48.2	4.85 ± 1.20	2.94–10.38
Воткинское	2016	18.9 ± 2.9	12.3–33.7	2.03 ± 0.30	1.12–3.37
Нижнекамское	2016	50.8 ± 16.4	9.9–117.4	5.19 ± 1.74	1.06–12.14
Р. Дон					
Цимлянское	2018	207.6 ± 29.9	55.7–465.9	12.76 ± 2.09	3.04–32.57
ВДСК					
Варваровское	2018	5.2 ± 3.6	1.6–8.9	0.57 ± 0.42	0.15–0.98
Береславское	2018	24.2	—	8.37	—
Карповское	2018	100.9	—	13.99	—

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

В Чебоксарском водохранилище в 2015 г. и Нижнекамском водохранилище в 2016 г. численность достигала 50 млн кл./л, в остальных водоемах она не превышала 41 млн кл./л. Наименьшую численность фитопланктона в водохранилищах р. Волги,

за исключением Куйбышевского, зарегистрировали в 2017 г. Численно в фитопланктоне всех водохранилищ лидировали 32 вида с очевидным преимуществом цианобактерий (рис. 2а). В 69–90% случаев доминировали *Aphanizomenon flos-aquae*,

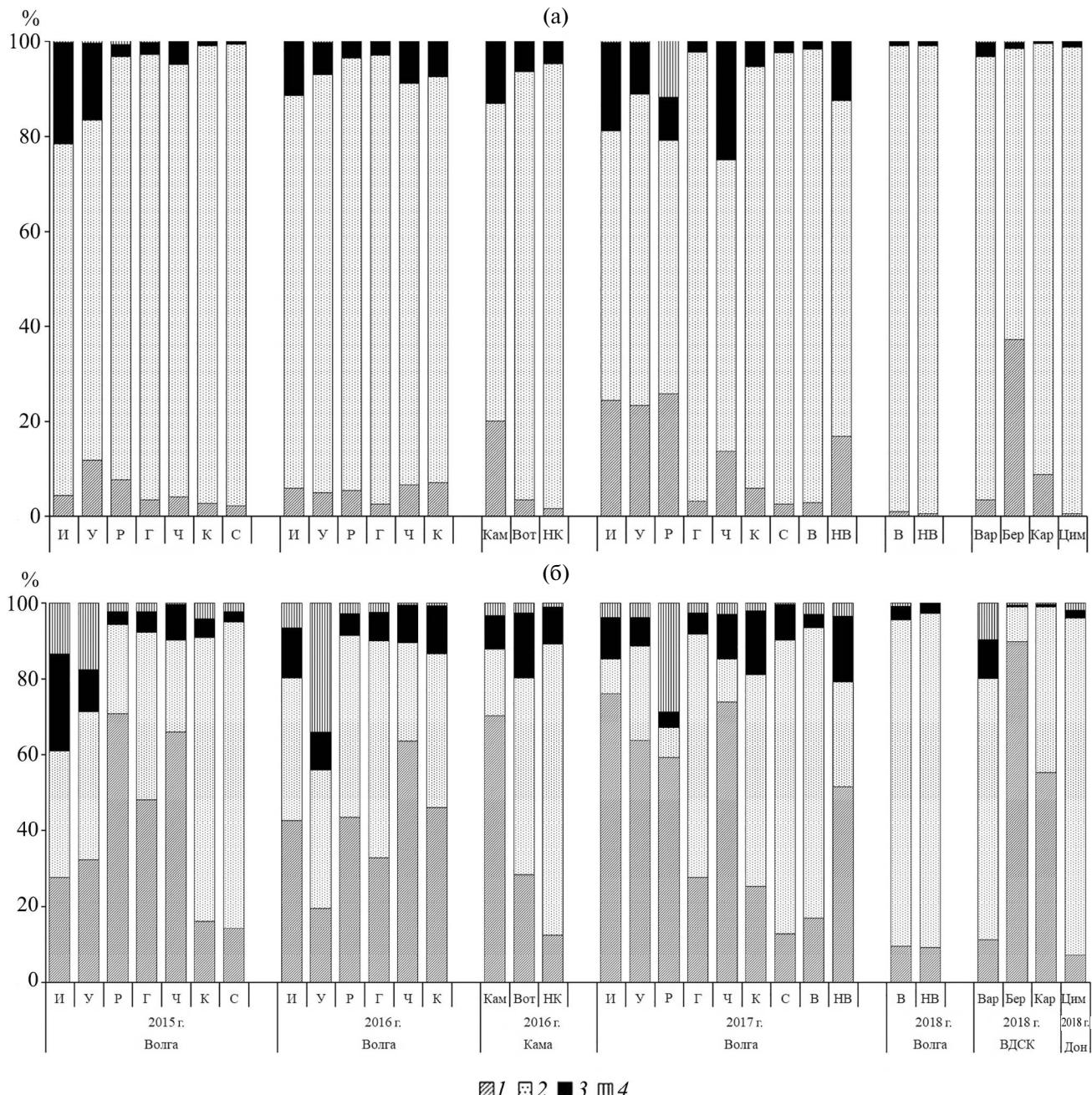


Рис. 2. Изменение пропорции численности (а) и биомассы (б) различных таксономических групп фитопланктона исследованных водоемов. 1 – диатомовые, 2 – цианобактерии, 3 – зеленые, 4 – фитофлагелляты; НВ – незарегулированная часть Нижней Волги, остальные обозначения см. в табл. 1.

Microcystis aeruginosa и *Aphanocapsa holsatica*, в 38–50% – *Aphanocapsa incerta*, *Planktothrix agardhii* и виды рода *Dolichospermum*, в 31% – *Microcystis wesenbergii*, *Pseudanabaena mucicola* и летняя форма диатомей *Skeletonema subsalsum*, в 19–25% – *Microcystis viridis*, *M. flos-aquae*, *Pseudanabaena limnetica* и термофил *Aulacoseira granulata* (табл. 4). У остальных видов частота доминирования не превышала 6%. По данным 2015 г., между средней по станциям численностью диазотрофных

цианобактерий волжских водохранилищ и значениями электропроводности установлена обратная линейная связь ($R^2 = -0.92$; $F = 29$; $p < 0.003$).

Средняя по акватории биомасса фитопланктона водохранилищ изменялась от 0.6 до 13 мг/л (табл. 3). Наиболее высокие ее величины, как и численности, отмечены в самых южных высокотрофных Цимлянском и Карповском водохранилищах, наиболее низкие – в Нижней Волге и Варваровском водохранилище. Минимальную

Таблица 4. Доминирующие виды фитопланктона по численности в исследованных водохранилищах в разные годы

Год	Доминирующие виды
Иваньковское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemmermann) Cronberg et Komárek, <i>A. incerta</i> (Lemmermann) Cronberg et Komárek, <i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing, <i>Merismopedia minima</i> G. Beck, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet et Flahault, <i>Dolichospermum</i> spp., <i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> Van Goor, <i>Binuclearia lauterbornii</i> (Schmidle) Proschkina-Lavrenko
2016	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek, <i>Dolichospermum</i> sp.
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek et Hindak, <i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen, <i>A. ambigua</i> (Grunow) Simonsen
Угличское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> spp., <i>Skeletonema subsalsum</i> (Cleve-Euler) Bethge
2016	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> (Komárek) Komárek, <i>M. flos-aquae</i> (Wittrock) Kirchner, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> (M.H. Hohn et Hellermann) Theriot, Stoermer et Håk.
Рыбинское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i>
2016	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> (A. Braun in Rabenhorst) Lemmermann, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kützing) Krieger, <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Komma caudata</i> (L. Geitler) D.R.A. Hill
Горьковское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2016	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Pseudanabaena mucicola</i> (Naumann et Huber-Pestalozzi) Schwabe
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aphanothecae endophytica</i> (W. et G. West) Komarková-Legnerová et Cronberg
Чебоксарское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i>
2016	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> , <i>Cyclotella/ Stephanodiscus</i>
Куйбышевское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i>
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Pseudanabaena mucicola</i> , <i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemmermann) Komarkova-Legnerova et Cronberg
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aphanocapsa incerta</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>Volvox</i> sp.
Саратовское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Pseudanabaena mucicola</i>
Волгоградское водохранилище	
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Pseudanabaena mucicola</i> , <i>Aphanocapsa holsatica</i>
2018	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Pseudanabaena mucicola</i> , <i>P. limnetica</i> (Lemmermann) Komárek

Окончание таблицы 4.

Год	Доминирующие виды
Незарегулированная часть Нижней Волги	
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Pseudanabaena mucicola</i> , <i>Planktolyngbya limnetica</i> , <i>Limnothrix planctonica</i> (Wołoszyńska) Meffert, <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow
2018	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Камское водохранилище	
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Pseudanabaena limnetica</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Nitzschia paleaceae</i> (Grunow) Grunow
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin
Нижнекамское водохранилище	
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix lauterbornii</i> (Schmidle) Anagnostidis, <i>Woronichinia naegeliana</i>
Цимлянское водохранилище	
2018	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Pseudanabaena limnetica</i> , <i>Dolichospermum flos-aquae</i> (Lyngb.) Wacklin et al., <i>Nostoc linckia</i> [Roth] Bornet et Flahault
Варваровское водохранилище	
2018	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Береславское водохранилище	
2018	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>
Карповское водохранилище	
2018	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Planktothrix agardhii</i>

биомассу фитопланктона водохранилищ р. Волги, как и численность, наблюдали в 2017 г. В распределении биомассы по продольному профилю водохранилищ волжского каскада в 2015 и 2017 гг. выявлен статистически значимый отрицательный тренд в направлении от Верхней к Нижней Волге (рис. 3). Биомассу летнего фитопланктона во всех водоемах формировали цианобактерии и диатомовые водоросли (рис. 2б). В 45% случаях биомасса цианобактерий превышала таковую диатомей в 2–13 раз (в 3 случаях – в 10–13 раз) и в 29% – наоборот, биомасса диатомовых была выше, чем цианобактерий в 2–8 раз (в 4 случаях – в 7–10 раз). В водохранилищах р. Камы пропорция биомассы диатомовых снижалась в направлении от Камского к Нижнекамскому водохранилищу, доля биомассы цианобактерий, наоборот, увеличивалась (Соловьев и др., 2019).

По биомассе в фитопланктоне всех водохранилищ лидировали 43 вида преимущественно цианобактерий и диатомовых водорослей. В 75–100% случаях доминировали из цианобактерий *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, виды рода *Dolichospermum* и летняя форма диатомей *Aulacoseira granulata*, в 31–38% – диатомовые *Aulacoseira ambigua*, *Skeletonema subsalsum* и *Stephanodiscus hantzschii*, цианобактерии *Dolichospermum plancticum*, *Microcystis wesenbergii* и из

динофитовых *Unruhdinium* sp., в 19–25% –цианобактерии *Microcystis viridis*, диатомовые *Stephanococcus meneghiniana*, *Fragilaria crotonensis*, *Cyclotephanois invisitatus*, динофлагеллята *Ceratium hirundinella* и жгутиковые зеленые из рода *Chlamydomonas* (табл. 5). У 11 видов частота доминирования не превышала 13%, еще у 15 видов – 6%.

В верховьях волжских и камских водохранилищ, где прозрачность воды снижалась, суммарная биомасса миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых, динофитовых, эвгленовых и золотистых водорослей), способных к фаготрофии, была выше, чем в низовьях (табл. 2 и 6). Однако статистическая связь между биомассой миксотрофов и косвенными показателями светового режима в водоемах оказалась несколько сложнее. Отмечены гиперболическая зависимость их биомассы от прозрачности и положительная экспоненциальная от цветности воды (рис. 4).

Пропорция биомассы безгетероцистных цианобактерий увеличивалась по мере нарастания минерализации воды: от Верхней к Нижней Волге и от низовий р. Камы – к верховьям (табл. 2, рис. 5). В Цимлянском водохранилище и водоемах ВДСК, где минерализация воды в 2 раза выше, чем в Нижней Волге и Камских водохранилищах, доля неазотфиксаторов была близка к таковой в водохранилищах Нижней Волги. Корреляционный

Таблица 5. Доминирующие виды фитопланктона по биомассе в исследованных водоемах в разные годы

Год	Доминирующие виды
Иваньковское водохранилище	
2015	<i>Dolichospermum</i> spp., <i>D. planctonicum</i> (Brunnsth.) Wacklin et al., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Pediastrum duplex</i> Meyen, <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> (Kütz.) Kulikovskiy, Genkal et Kociolek, <i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. Müller) Schrank,
2016	<i>Dolichospermum</i> sp., <i>D. planctonicum</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> , <i>Lindavia radiosa</i> (Grun.) De Toni et Forti, <i>Ceratium hirundinella</i>
2017	<i>Aphanocapsa holsatica</i> , <i>A. incerta</i> , <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Snowella lacustris</i>
Угличское водохранилище	
2015	<i>Aphanocapsa incerta</i> , <i>A. holsatica</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum planctonicum</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2017	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Dolichospermum planctonicum</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i>
Рыбинское водохранилище	
2015	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacosira granulata</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. aeruginosa</i>
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Dolichospermum planctonicum</i> , <i>Chrysosporum</i> cf. <i>bergii</i> (Ostenfeld) E. Zapomelová et al. (Syn: <i>Anabaena bergii</i> Ostenfeld), <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Ceratium hirundinella</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> , <i>S. hantzschii</i>
2017	<i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> (Gregory) Hustedt, <i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg, <i>Mallomonas</i> sp., <i>Komma caudata</i>
Горьковское водохранилище	
2015	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Stephanodiscus neoastraea</i> (Håkansson et Hickel) emend. Casper, Scheffler et Augsten, <i>S. binderanus</i> , <i>Cyclostephanos invisitatus</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Skeletonema subsalsum</i>
2016	<i>Microcystis wesenbergii</i> , <i>M. aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Stephanodiscus neoastraea</i>
2017	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Stephanodiscus binderanus</i> , <i>S. neoastraea</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Unruhdinium</i> sp.
Чебоксарское водохранилище	
2015	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. viridis</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Chlamydomonas</i> sp.
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> , <i>Cyclotella</i> sp., <i>Stephanodiscus neoastraea</i> , <i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Unruhdinium</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i>
Куйбышевское водохранилище	
2015	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Melosira varians</i> Agardh, <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanocyclus meneghiniana</i> , <i>Stephanodiscus</i> sp.
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>D. planctonicum</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Mougeotia</i> sp.
2017	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>A. granulata</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Dictyosphaerium subsolitarium</i> , <i>Chlamydomonas</i> sp., <i>Unruhdinium</i> sp.
Саратовское водохранилище	
2015	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Melosira varians</i> , <i>Unruhdinium</i> sp.
2017	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Chlamydomonas</i> sp.

Окончание таблицы 5.

Год	Доминирующие виды
	Волгоградское водохранилище
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.
2018	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>D. spiroides</i> (Klebahn) Wacklin et al.
	Незарегулированная часть Нижней Волги
2017	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. flos-aquae</i> , <i>Planktolyngbya limnetica</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Skeletonema subsalsum</i> , <i>Stephanocyclops meneghiniana</i> , <i>Ulnaria</i> sp.
	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>
	Камское водохранилище
2016	<i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>D. plancticum</i> , <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>A. ambigua</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton, <i>Cyclotella</i> sp., <i>Mougeotia</i> sp.
	Воткинское водохранилище
2016	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i>
	Нижнекамское водохранилище
2016	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>Fragilaria crotonensis</i> , <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.
	Цимлянское водохранилище
2018	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i> , <i>M. wesenbergii</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>P. isothrix</i> (Skuja) Komárek et Komárková, <i>Dolichospermum flos-aquae</i> , <i>Nostoc linckia</i> , <i>Aulacoseira granulata</i>
	Варваровское водохранилище
2018	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Dolichospermum</i> sp., <i>D. spiroides</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Chamydomonas</i> sp., <i>Unruhdinium</i> sp., <i>Aulacoseira granulata</i>
	Береславское водохранилище
2018	<i>Aulacoseira granulata</i>
	Карповское водохранилище
2018	<i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Microcystis aeruginosa</i>

Таблица 6. Изменение средней по акватории биомассы фитофлагеллят на различных участках рек Волги и Камы в разные годы

Участок	2015	2016	2017	2018
Р. Волга				
Верхняя Волга	0.49 ± 0.21	0.61 ± 0.42	0.27 ± 0.09	—
Средняя Волга	0.04 ± 0.02	0.03 ± 0.01	0.05 ± 0.03	—
Нижняя Волга	0.02 ± 0.01	—	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Р. Кама				
Камское вдхр.	—	0.17 ± 0.06	—	—
Воткинское вдхр.	—	0.06 ± 0.02	—	—
Нижнекамское вдхр.	—	0.06 ± 0.03	—	—

Примечание. “—” – данные отсутствуют.

анализ по Спирмену связи между средней по акватории водоемов пропорции биомассы двух функциональных групп цианобактерий (безгетероцистных и обладающих гетероцистами) и электропроводностью воды показал положительную корреляцию у безгетероцистных ($r = 0.57$) и отрицательную – у диазотрофов ($r = -0.57$).

Исходя из частоты встречаемости значений биомассы, характерных для вод различной трофии и уровня средней по акватории общей биомассы планктонных альгоценозов в 2015–2018 гг., согласно шкалам С.П. Китаева (2007), водохранилища Карповское, Цимлянское и Береславское можно классифицировать как водоемы

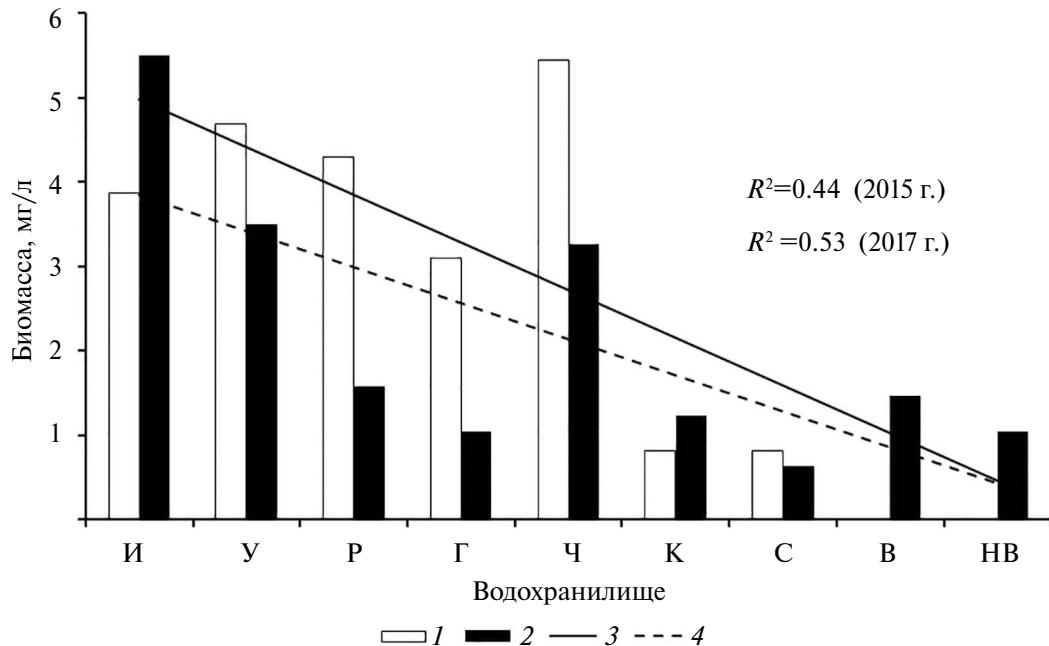


Рис. 3. Изменение средней биомассы фитопланктона в водохранилищах р. Волги в разные годы. 1 – 2015 г., 2 – 2017 г., 3 – линейный тренд биомассы 2015 г., 4 – линейный тренд биомассы в 2017 г. Остальные обозначения даны в табл. 1 и на рис. 2.

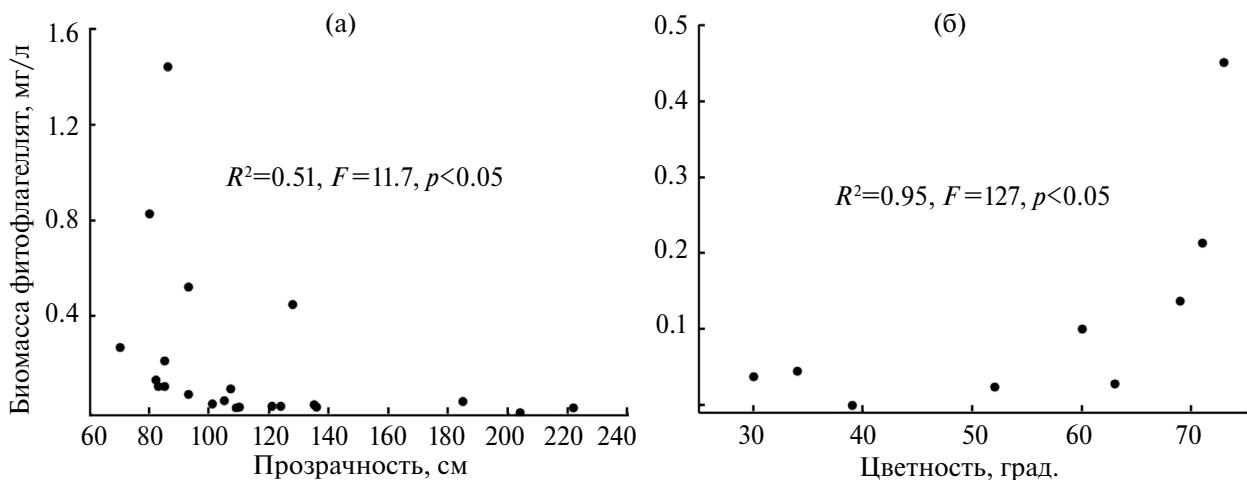


Рис. 4. Связь биомассы фитофлагеллят с прозрачностью воды (2017 г.) (а) и ее цветностью (2015–2017 гг.) (б).

гипертрофного типа (биомасса 8–14 мг/л), Иваньковское, Угличское, Чебоксарское, Камское и Нижнекамское – эвтрофного (от >4 до 5 мг/л), Рыбинское, Горьковское, Куйбышевское, Волгоградское и Воткинское – мезотрофного (от >1 до <4 мг/л), Саратовское, незарегулированная часть Нижней Волги и Варваровское – олиготрофного (<1 мг/л) (рис. 6).

Средний по акватории показатель удельного видового богатства (число видов в пробе) варьировал от 21 (в Береславском водохранилище) до 77 (в Иваньковском водохранилище, 2015 г.). Ценотическое разнообразие (индекс Шенона) изменялось от 0.04 до 4.4 (Цимлянское

водохранилище). Значимой разницы значений этих показателей в р. Волге в разные годы не обнаружено. Волжских и камских водохранилищах прослеживалось достоверное снижение видового богатства ($R^2 = 0.7–0.9$) и разнообразия ($R^2 = 0.7–0.8$) фитопланктона от верхних к нижним водохранилищам (рис. 7а). Наибольшее удельное богатство наблюдали в водохранилищах р. Волги (23–77, в среднем 45 ± 3) и Камы (48–55, 52 ± 2). Оно снижалось в водохранилищах ВДСК (21–29, 25 ± 2) и р. Дон (3–56, 34 ± 4), что было сравнимо с его значениями в Нижней и Средней Волге соответственно. Индекс ценотического разнообразия изменялся таким же образом: в водохранилищах

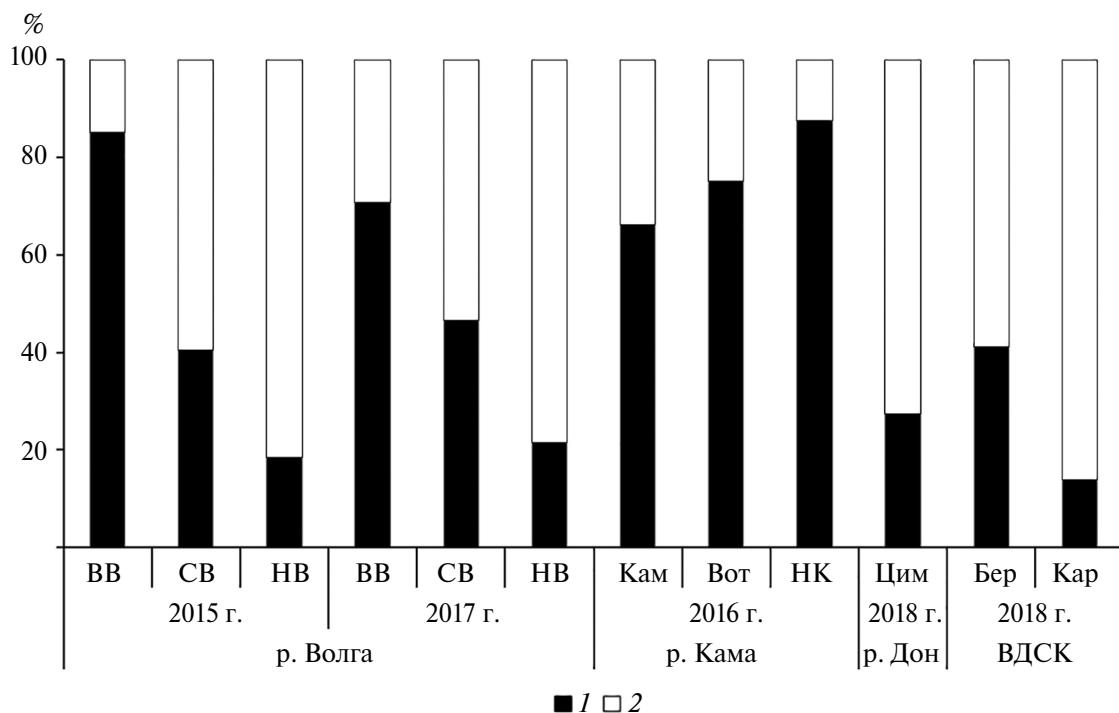


Рис. 5. Пропорции биомассы цианобактерий с гетероцистами (1) и без гетероцист (2) на различных участках водохранилищ. ВВ – водохранилища Верхней Волги, СВ – Средней Волги, НВ – Нижней Волги. Остальные обозначения даны в табл. 1.

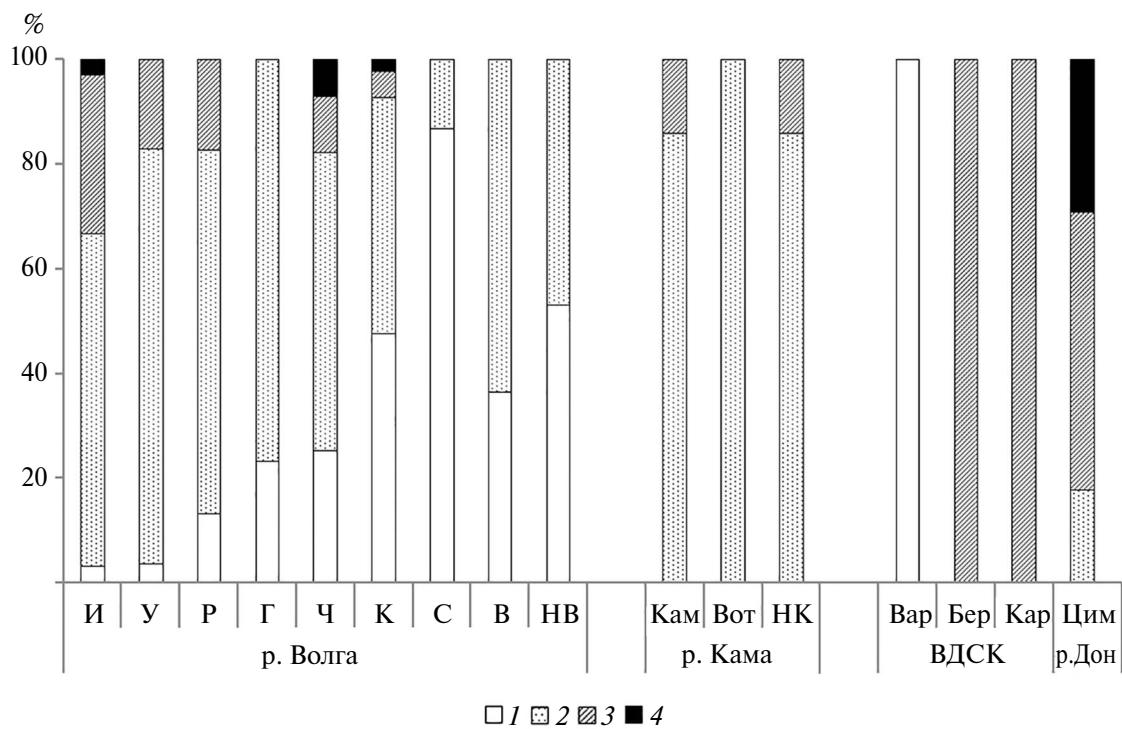


Рис. 6. Частота встречаемости биомассы фитопланктона в исследованных водоемах, характерной для вод различного трофического типа. 1 – олиготрофные воды, 2 – мезотрофные, 3 – эвтрофные, 4 – гипертрофные. Остальные обозначения даны в табл. 1 и на рис. 2.

рек Волги (1.9–4.1, в среднем 3.2 ± 0.1) и Камы (2.8–3.6, 3.3 ± 0.3), в водохранилищах ВДСК (0.8–3.1, 2.1 ± 0.7) и р. Дона (0.04–4.4, 2.4 ± 0.2).

Средненецентотический объем клеток фитопланктона достоверно снижался от Верхней к Нижней Волге (рис. 7б). Как и показатели богатства

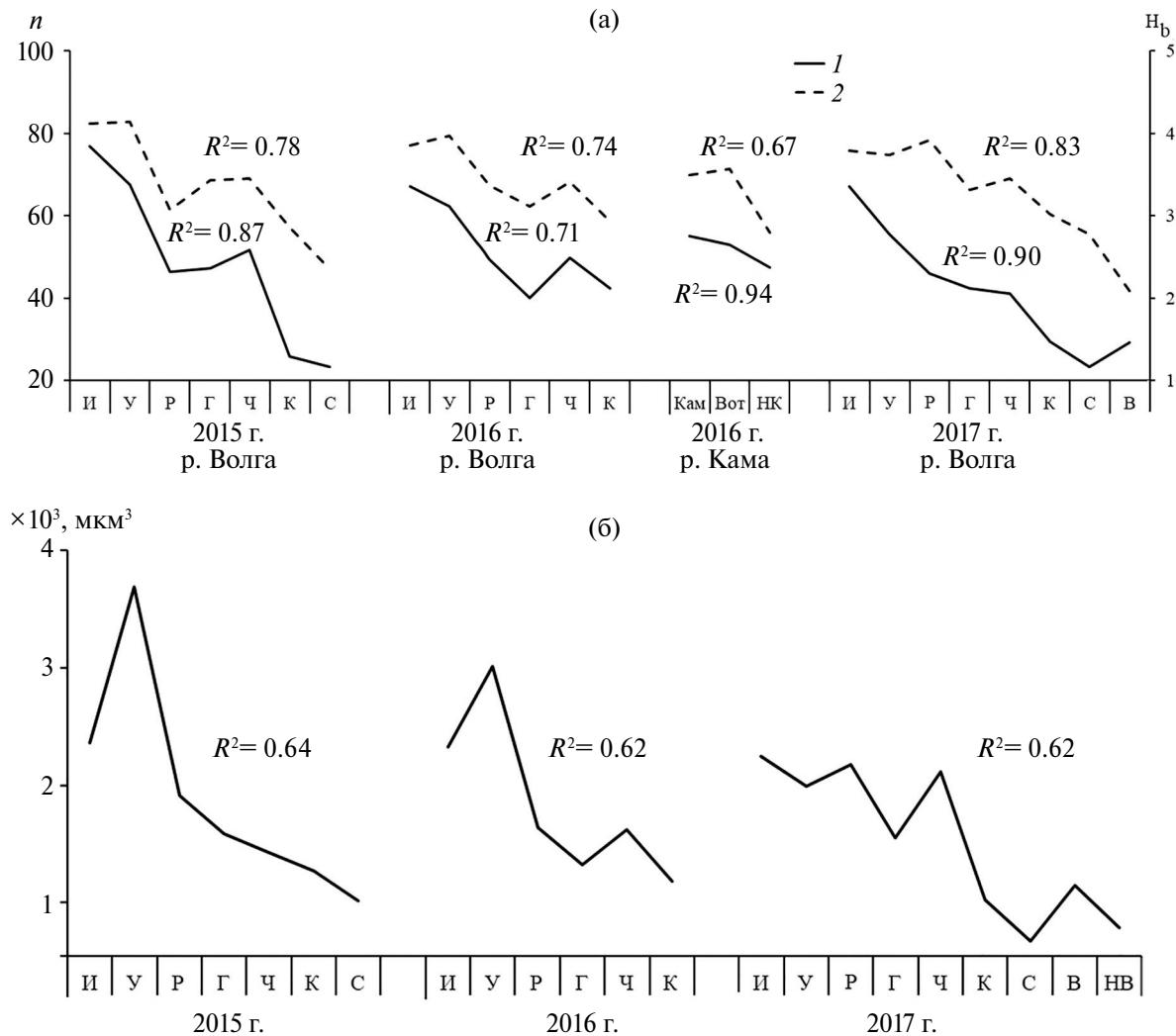


Рис. 7. Удельное видовое богатство (1), ценотическое разнообразие (2) (а) и среднеченотический объем клеток (б) фитопланктона в водохранилищах Волги и Камы в разные годы, остальные обозначения даны в табл. 1 и на рис. 2.

и разнообразия фитопланктона, он уменьшался в водохранилищах аридной зоны: р. Кама – 1.9 ± 0.3 , р. Волга – 1.6 ± 0.2 , ВДСК – 1.0 ± 0.3 , р. Дон – $0.8 \pm 0.1 \times 10^3 \text{ мкм}^3$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

На основании полученных данных установлено, что показатели богатства, разнообразия и размеров клеток фитопланктона в волго-камском каскаде снижались от верховий рек к низовью. Пропорция биомассы диазотрофов уменьшалась по мере увеличения минерализации воды. Доля миксотрофных фитофлагеллят увеличивалась в водохранилищах, расположенных в гумидной зоне, с повышением цветности и снижением прозрачности воды в условиях ухудшения светового режима. Подобное распределение жгутиковых из различных таксономических групп (криптофитовых, динофитовых, эвгленовых и золотистых)

прослеживалось и ранее в 1989–1991 гг. (Корнева, 2015). Их мобильность и способность к фаготрофии, компенсирующей недостаточную доступность минерального биогенного питания непосредственно из воды, представляет адаптацию к условиям светового и фосфорного лимитирования, которое усиливается в более гумифицированных водах.

Что касается увеличения представленности в планктонных альгоценозах неазотфиксаторов, то следует отметить, что безгетероцистные цианобактерии могут лидировать как в гипертрофных (Zevenboom, Mig, 1980), так и в олиготрофных озерах (Корнева, 2009) в условиях азотного лимитирования и при низком соотношении содержания азота и фосфора в воде (Rücker et al., 1997). Низкие пропорции азота и фосфора (≤ 10) выявлены в водохранилищах р. Волги, начиная с Куйбышевского (Минеева, 2021–2023), где лимитирующим фактором уровня развития планктонных

водорослей может быть азот (Forsberg et al., 1978), тогда как в водохранилищах Верхней Волги наблюдали лимитирование фосфором. Азотное лимитирование водорослей отмечено в 2011–2018 гг. также в Цимлянском водохранилище (Клещенков и др., 2019). Это могло быть причиной увеличения в суммарной биомассе фитопланктона Нижней Волги, водохранилищ р. Дона и ВДСК пропорции неазотфиксаторов.

Подавлять азотфиксацию могут высокие концентрации ионов аммония и сульфат-иона (Cole et al., 1986; Howarth et al., 1988; Blomqvist et al., 1994). Увеличение их содержания в воде приводит к подавлению молибдатов, участвующих в нитрогеназной активности, осуществляющей процесс азотфиксации, и нитратредуктазной активности, участвующей в ассимиляции нитратов. Соленость также ингибирует нитрогеназную активность (Moisander et al., 2002), поэтому при азотном лимитировании более подвержены воздействию солей азотфиксаторы по сравнению с неазотфиксаторами (Osburn et al., 2023). Этим можно объяснить увеличение долевого участия безгетероцистных цианобактерий в Нижней Волге и Камском водохранилище, где увеличена минерализация воды. Такой процесс особенно хорошо выражен в Цимлянском водохранилище, где скорости увеличения аммонификации и минерализации вод значительно опережают подобные события в волжских и камских водохранилищах.

Ионный состав и общая минерализация воды рек, прежде всего, зависят от их водного режима (Фадеев и др., 1989). Особенно чувствительны к колебаниям речного стока сульфаты (Скороход, Цыцарин, 1995). Увеличение их концентраций в средних и крупных реках может происходить за счет роста доли подземного стока в летне-осенний меженный период, чему способствует улучшение условий питания рек подземными более высокоминерализованными водами (Семенов, Семенова, 2003; Савичев, 2005). Повышение концентрации сульфатов отмечали в водохранилищах Верхней и Нижней Волги в 1970–1980-е годы (Былинкина и др., 1993; Тарасов, Бесчетнова, 1987; Законнова, Литвинов, 2005). Увеличение относительного содержания ионов SO_4^{2-} наблюдается в последние десятилетия в Цимлянском водохранилище (Пирумова, 2006). До конца 1980-х в этом водоеме доминировали виды из родов *Aphanizomenon*, *Microcysts* и *Dolichospermum* (= *Anabaena*). В начале XXI в. к ним присоединились нитчатые безгетероцистные цианобактерии планктотрихетового комплекса, прежде всего, *Planktothrix agardhii* – обычный обитатель мелководных эвтрофных и гипертрофных вод, тиофил, индикатор дефицита кислорода, биомасса которого достигает 80% суммарной (Голоколенова, 2018). В период наших исследований *P. agardhii* численно лидировал в Иваньковском (2016 г.) и

Куйбышевском (2016, 2017 гг.) водохранилищах, незарегулированной части Нижней Волги (2017 г.) и Воткинском водохранилище (2016 г.), где его относительная численность достигала 24, 37, 32 и 19% соответственно (табл. 5). В Цимлянском водохранилище в 2018 г. *P. agardhii* доминировал как по численности (до 71%), так и по биомассе (до 73%).

В летний период 2015–2017 гг. размер клеток фитопланктона уменьшался вниз по каскаду волжских водохранилищ, в предшествующие 1989–1991 гг. – наоборот, увеличивался. Это можно объяснить высокой представленностью в более минерализованных водах Нижней Волги крупнопанцирных солоновато-водных диатомовых, прежде всего, инвазийного вида *Actinocyclus normanii*. Последнее подтверждалось положительной связью с минерализацией воды размера клеток водорослей и видового богатства порядка *Thalassiosirales* (Корнева, 2015). Вселенец *A. normanii* в летний период 2015–2018 гг. доминировал только по биомассе в Рыбинском (15%) и Чебоксарском (17%) водохранилищах в 2017 г. (табл. 5). Во всех волжских водохранилищах прослеживалось снижение обилия этого вида. В частности, в Рыбинском водохранилище после первых находок и всплеска развития *A. normanii* в начале 1990-х годов в последующие десятилетия на фоне увеличения частоты встречаемости и расширения его местообитаний произошло снижение и стабилизация биомассы (Корнева и др., 2018б).

Размер пресноводного фитопланктона на уровне сообщества уменьшается (проявление доминирования *r*-стратегии) обычно при нарастании продуктивности вод (Охапкин, 2002; Корнева, 2015). Однако в экспериментальных работах показано, что увеличение доли в сообществе мелкоклеточных видов водорослей происходит на первых этапах повышения минерализации (Курейшевич и др., 2002). Уменьшение размера пресноводного фитопланктона объясняют также увеличением температуры воды и потеплением (правило Бергмана) (Zohary et al., 2021).

Значения численности и биомассы фитопланктона, полученные в период летних исследований водохранилищ Волги, Камы, ВДСК и Дона в 2015–2018 гг., не выходили за пределы предшествующих результатов (Кузьмин, 1974; 1978; Беляева, 2013, 2017; Горелов и др., 2014; Корнева, 2015; Голоколенова, 2018 и др.). Наименьшее обилие фитопланктона волжского каскада наблюдали в 2017 г., что могло быть связано со снижением показателя солнечной активности (число Вольфа) в ряду 2015, 2016 и 2017 гг.: 69.8, 39.8 и 21.8 соответственно. В волжских водохранилищах, в отличие от камских, значительна пропорция встречаемости биомассы, характерной для олиготрофных вод ($\leq 1 \text{ мг/л}$), которая увеличивалась от Верхней к Нижней Волге (рис. 6). Наибольшей трофикой

отличались водохранилища ВДСК (Береславское, Карповское) и р. Дона (Цимлянское), локализованных на юге РФ в аридной зоне. Среди них исключением было олиготрофное Варваровское водохранилище, расположенное на волжском склоне водораздела рек Волги и Дона. Высокая трофия Береславского и Карповского водохранилищ обусловлена влиянием вод, поступающих по донскому склону ВДСК из высокопродуктивного Цимлянского водохранилища.

Отрицательный тренд биомассы фитопланктона от верховий к низовью р. Волги хорошо согласовался с динамикой концентрации хлорофилла в воде (Минеева, и др., 2020а). В предшествующие 1969–1975 гг. (Кузьмин, 1974, 1978) и 1989–1991 гг. (Корнева, 2015) такого четкого снижения биомассы не наблюдали. Распределение фитопланктона характеризовалось подъемом биомассы в Иваньковском водохранилище, ее резким спадом в Угличском и обширным вторым пиком в водохранилищах Средней Волги. Во втором десятилетии XXI в. трофический статус Угличского водохранилища увеличился от мезотрофного до эвтрофного, что подтверждается и сведениями по концентрации растительных пигментов (Минеева и др., 2020а). В современных условиях зональность в распределении фитопланктона по продольному профилю водохранилищ волжского каскада стала проявляться не только в изменении показателей видового богатства и разнообразия, биомассы фитофлагеллят, безгетероцистных цианобактерий и размера клеток водорослей, но и суммарной реализованной биомассы. Это согласуется с постепенным увеличением от верховий к низовью поверхностного притока и стока, глубины, скорости течения и снижением боковой приточности (Поддубный, 2000). Современные изменения гидроморфометрических характеристик водохранилищ р. Волги выражены в увеличении скорости осадконакопления, спрямлении и размытии берегов (Законнов, Законнова, 2023). Это способствует уменьшению биотической дискретности и увеличению влияния континуальности гидрологических процессов, которые определяют организацию речных экосистем, чей водосборный бассейн расположен в нескольких физико-географических и климатических зонах (Жадин, 1940; Vannote et al., 1980). В последние десятилетия указанные процессы могут обуславливать снижение степени вариативности средней по акватории суммарной биомассы фитопланктона на русловых участках между водохранилищами. Подтверждением служит достоверное снижение дисперсии ее значений от 6 до 0.7 ($R^2 = 0.55$), начиная с 1970-х годов до настоящего времени. В 2010-е годы в 2–2.5 раза снизилась и степень вариабельности средней биомассы цианобактерий (Корнева и др., 2021). Несмотря на различия морфометрических и биопродукционных

характеристик водохранилищ р. Волги, соединенность их единым стоком поддерживает континуальность в изменении фитопланктона от верховий к низовью реки. В 1989–1991 гг. она выражалась в его флористической и ценотической непрерывности в пространстве (Корнева, 2015), а в 2010-е годы постепенно стала отражаться на распределении общей биомассы и соотношении систематических и функциональных групп.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительные исследования фитопланктона 15 водохранилищ рек Волги, Камы, Дона и ВДСК, а также незарегулированной части Нижней Волги летом 2015–2018 гг. показали, что в Волго-Камском каскаде вдоль продольного профиля в направлении от верхних к нижним водохранилищам снижается видовое богатство, разнообразие, размер клеток, общая биомасса фитопланктона и фитофлагеллят. Показатели размера клеток, богатства и разнообразия фитопланктона уменьшались также в водохранилищах аридной зоны. Обилие диазотрофов снижалось, а безгетероцистных цианобактерий увеличивалось по мере возрастания минерализации воды. Уменьшение дисперсии распределения общей биомассы фитопланктона и цианобактерий по продольному профилю водохранилищ волжского каскада свидетельствовало об усилении влияния гидрологической континуальности. Наибольшим трофическим уровнем отличались водохранилища р. Дон и ВДСК, расположенные на юге РФ в аридной зоне: Цимлянское, Береславское и Карповское. Основная часть водохранилищ р. Волги (от Иваньковского до Волгоградского) и р. Камы относились к водоемам мезотрофно-эвтрофного типа, а Саратовское, незарегулированная часть Нижней Волги и Варваровское водохранилище (ВДСК) – олиготрофного типа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность членам команды экспедиционного судна “Академик Топчиев” Института биологии внутренних вод РАН и всем коллегам – участникам длительных экспедиций за помощь в сборе материала и предоставленные гидрофизические данные.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках Госзадания № 124032100076-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Беляева П.Г. 2013. Видовой состав и структура фитопланктона Камского водохранилища // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. Вып. 3. С. 4.

- Беляева П.Г.* 2017. Структура фитопланктона Воткинского водохранилища в 2010–2016 гг. // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. Вып. 3. С. 257.
- Былинкина А.А., Калинина Л.А., Генкал Л.Ф. и др.* 1993. Гидрохимический режим Иваньковского водохранилища в 1984–1985 гг. // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 183.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Водохранилища мира. 1979. М.: Наука.
- Голоколенова Т.Б.* 2018. Фитопланктон Цимлянского водохранилища в 2013–2017 гг. // Матер. докл. IV Всерос. науч. конф. с междунар. участием (24–28 сентября 2018 г.) “Водоросли: проблемы таксономии, экологии, и использование в мониторинге”. СПб.: Реноме. С. 132.
- Горелов В.П., Голоколенова Т.Б., Шевлякова Т.П. и др.* 2014. Состояние кормовой базы Цимлянского водохранилища за период 2005–2013 гг. // Матер. междунар. науч. конф. “Рыбохозяйственные водоемы России: фундаментальные и прикладные исследования”. СПб.: Изд-во ФГБНУ ГосНИОРХ. С. 275.
- Гусева К.А.* 1956. Методы эколого-физиологического исследования водорослей // Жизнь пресных вод. Т. IV. Ч. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 122.
- Жадин В.И.* 1940. Fauna рек и водохранилищ. М.: Изд-во АН СССР.
- Законнов В.В., Законнова А.В.* 2023. Изменения гидроморфометрических характеристик водохранилищ Волги // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. IX Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Пермь, 25–28 мая 2023 г.). Пермь: Пермск. гос. нац. исслед. ун-т. Т. 1. С. 65.
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* 2005. Многолетняя изменчивость гидрохимических характеристик вод Главного плеса Рыбинского водохранилища // Современные проблемы исследований водохранилищ. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 93.
- Калинина С.Г.* 1987. Структурные и продукционные характеристики фитопланктона Цимлянского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 265. С. 54.
- Клещенков А.В., Филатова Т.Б., Герасюк В.С.* 2019. Гидрохимическая обстановка в Цимлянском водохранилище по результатам наблюдений 2011–2018 гг. // Научный альманах стран Причерноморья. Т. 19(3). С. 52.
<https://doi.org/10.23947/2414-1143-2019-19-3-52-60>
- Корнева Л.Г.* 1999. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самар. науч. центр. С. 89.
- Корнева Л.Г.* 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис... докт. биол. наук. СПб.: Ин-т озероведения РАН.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Корнева Л.Г.* 2023. Основные итоги исследования фитопланктона водохранилищ волжского бассейна: закономерности флоро- и ценогенеза // Российская ботаника в меняющемся мире: Тез. докл. XV Делегатского съезда Русского ботанического общества и конференции “Российская ботаника в меняющемся мире”, посвященной 300-летию Российской академии наук (г. Санкт-Петербург, 10–13 сентября 2023 г.). СПб.: Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. С. 43.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В.* 2018а. Фитопланктон пелагиали // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН. С. 110.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Митропольская И.В.* 2018б. Водоросли. Виды – вселенцы в экосистеме водохранилища // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН. С. 307.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Сиделев С.И. и др.* 2021. Экология и метаболическая активность цианобактерий крупных разнотипных равнинных водохранилищ Европейской части России // Вопр. современной альгологии. № 2(26). С. 29.
[https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2\(26\)-29-37](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2(26)-29-37)
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Кузьмин Г.В.* 1974. Современное состояние фитопланктона Волги // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги “Волга – 2”. Борок. С. 85.
- Курейшевич А.В., Морозова А.А., Шуляренко А.В. и др.* 2002. Минерализация воды как фактор, определяющий развитие фитопланктона и содержание в нем фотосинтезирующих пигментов // Гидробиол. журн. Т. 38. № 5. С. 32.
- Лапицкий И.И.* 1970. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище. Волгоград: Нижневолжск. книж. изд-во.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В.* 2014. Термический режим и продуктивность Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Вода: химия и экология. № 12. С. 108.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С.* 2020а. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040210>
- Минеева Н.М., Сигарева Л.Е., Тимофеева Н.А. и др.* 2020б. Растительные пигменты в воде и донных отложениях Цимлянского водохранилища // Биология внутр. вод. № 4. С. 364.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040130>
- Минеева Н.М., Степанова И.Э., 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>

- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э. и др.** 2022. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона Средней Волги // Биология внутр. вод. № 6. С. 640.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060158>
- Минеева Н.М., Поддубный С.А., Степанова И.Э. и др.** 2023. Абиотические факторы и их роль в развитии фитопланктона Нижней Волги // Биология внутр. вод. № 1 С. 53.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223010114>
- Охапкин А.Г.** 2002. Сукцессии фитопланктона при эвтрофировании и зарегулировании стока речных экосистем // Бот. журн. Т. 87(4). С. 84.
- Песенко Ю.А.** 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Пиругова Е.И.** 2006. Особенности пространственно-временных изменений минерализации и компонентов солевого состава воды р. Дон в нижнем течении: Автoref. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов-на-Дону: Ростов. гос. ун-т.
- Поддубный С.А.** 2000. Гидрологические условия формирования и повышения биологической продуктивности экосистем волжских водохранилищ: Дис. ... докт. геогр. наук. М.: Государственный ун-т по землеустройству.
- Поддубный С.А., Законнова А.В., Цветков А.И. и др.** 2023. Современный гидрологический режим волжских водохранилищ // Водн. ресурсы. Т. 50. № 3. С. 249.
- Пырина И.Л.** 2000. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. № 1. С. 37.
- Савичев О.Г.** 2005. Гидрохимический сток рек бассейна Средней Оби и его природно-антропогенная трансформация: Дис. ... докт. геогр. наук. Томск: Томск. политехн. ун-т.
- Семенов В.А., Семенова И.В.** 2003. Антропогенные и климатические изменения гидрологического и гидрохимического режимов рек бассейнов Верхней Оки // Метеорология и гидрология. № 10. С. 76.
- Скороход А.И., Цыцарин А.Г.** 1995. Изменение солевого состава Среднего и Южного Каспия за период инструментальных наблюдений // Водн. ресурсы. Т. 22. № 1. С. 101.
- Смирнов Н.П., Вайновский П.А., Титов Ю.Э.** 1993. О сопряженности межгодовых колебаний климата и параметров экосистемы водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоиздат. С. 20.
- Соловьева В.В., Корнева Л.Г., Макарова О.С.** 2019. Фитопланктон Камских водохранилищ в летний период 2016 года // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Тр. VII Все-рос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (30 мая–2 июня 2019 г., г. Пермь). Т. III. Управление водными ресурсами. Гидробиология и ихтиология. Вопросы гидрологии и геоэкологии (секция молодых ученых). Пермь: Пермск. гос. национал. исслед. ун-т. С. 70.
- Тарасов М.Н., Бесчетнова Э.И.** 1987. Гидрохимия Нижней Волги при зарегулировании стока (1935–1980 гг.) // Гидрохимические материалы. Т. CL. Л.: Гидрометеоиздат.
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2022. СПб.: Наукоемкие технологии.
- Фадеев В.В., Тарасов М.Н., Павелко В.Л.** 1989. Зависимость минерализации и ионного состава воды рек от их водного режима. Л.: Гидрометеоиздат.
- Фокина Л.Н., Смолянский М.С., Кучишина Н.В.** 2019. Гидрохимический мониторинг водохранилищ Волго-Донского судоходного канала за период 2016–2018 гг. // Экологическая, промышленная и энергетическая безопасность. Севастополь: Издво ФГАОУВО Севастопольск. гос. ун-та. С. 1688.
- Хоружая Т.А., Флик Е.** 2011. Пространственно-временные характеристики распределения соединений азота в Цимлянском водохранилище // Вода: химия и экология. № 10. С. 9.
- Шашуловский В.А., Мосияш С.С.** 2010. Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Тов-во науч. изданний КМК.
- Эдельштейн К.К.** 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: Геос.
- Blomqvist P., Pettersson A., Hyenstrand P.** 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non-nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems // Archiv für Hydrobiol. V. 132. № 2. P. 141.
- Climate change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York: Cambridge.
- Cole J.J., Howarth R.W., Nolan S.S. et al.** 1986. Sulfate inhibition of molybdate assimilation planktonic algae and bacteria: some implications for the aquatic nitrogen cycle // Biogeochemistry. V. 2. № 2. P. 179.
- Forsberg C., Ruding S.O., Claesson A. et al.** 1978. Water chemical analyses and/or algal assay? – Sewage effluent and polluted lake water studies // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen. V. 21. Iss. 1. P. 352.
<https://doi.org/10.1080/05384680.1978.11903977>
- Howarth R., Marino R., Cole J.** 1988. Nitrogen fixation in freshwater, estuarine, and marine ecosystems. 2. Biochemical controls // Limnol., Oceanogr. V. 33. № 4. Part 2. P. 688.
- Maavara T., Lauerwald R., Regnier P. et al.** 2017. Global perturbation of organic carbon cycling by river damming // Nature Commun. V. 8. e15347
<https://doi.org/10.1038/ncomms15347>
- Moisander P.H., McClinton E., Paerl H.W.** 2002. Salinity Effects on Growth, Photosynthetic Parameters, and Nitrogenase Activity in Estuarine Planktonic Cyanobacteria // Microbial Ecol. V. 43. P. 432.
<https://doi.org/10.1007/s00248-001-1044-2>

- Osburn F.S., Wagner N.D., Taylor R.B. et al.* 2023. The effects of salinity and N:P on N-rich toxins by both an N-fixing and non-N-fixing cyanobacteria // Limnol., Oceanogr. Letters. V. 8. P. 162.
<https://doi.org/10.1002/lo2.10234>
- Rivers of Europe. 2021. Amsterdam: Elsevier.
- Rücker J., Wiedner C., Zippel P.* 1997. Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekei* in eutrophic shallow lakes // Hydrobiologia. V. 342/343. P. 107.
- The Impact of Climate Change on European Lakes. Aquat. Ecol. Ser. 2010. Dordrecht: Springer V. 4.
<https://doi.org/10.1007/978-90-481-2945-4>
- Vannote R.L., Minchall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish and Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130.
- Wetzel R.* 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Acad. Press.
- Zevenboom W., Mur L.R.* 1980. N₂-fixing cyanobacteria: Why they do not become dominant in Dutch hypertrophic lakes // Hypertrophic ecosystems. Junk, den Haag. P. 123.
- Zohary T., Flaim G., Sommer U.* 2021. Temperature and the size of freshwater phytoplankton // Hydrobiologia. V. 848. P. 143.
<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04246-6>

Current State of Phytoplankton in the Volga, Kama, Don and Volga-Don Canal Reservoirs (Summer 2015–2018) under Conditions of the Changing Climate and Continuing Eutrophy

L. G. Korneva^{1,*}, V. V. Solovyova¹, O. S. Makarova¹

*¹Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

**e-mail: korneva@ibiw.ru*

In August 2015–2018, the phytoplankton of 15 reservoirs of the Volga, Kama, Don rivers, Volga-Don Canal, and the unregulated part of the Lower Volga was studied. A decrease in the species richness, diversity, cell size, total phytoplankton and phytoflagellates biomass in the Volga-Kama cascade was observed from the upper to the lower reaches of the regulated rivers. This reflected the zonation and hydrological continuity. The proportion of biomass of non-heterocystous cyanobacteria in the reservoirs increased with increasing salinity of their waters. The trophic state of the reservoirs was assessed based on the phytoplankton biomass value.

Keywords: phytoplankton, Volga, Kama, Volga-Don Canal and Don reservoirs, biomass, diversity, cell size, spatial distribution, trophic state