

ФИТОПЛАНКТОН,
ФИТОБЕНТОС, ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.583(28):581+556.551.4

БИОГЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ И ИХ РОЛЬ В РАЗВИТИИ ФИТОПЛАНКТОНА
ВОДОХРАНИЛИЩ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

© 2021 г. Н. М. Минеева^а, *, И. Э. Степанова^а, И. В. Семадени^а

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

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 20.11.2019 г.

После доработки 24.12.2019 г.

Принята к публикации 28.01.2020 г.

Исследовано содержание Хл *a* и биогенные элементы в водохранилищах Верхней Волги в летний период 2015–2018 гг. При типичном для летнего максимума фитопланктона содержании Хл *a* (от 19.9 ± 3.9 до 48.0 ± 12.0 мкг/л) водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа, только в прохладном 2017 г. Рыбинское водохранилище характеризовалось как мезотрофное (10.3 ± 4.7 мкг/л). Содержание биогенных элементов (БЭ) (0.71 ± 0.06 – 1.54 ± 0.07 мг/л $N_{\text{общ}}$ и 51 ± 12 – 106 ± 3 мкг/л $P_{\text{общ}}$) также отражает эвтрофный статус водохранилищ Верхней Волги. Средние величины $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ (11–16) указывают на отсутствие биогенного лимитирования фитопланктона, лишь в Рыбинском (2015, 2016 гг.) и Ивановском (2015 г.) водохранилищах отмечен дефицит БЭ. В большинстве случаев между содержанием Хл *a* и БЭ получены невысокие коэффициенты корреляции ($r < 0.7$), свидетельствующие о сложном и многокомпонентном влиянии БЭ на фитопланктон. Множественный корреляционный анализ подтверждает высокую значимость гидрологических условий для развития автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги.

Ключевые слова: хлорофилл, факторы среды, биогенные элементы, водохранилища Верхней Волги

DOI: 10.31857/S0320965221010095

ВВЕДЕНИЕ

Водоохранилища Верхней Волги относятся к объектам многолетних экологических исследований, успешное проведение которых обеспечивается использованием интегральных количественных биологических характеристик, обладающих индикаторными свойствами. Фотосинтетические пигменты служат таким индикатором для фитопланктона – основного продуцента автотонного органического вещества в экосистеме волжских водохранилищ, играющего ключевую роль в трансформации вещества и энергии. К основным факторам развития и функционирования фитопланктона относится обеспеченность клеток элементами минерального питания. Изучение влияния БЭ на развитие водорослей стало центральной

темой лимнологии в последней четверти XX в. в связи с усилившимся вниманием к эвтрофированию водоемов. Многочисленные исследования на разнотипных озерах позволили получить эмпирические связи содержания Хл *a* (биомассы фитопланктона) с концентрациями фосфора и азота. Ставшие классическими работы этого направления (Eutrophication..., 1982; Vollenweider, 1979 и др.) широко цитируются в современных публикациях (Минеева, 2004; Palsson, Graneli, 2004; Søndergaard et al., 2017 и др.). Содержание БЭ служит фактором, определяющим трофию водоема, и вместе с содержанием Хл *a* относится к маркерам трофического статуса (см. сводку: Китаев, 2007). Новая волна интереса к влиянию БЭ на развитие водорослей возникла при анализе изменений, происходящих в водных экосистемах в условиях глобального потепления, которое проявляется в увеличении приземной температуры воздуха и температуры воды водоемов (Второй..., 2014). Само повышение температуры считается эвтрофирующим фактором, способствующим росту внутренней фосфорной нагрузки, а также более обильной и продолжительной вегетации цианопрокариот (Jeppesen et al., 2005). С потеплением связывают изменения структуры сообществ и скоро-

Сокращения: Хл *a* – хлорофилл *a*; Хл_{С_{уан}} – хлорофилл *a* цианопрокариот; Хл_{Вас} – хлорофилл *a* диатомовых водорослей; Хл_{С_{hl}} – хлорофилл *a* зеленых водорослей; БЭ – биогенные элементы; $N_{\text{общ}}$ – общий азот; $P_{\text{общ}}$ – общий фосфор; $N\text{-NO}_3^-$ – азот нитратов; $P\text{-PO}_4^{3-}$ – фосфор фосфатов; $h_{\text{ср}}$ – средняя глубина водохранилища; S_1 – площадь водохранилища; S_2 – площадь водосборного бассейна; $K_{\text{вод}}$ – коэффициент водообмена; r – коэффициент корреляции; R^2 – коэффициент детерминации; C_v – коэффициент вариации; t – критерий Стьюдента.

сти метаболизма планктона, изменение режима стратификации и потока питательных веществ, расширение бескислородной зоны (Hallstan et al., 2013; Lewandowska et al., 2014; Xiao et al., 2018). Вариации трофического статуса под влиянием глобальных и региональных факторов выявлены для водоемов, на которых проводят многолетние наблюдения: Нарочанские озера (Zhukova, 2013), Рыбинское водохранилище (Минеева, 2016; Структура..., 2018). Изучение фотосинтетических пигментов и содержания БЭ в воде водохранилищ Верхней Волги ведется на протяжении нескольких десятилетий (Пырина, 2000; Экологические..., 2001; Минеева, 2004, 2016; Stepanova, Bikbulatova, 2016; Степанова, 2018; Структура..., 2018; Mineeva, 2019). К настоящему времени накоплены обширные материалы, которые дают представление о состоянии и развитии их экосистем и демонстрируют стабильный трофический статус Ивановского водохранилища, повышение трофии Угличского и ее циклические изменения в Рыбинском. Однако исследования связи продуктивности фитопланктона с БЭ единичны (Минеева, Разгулин, 1995; Минеева, 2004; Степанова и др., 2012; Структура..., 2018). Данное обстоятельство определило цель настоящей работы как анализ взаимосвязи между содержанием Хл *a* и БЭ в крупных перемешиваемых водохранилищах Верхней Волги в современных условиях глобальных климатических изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе использованы материалы полевых наблюдений на 26 станциях Ивановского, Угличского и Рыбинского водохранилищ в августе 2015–2018 гг. (рис. 1). Хл *a* определяли в интегральных (0 м–дно) пробах воды флуоресцентным методом (Гольд и др., 1986), который позволяет оценивать суммарное количество Хл ($\Sigma\text{Хл}$) по его содержанию у основных представителей пресноводного фитопланктона – синезеленых (цианопрокариот), диатомовых и зеленых водорослей (Хл_{С_{yan}}, Хл_{В_{ac}}, Хл_{С_{hl}} соответственно). Анализ БЭ выполняли в пробах воды из верхнего 0.5-метрового слоя. Определение неорганических форм азота и фосфора проводили стандартными методами (Семенов, 1977), $N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ – после предварительного окисления органических фракций персульфатом калия соответственно до нитратов и ортофосфатов (Бикбулатов, 1974; Гапеева и др., 1984). При статистической обработке данных – расчете средних показателей, их погрешностей, C_v , r и R^2 , уравнений регрессии, проведения факторного анализа и построения графиков использовали стандартные программные пакеты для персонального компьютера.

Водохранилища Верхней Волги – крупные относительно мелководные водоемы, расположенные между 56°51' и 58°22' с.ш., 35°55' и 38°25' в.д. в лесной зоне в подзонах от хвойно-широколиственных лесов до южной тайги, представляют собой головную часть волжского каскада. Русловые Ивановское и Угличское водохранилища характеризуются сезонным регулированием стока и высокой интенсивностью водообмена (10.6 и 10.1 год⁻¹), озеровидное Рыбинское – многолетним регулированием стока и замедленным водообменом (1.9 год⁻¹) (Экологические..., 2001). Водохранилища различаются по морфометрическим и гидрологическим параметрам (табл. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Годы наблюдения, которые в многолетнем ряду характеризовались как теплые, различались региональными погодными условиями с количеством осадков от ~97% нормы в 2015 г. до 135% нормы в 2017 г. В августе 2015 и 2018 гг. преобладали ясные и малооблачные дни, в 2016 и 2017 гг. – пасмурная погода (Доклад..., 2016, 2017, 2018, 2019). Уровень двух верхних водохранилищ менялся незначительно, а в Рыбинском водохранилище был минимальным в 2015 г., высоким в 2016 и 2017 гг. и более низким в 2018 г. (соответственно 100.32, 101.15, 101.63 и 100.93 м БС в среднем за май–октябрь)¹. Средняя за эти месяцы температура воздуха в районе Рыбинского водохранилища в 2017 г. (12.1°C) была значительно ниже по сравнению с тремя остальными годами (13.5–14.6°C)². Однако в августе 2017 г. прогрев водной толщи достиг обычных значений, а более низкая температура отмечена в 2015 г. В целом температура воды была выше средних многолетних показателей для августа (Экологические..., 2001) Прозрачность и цветность воды характеризовались типичными для водохранилищ величинами, лишь в дождливом 2017 г. цветность была высокой (табл. 1). Коэффициенты вариации не превышали 23% для температуры, 35% для прозрачности воды и 46% для цветности. Эти показатели наиболее изменчивы в Ивановском водохранилище.

Концентрации БЭ в водохранилищах Верхней Волги изменялись в близких пределах. Среднее содержание $N\text{-NO}_3^-$ составляло 0.01–0.14 мг/л, было минимальным в 2015 г. и лишь в Рыбинском водохранилище в 2018 г. увеличивалась до 0.30 мг/л. Пониженное количество $N_{\text{общ}}$ повсеместно отмечено в 2017 г., самое высокое – в Ивановском и Угличском водохранилищах в 2018 г. (табл. 1). В двух верхних водохранилищах ~90% значений рав-

¹ Данные сайта РусГидро <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/?date>.

² Данные архива погоды с сайта <https://rp5.ru>.

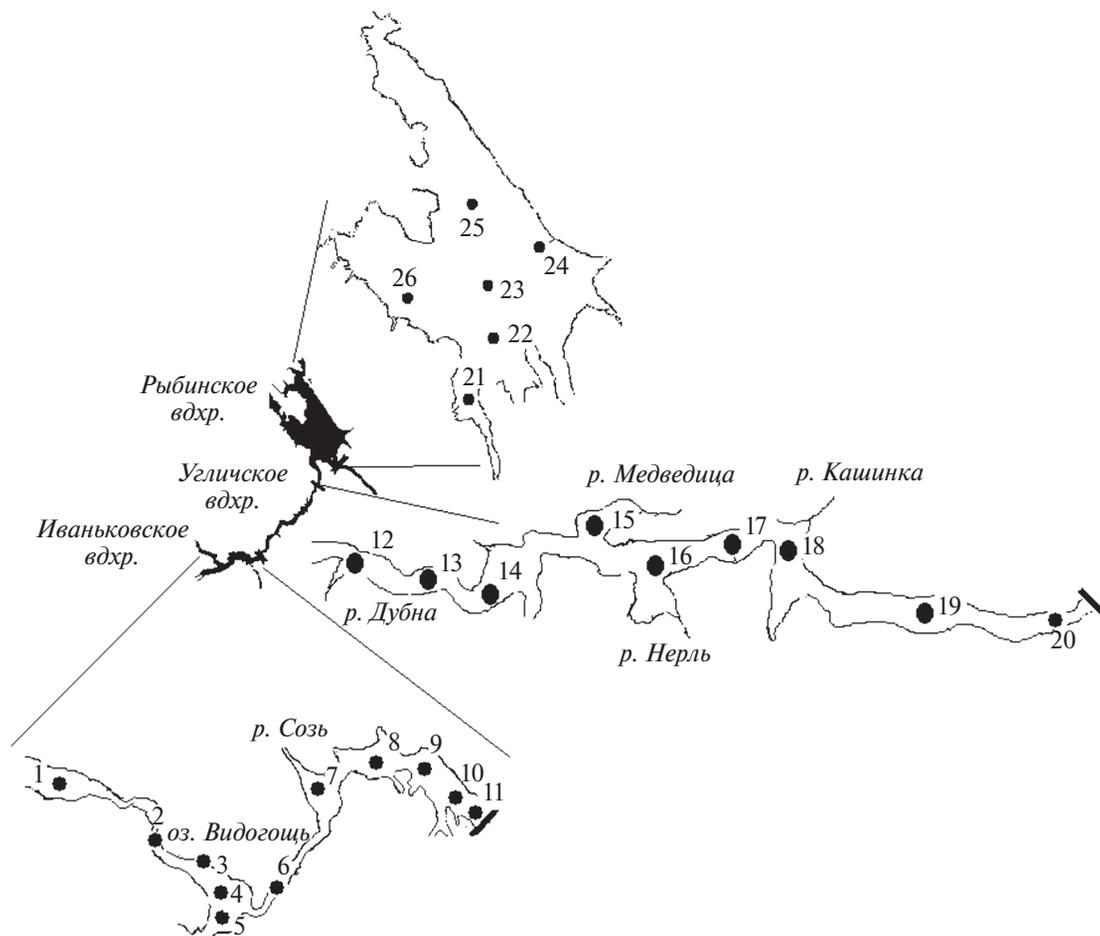


Рис. 1. Карта-схема водохранилищ Верхней Волги. 1–26 (●) – номера станций.

нялись 1–2 мг/л, в Рыбинском в одинаковых пропорциях представлены величины 0.5–1 и 1–2 мг/л (рис. 2). В отдельные периоды по акватории каждого водохранилища концентрации $N_{\text{общ}}$ различались не более чем вдвое. Лишь за счет максимальной величины 4.1 мг/л в Волжском плесе Иваньковского водохранилища в 2015 г. и минимальной 0.59 мг/л в устье р. Дубна (Угличское водохранилище в 2017 г.) различия возрастали. Среднее содержание $N_{\text{общ}}$, которое незначительно менялось в двух верхних водохранилищах, снижалось от Иваньковского водохранилища к Рыбинскому, причем в 2017 и 2018 гг. существенно, в 1.6–1.9 раза (табл. 1). Средняя концентрация $P-PO_4^{3-}$ в Иваньковском и Угличском водохранилищах увеличивалась от 27 мкг/л в 2015 г. до 40–63 мкг/л в остальные годы, а в Рыбинском во все сроки составляла 30–40 мкг/л. Предельные концентрации $P_{\text{общ}}$ в каждом водохранилище в основном различались в 1.2–2.5 раза. Лишь в двух случаях (2016 г. в Рыбинском и 2017 г. в Иваньковском) при низкой (~30 мкг/л) концентрации на

одной из станций разница увеличивалась до 3–5-кратной. Более 60% величин $P_{\text{общ}}$ в Иваньковском и Угличском и 45% в Рыбинском водохранилище ограничены диапазоном 50–100 мкг/л, треть величин превышает 100 мкг/л. В Рыбинском водохранилище часто встречаются и более низкие значения (рис. 2). Средняя концентрация $P_{\text{общ}}$ в Иваньковском и Угличском водохранилищах во все года изменялась от 80 до 110 мкг/л, в Рыбинском она увеличивалась в 2015 г. и снижалась в августе остальных лет, причем в 2016 г. существенно (табл. 1). Отношение $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ в каждом водохранилище колебалось от минимальных величин 5–8 (по массе) до максимальных 30–57. В Иваньковском и Угличском водохранилищах преобладали величины 10–15, в Рыбинском равными пропорциями представлен весь их диапазон от <10 до >15. Среднее отношение $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ в основном менялось в пределах 11–18, а в Рыбинском водохранилище снижалось до 8 в 2015 г. и возрастало до 25 в 2016 г. (табл. 1). Судя по коэффициентам вариации (16–29%), изменчивость

Таблица 1. Морфометрические характеристики водохранилищ Верхней Волги (h_{cp} – средняя глубина, S_1 – площадь акватории, S_2 – площадь водосборного бассейна по: (Экологические..., 2001)) и абиотические условия в период исследования

Год	Температура, °С	Прозрачность, м	Цветность, град	$N_{общ}$, мг/л	$P_{общ}$, мкг/л	$N_{общ}/P_{общ}$, мг/мг
Иваньковское вдхр. (h_{cp} 3.4 м, S_1 327 км ² , S_2 41000 км ²)						
2015	21.5 ± 1.4 (12)	1.1 ± 0.02 (17)	39 ± 4 (34)	1.35 ± 0.31 (68)	76 ± 7 (27)	18 ± 4
2016	22.8 ± 1.4 (11)	0.8 ± 0.02 (35)	60 ± 6 (33)	1.33 ± 0.08 (17)	95 ± 5 (16)	14 ± 1
2017	22.3 ± 0.6 (22)	0.9 ± 0.02 (21)	70 ± 4 (18)	1.11 ± 0.12 (33)	90 ± 10 (34)	14 ± 2
2018	22.6 ± 0.2 (23)	0.9 ± 0.03 (33)	55 ± 8 (46)	1.54 ± 0.07 (17)	95 ± 6 (23)	16 ± 1
Угличское вдхр. (h_{cp} 5.0 м, S_1 249 км ² , S_2 60022 км ²)						
2015	20.9 ± 0.3 (4)	0.8 ± 0.02 (18)	43 ± 1 (6)	1.15 ± 0.07 (16)	92 ± 5 (17)	13 ± 1
2016	23.7 ± 0.2 (2)	0.8 ± 0.01 (13)	43 ± 1 (6)	1.26 ± 0.04 (8)	106 ± 3 (7)	12 ± 1
2017	21.7 ± 0.2 (2)	0.9 ± 0.01 (8)	69 ± 3 (13)	1.11 ± 0.12 (29)	85 ± 3 (10)	13 ± 2
2018	23.1 ± 0.1 (2)	0.9 ± 0.02 (18)	48 ± 3 (14)	1.50 ± 0.10 (19)	90 ± 6 (19)	17 ± 2
Рыбинское вдхр. (h_{cp} 5.6 м, S_1 4550 км ² , S_2 150500 км ²)						
2015	16.6 ± 0.4 (5)	0.8 ± 0.01 (5)	43 ± 2 (10)	1.08 ± 0.06 (12)	146 ± 9 (14)	8 ± 1
2016	20.2 ± 0.2 (1)	0.8 ± 0.02 (11)	46 ± 4 (17)	1.15 ± 0.09 (17)	51 ± 12 (50)	26 ± 5
2017	17.7 ± 0.2 (2)	1.1 ± 0.02 (9)	77 ± 4 (11)	0.71 ± 0.06 (20)	71 ± 9 (28)	11 ± 2
2018	19.9 ± 0.1 (1)	1.1 ± 0.01 (7)	57 ± 2 (9)	0.82 ± 0.07 (18)	68 ± 9 (28)	13 ± 3

Примечание. $N_{общ}$ – общий азот; $P_{общ}$ – общий фосфор. Здесь и в табл. 2 даны средние величины со стандартной ошибкой, в скобках коэффициент вариации, %.

концентраций $N_{общ}$, $P_{общ}$ и их соотношения в водохранилищах Верхней Волги невелика. Лишь для $P_{общ}$ в Рыбинском водохранилище, а также $N_{общ}/P_{общ}$ в Рыбинском и Иваньковском водохранилищах она увеличивается до умеренной (C_v 50–66%).

Содержание Хл *a* в Иваньковском водохранилище в разные годы варьировало от минимальных 7–9 мкг/л до максимальных 49–172 мкг/л, в Угличском водохранилище от 10–16 до 31–72 мкг/л, в Рыбинском водохранилище – от 2 до 30 мкг/л в 2017 г. и от 9–19 до 29–37 мкг/л в остальные годы (рис. 2). Распределение фитопланктона (Хл *a*) по акватории водохранилищ в большинстве случаев характеризовалось умеренной степенью неоднородности ($C_v < 70\%$), лишь в Иваньковском (2016, 2018 гг.) и в Рыбинском (2017 г.) водохранилищах оно было более дискретным ($C_v = 87–100\%$). Во всех водохранилищах прослеживались межгодовые различия Хл *a*, среднее содержание которого менялось от минимальных 10.3–19.9 мкг/л до максимальных 27.7–48.0 мкг/л. Самая низкая величина, полученная в 2015 г. в Иваньковском водохранилище и в 2017 г. в двух других, достоверно отличалась от показателей остальных лет ($t = 1.9–6.3$). Различия были незначимы для величин, полученных в 2016 и 2018 гг. в Угличском водохранилище, а также в 2015 и 2018 гг. в Рыбинском. В суммарном фонде Хл *a* в основном преобладал Хл_{Суп} (рис. 2, табл. 2), средний вклад которого составлял 53–92% в Рыбинском водохранилище, 40–85% в Угличском и 28–67% в Иваньковском. Минимальные величины повсеместно отмечены летом

прохладного 2017 г. Средняя доля Хл_{бас} изменялась в пределах 6–40, 10–55 и 25–60% соответственно при максимальной в августе 2017 г. Доля Хл_{Сн1} составляла 1–6% ΣХл в Рыбинском и Угличском водохранилищах и увеличивается до 9–10% в Иваньковском.

Теснота и направленность связи содержания Хл *a* и БЭ менялась в разные годы (рис. 3). Парный корреляционный анализ показывает, что чаще всего Хл *a* достоверно коррелировал с $P_{общ}$ и $P-PO_4^{3-}$ (в 9 случаях из 12), $N_{общ}$, $N-NO_3^-$, и отношением $N_{общ}/P_{общ}$ (по 6 случаев). Наиболее тесно ($r > 0.70$) в Иваньковском водохранилище он связан с цветностью, $N_{общ}$ и отношением $N_{общ}/P_{общ}$ (2016 г.), в Угличском – с $N_{общ}/P_{общ}$ (2016 г.), $P-PO_4^{3-}$ (2017 г.) и цветностью (2018 г.), в Рыбинском – с содержанием $N-NO_3^-$, $P-PO_4^{3-}$ (2017 г.) и прозрачностью (2018 г.). По совокупности четырехлетних данных в каждом водохранилище выявлена лишь умеренная связь содержания Хл *a* с абиотическими факторами, включая БЭ ($r = 0.30–0.70$), а корреляционный граф выглядит сходным (рис. 3д). Во всех водохранилищах фитопланктон оказывает отрицательное влияние на прозрачность воды. В Рыбинском и Угличском водохранилищах содержание Хл *a* прямо зависит от температуры и отношения $N_{общ}/P_{общ}$, в Рыбинском – от концентрации $N_{общ}$, в Иваньковском отмечена обратная зависимость от глубины станции.

Множественный корреляционный анализ показывает, что влияние БЭ объясняет невысокую

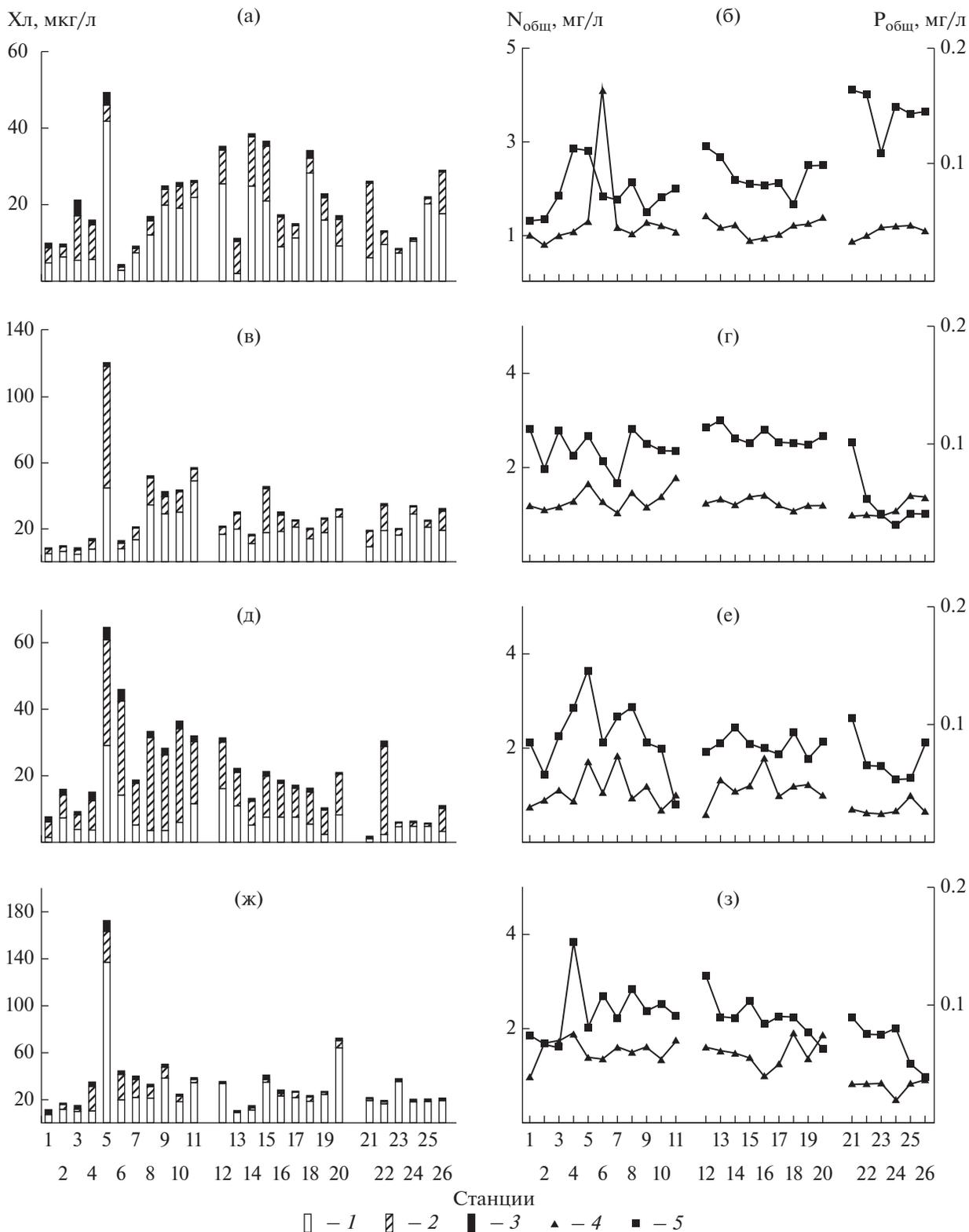


Рис. 2. Содержание Хл а (а, в, д, ж) и БЭ (б, г, е, з) в Иваньковском (ст. 1–11), Угличском (ст. 12–20) и Рыбинском (ст. 21–26) водохранилищах в 2015 (а, б), 2016 (в, г), 2017 (д, е), 2018 (ж, з) годах. 1 – Хл_{Суап}, 2 – Хл_{Вас}, 3 – Хл_{Chl}, 4 – N_{общ}, 5 – P_{общ}.

Таблица 2. Содержание суммарного Хл *a* и хлорофилла основных отделов водорослей в водохранилищах Верхней Волги

Водохранилище	Год	Суммарный Хл <i>a</i> , мкг/л	Хл _{С_уан}		Хл _{В_{ас}}		Хл _{С_{hl}}	
			мкг/л	%	мкг/л	%	мкг/л	%
Иваньковское	2015	19.9 ± 3.9 (69)	15.9 ± 4.6	59.0 ± 7.4	7.6 ± 3.4	27.3 ± 5.2	4.7 ± 3.8	9.3 ± 3.4
	2016	32.2 ± 8.8 (95)	19.7 ± 4.5	51.8 ± 6.9	17.2 ± 7.3	30.0 ± 4.1	5.3 ± 4.5	6.9 ± 3.1
	2017	28.1 ± 4.7 (58)	11.6 ± 4.1	27.6 ± 3.6	18.2 ± 2.9	59.6 ± 5.5	4.7 ± 2.8	10.1 ± 2.3
	2018	48.0 ± 12.0 (87)	34.1 ± 10.2	66.8 ± 5.0	10.9 ± 2.4	25.1 ± 4.8	2.9 ± 0.5	9.3 ± 2.5
Угличское	2015	25.3 ± 4.1 (42)	16.6 ± 3.5	61.8 ± 7.2	8.0 ± 1.4	34.9 ± 6.9	0.8 ± 0.1	3.4 ± 0.6
	2016	27.6 ± 3.3 (30)	18.2 ± 1.7	68.3 ± 5.1	8.6 ± 2.7	29.0 ± 4.9	0.8 ± 0.2	2.8 ± 0.5
	2017	19.0 ± 2.3 (32)	7.9 ± 1.5	39.9 ± 3.4	10.2 ± 0.9	55.3 ± 3.2	0.9 ± 0.1	4.8 ± 0.6
	2018	30.3 ± 7.0 (60)	26.5 ± 6.4	85.1 ± 3.0	2.6 ± 0.6	9.5 ± 2.1	1.5 ± 0.3	6.1 ± 1.2
Рыбинское	2015	18.4 ± 3.9 (46)	12.1 ± 2.6	72.0 ± 11.6	6.2 ± 3.4	27.4 ± 11.5	0.1 ± 0.1	0.6 ± 0.2
	2016	27.7 ± 3.2 (25)	19.0 ± 2.9	68.0 ± 7.7	8.1 ± 2.2	29.7 ± 7.4	0.7 ± 0.2	2.3 ± 0.5
	2017	10.3 ± 4.7 (100)	3.5 ± 0.7	53.4 ± 13.7	6.2 ± 4.7	40.0 ± 13.7	0.6 ± 0.2	6.6 ± 0.9
	2018	22.6 ± 3.2 (31)	21.1 ± 3.3	92.4 ± 2.7	1.3 ± 0.4	6.4 ± 2.4	0.3 ± 0.0	1.6 ± 0.3

долю вариации суммарного Хл *a*: 14% в Иваньковском водохранилище, 34% в Угличском и 25% в Рыбинском, а также соответственно 21, 12 и 46% вариации Хл_{С_уан}, 13, 27 и 23% вариации Хл_{В_{ас}}. Значимые коэффициенты регрессии ($t > 1.96$) получены только для $N_{\text{общ}}$, $P_{\text{общ}}$ и их соотношения в Угличском водохранилище. При введении в регрессионную модель температуры, прозрачности, цветности воды и глубины станции коэффициен-

ты детерминации увеличиваются. С совокупностью всех рассматриваемых переменных связан 48% вариации суммарного Хл *a* в Иваньковском водохранилище, 57% в Угличском и 59% в Рыбинском, а также соответственно 54, 63 и 69% вариации Хл_{С_уан}, 30, 26 и 52% вариации Хл_{В_{ас}}. Коэффициенты регрессии значимы для температуры и прозрачности воды в Угличском водохранилище,

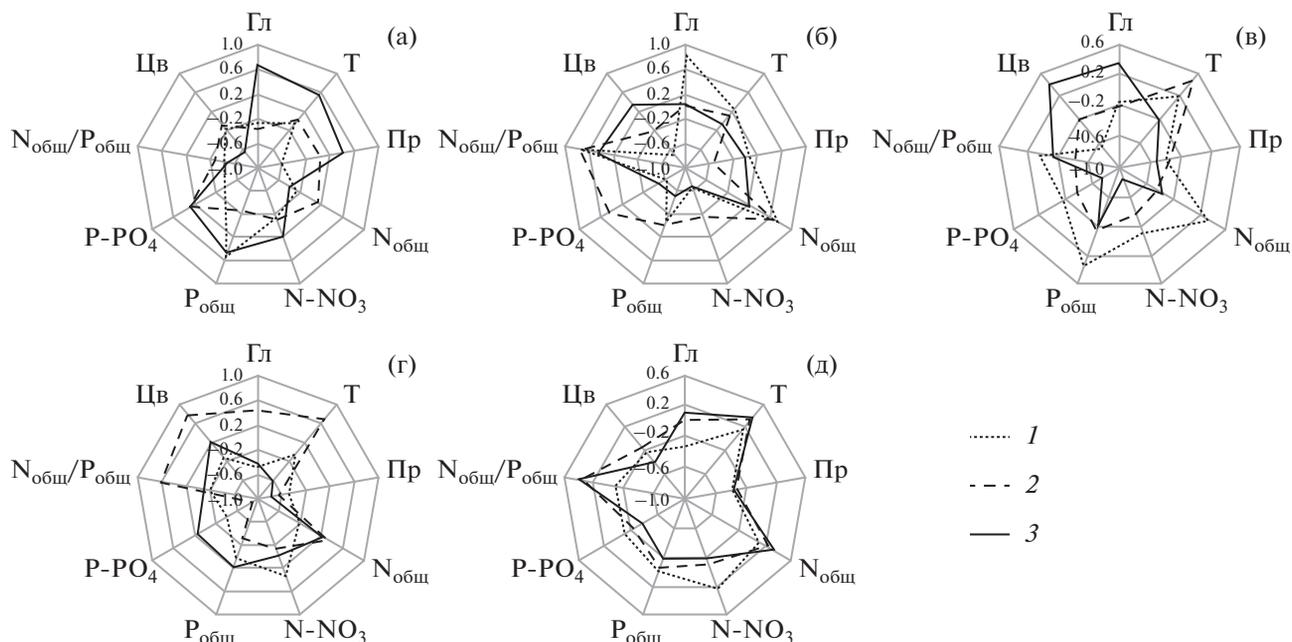


Рис. 3. Коэффициенты корреляции Хл *a* с факторами среды в Иваньковском (1), Угличском (2) и Рыбинском (3) водохранилищах в 2015–2018 гг. (а–г, соответственно) и за весь период наблюдения (д). (Гл – глубина станций, Т – температура воды, Пр – прозрачность, Цв – цветность).

Таблица 3. Факторные нагрузки (абсолютные величины) содержания хлорофилла и абиотических параметров водохранилищ Верхней Волги по данным факторного анализа

Показатель	Суммарный Хл <i>a</i>			Хл _{Суап}			Хл _{Вас}		
	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 1	фактор 2	фактор 3	фактор 1	фактор 2	фактор 3
Хлорофилл	0.39	0.22	0.72	0.21	0.21	0.83	0.57	0.04	0.53
S_1	0.98	0.00	0.19	0.99	0.02	0.13	0.98	0.01	0.03
S_2	0.95	0.03	0.22	0.97	0.00	0.15	0.98	0.03	0.08
S_1/h_{cp}	0.98	0.01	0.18	0.99	0.02	0.13	0.98	0.01	0.02
S_2/S_1	0.85	0.09	0.06	0.84	0.08	0.04	0.78	0.04	0.10
$K_{вод}$	0.97	0.01	0.20	0.98	0.01	0.14	0.98	0.02	0.05
Глубина станции	0.57	0.35	0.57	0.59	0.40	0.51	0.70	0.41	0.21
Температура воды	0.66	0.63	0.20	0.67	0.61	0.21	0.69	0.62	0.02
Прозрачность	0.51	0.31	0.61	0.56	0.38	0.46	0.72	0.35	0.19
Цветность	0.10	0.00	0.73	0.05	0.06	0.78	0.12	0.02	0.94
$N_{общ}$	0.58	0.15	0.74	0.62	0.07	0.72	0.78	0.10	0.50
$P_{общ}$	0.08	0.90	0.37	0.11	0.93	0.26	0.20	0.92	0.23
$N_{общ}/P_{общ}$	0.07	0.91	0.32	0.03	0.87	0.38	0.05	0.88	0.30

Примечание. Отбор факторов проведен с помощью критерия Кайзера (Kaiser, 1960).

прозрачности, цветности, содержания минеральных форм азота и фосфора в Иваньковском.

Если рассматривать три водохранилища как единую систему, то, используя многомерную статистику, можно выделить три ведущих фактора, которые объединяют разные характеристики водохранилищ и включают >80% общей дисперсии. Величины факторных нагрузок >0.70 свидетельствуют о том, что с фактором 1 тесно связаны показатели открытости, площади водоемов и водосборных бассейна, показатели удельного водосбора и коэффициенты условного водообмена. Для Хл_{Вас} в этот перечень добавляется прозрачность и $N_{общ}$. Фактор 2 отражает влияние $P_{общ}$ и отношения $N_{общ}/P_{общ}$. С фактором 3 тесно коррелируют цветность, содержание суммарного Хл *a* и Хл_{Суап}, а для всего автотрофного планктона и цианопрокариот – $N_{общ}$ (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Водоохранилища Верхней Волги расположены в пределах одной географической зоны, что определяет сходство климатических условий и природных особенностей водосборного бассейна. Исходя из этого, можно предполагать, что существенное влияние на динамику фитопланктона и режим БЭ оказывают региональные факторы и внутриводоемные процессы, которые, вероятно, должны различаться вследствие различной антропогенной нагрузки, морфометрических и гидрологических особенностей водохранилищ, а также в зависимости от погодных условий в годы исследо-

вания. Судя по невысоким коэффициентам вариации температуры, прозрачности, цветности воды и содержания БЭ, в периоды наблюдения фитопланктон водохранилищ развивался при стабильных термических и гидрооптических и гидрохимических условиях. Межгодовые изменения температуры обусловлены региональными климатическими особенностями. Повышенная цветность в 2017 г. связана с максимальным за годы наблюдения летним количеством осадков, составившим 135% нормы (Доклад..., 2018) и повлекшим вынос с водосборной площади окрашенных органических веществ.

Содержание Хл *a*, которое меняется в широком диапазоне, в целом типично для летнего максимума фитопланктона Верхней Волги (Минеева, 2016; Экологические..., 2001; Mineeva, 2019). Неравномерное распределение по акватории водоемов обусловлено повышенными концентрациями пигмента на локальных участках: в Иваньковском водохранилище – в Шошинском плесе и нижней части; в Угличском водохранилище – на среднем участке, принимающем воды притоков – рек Медведица, Нерль, Кашинка и/или в верхней части, куда поступают воды из Иваньковского водохранилища; в Рыбинском водохранилище в штилевую погоду – на центральных станциях Главного плеса. По среднему содержанию Хл *a* водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа и только Рыбинское водохранилище в прохладном 2017 г. характеризовалось как мезотрофное.

В годы с разными температурными условиями отмечены существенные различия таксономического состава фитопланктона, косвенное представление о котором дают данные по содержанию Хл *a* основных отделов водорослей. При смешанном составе альгоценозов, типичном для волжских водохранилищ, в летнем планктоне обычно преобладают цианопрокариоты. В последние годы в условиях глобального потепления наблюдается увеличение их обилия и продолжительности вегетации в Рыбинском водохранилище (Корнева, 2015; Минеева, 2016). Хлорофилл этой группы водорослей преобладал в фонде Хл *a* в 2015, 2016 и 2018 гг., уступив лидирующее положение Хл_{Вас} в прохладном 2017 г.

Содержание основных БЭ в водохранилищах Верхней Волги, как и в предыдущие годы (Экологические..., 2001; Структура..., 2018), характеризуется высокими величинами, которые типичны для эвтрофных водоемов. Концентрации минеральных форм азота и фосфора превосходят порог, необходимый для развития водорослей (Reynolds, 2012). При небольшой вариабельности общих и минеральных форм БЭ в отдельные сроки наблюдения, фитопланктон на всей акватории водохранилищ в достаточной степени должен быть обеспечен минеральным питанием.

При анализе связи между содержанием Хл *a* и БЭ в полимиктических водоемах используют эмпирические уравнения, рассчитанные для летних показателей в исходном или логарифмическом виде (см. сводку: Китаев, 2007) и отражающие стохастические связи между основными параметрами качества воды. Однако универсальные зависимости, которые, как правило, получены при крупномасштабных обобщениях (Eutrophication..., 1982), в конкретных случаях могут не проявляться. Последнее обусловлено спецификой водоемов, определяющим влиянием других факторов, наличием “шумов” и помех, вероятной сменой лимитирующего БЭ в течение сезона, сезонной сукцессией фитопланктона (Жукова, 2001). Такие связи менее выражены и редко значимы для водохранилищ – переходных от речного к озерному типу экосистем, которые, как и реки (Vannote et al., 1980), не испытывают дефицита БЭ.

Характер зависимости Хл *a* от содержания БЭ может меняться в течение вегетационного сезона (Нао et al., 2014). Согласно предыдущим исследованиям на Рыбинском водохранилище, связь между ними прослеживалась лишь в отдельные периоды наблюдения и чаще всего была лишь умеренной (Минеева, Разгулин, 1995; Степанова и др., 2012; Структура..., 2018). В настоящей работе для водохранилищ Верхней Волги также получены невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и БЭ. После логарифмического преобразования данных теснота связи лишь незначительно

увеличилась в Ивановском водохранилище, стала ниже в Угличском и не изменилась в Рыбинском (во всех случаях $R^2 \leq 0.1$).

Характер связи Хл *a* с содержанием БЭ менялся в разные годы. Отрицательная корреляция, свидетельствующая о потреблении минеральных форм азота и фосфора, выявлена в 2016 и 2017 гг. в Рыбинском и Ивановском водохранилищах, минерального фосфора – в 2018 г. в Угличском. Предположительный дефицит фосфора (положительная корреляция с Хл *a*) отмечен в 2015 г. в Рыбинском и Ивановском водохранилищах, дефицит азота – в 2016 г. в Угличском и Ивановском. В период максимального прогрева водной толщи содержание Хл *a* слабо зависит от температуры воды. Фитопланктон оказывает умеренное отрицательное влияние на формирование подводного светового режима всех водохранилищ, где взвешенное вещество содержит планктонную и терригенную компоненты.

Влияние БЭ на содержание Хл *a* чаще всего обсуждают на фоне отношения $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$, которое считают показателем обеспеченности фитопланктона минеральным питанием. Низкие величины $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ свидетельствуют о дефиците азота, высокие – о дефиците фосфора, промежуточные, близкие к соотношению элементов в клетках, – об отсутствии биогенного лимитирования. В литературе для этих ситуаций приводят различные пограничные значения $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ (Downing, 1992; Guildford, Hecky, 2000; Søndergaard et al., 2017), при анализе настоящих данных за основу взяты $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}} < 10$ и > 15 (по массе) (Sakamoto, 1966). Средние для водохранилищ величины $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ указывают на отсутствие лимитирования фитопланктона Верхней Волги БЭ, что согласуется с высокими концентрациями последних. Лишь в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г. отмечен возможный дефицит азота и в 2016 г. – дефицит фосфора, который также выявлен в 2015 г. в Ивановском водохранилище.

Отсутствие тесной статистической зависимости Хл *a* от БЭ свидетельствует о сложном и многокомпонентном характере биогенного контроля за развитием водорослей. Маскировать прямое влияние БЭ может различная потребность в минеральном питании видов, входящих в состав альгоценозов (Suttle, Harrison, 1988); совместное влияние (ко-лимитирование) азота и фосфора (Müller, Mitrovic, 2015; Pearl et al., 2011); конкуренция за БЭ между водорослями и бактериями (Brett et al., 1999); изменяющийся в течение вегетационного сезона пресс растительного зоопланктона (Kalf, 2002). Доступность фосфора снижается в окрашенных водах в присутствии гуминовых веществ, связывающих фосфат-ионы (Palsson, Graneli, 2004), а также в присутствии железа (Tang et al., 2019), содержание которого в природных во-

дах увеличивается с увеличением цветности (Китаев, 2007). При высоком содержании БЭ и/или при низкой прозрачности воды рост водорослей может быть лимитирован не БЭ, а светом (Burson et al., 2018; Kalf, 2002). Причиной слабой связи между Хл *a* и БЭ может быть небольшой диапазон их концентраций, в пределах которого зависимость не прослеживается (Huszar et al., 2006). Все перечисленные аспекты присущи водохранилищам Верхней Волги.

Общий запас БЭ в водоеме формируется за счет притока с водосборной территории (внешняя нагрузка) и разнонаправленных внутриводоемных процессов, включающих поступление из донных осадков (внутренняя нагрузка), рециклинг и др. Роль биотического рециклинга БЭ в водохранилищах Верхней Волги, вероятно, сопоставима. Внешним источником БЭ во всех трех водохранилищах служит речной сток — основная составляющая водного баланса (Экологические..., 2001). Показателем внешней биогенной нагрузки может быть коэффициент удельного водосбора (S_2/S_1), величина которого в Угличском водохранилище (241) в 1.9 раза выше, чем в Ивановском, в 7.3 раза выше, чем в Рыбинском. По аналогии с Нарочанскими озерами (Zhukova, 2013), можно предположить, что Угличское водохранилище испытывает максимальную внешнюю нагрузку, повлекшую повышение его трофического статуса в последние годы (Mineeva, 2019). Внутренняя нагрузка определяется выделением БЭ тонкодисперсными донными отложениями, площадь которых занимает 34% общей в Ивановском водохранилище, 26% в Угличском и 28% в Рыбинском (Законнов и др., 2018; Степанова, Литвинов, 2019). В Рыбинском водохранилище взмучивание седиментов, обеспечивающее дополнительно поступление БЭ, происходит при частом ветровом перемешивании мелководной открытой акватории. Следовательно, погодные условия (ветровое воздействие) могут быть одним из факторов, влияющих на развитие фитопланктона и, соответственно, — вариации трофического статуса водохранилища. Показатель открытости S_1/h_{cp} для Рыбинского водохранилища равен 812 и в 9–16 раз выше, чем в двух русловых водохранилищах, в которых, по видимому, фитопланктон развивается при более стабильной внутренней нагрузке.

Теснота и направленность связи Хл *a* с параметрами среды меняется в зависимости от конкретных условий в период наблюдения. В 2015 г. при минимальном количестве осадков и самом низком уровне получены лишь невысокие коэффициенты корреляции Хл *a* со всеми факторами, в 2016 г. — тесная связь с отношением $N_{общ}/P_{общ}$, в наиболее влажном 2017 г. при высоком уровне воды — с минеральными формами азота и фосфора, в 2018 г. — с цветностью и прозрачностью. Мно-

жественный корреляционный анализ подтверждает высокую значимость гидрологических показателей как для развития всего автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги, так и его основных представителей — диатомовых водорослей и цианопрокариот. Тот факт, что по совокупности четырехлетних данных в каждом водохранилище выявлена лишь умеренная связь содержания Хл *a* с абиотическими показателями, включая БЭ, свидетельствует о существенном влиянии на развитие фитопланктона климата, гидрологических условий, динамики вод, интенсивности водообмена, особенностей водосборной территории. Последнее, в частности, подтверждается результатами факторного анализа.

Выводы. В летний период 2015–2018 гг. содержание Хл *a* было типичным для летнего максимума фитопланктона Верхней Волги. По среднему содержанию Хл *a* водохранилища относятся к водоемам эвтрофного типа и только Рыбинское водохранилище в прохладном 2017 г. характеризовалось как мезотрофное. Хл_{Суп} преобладал в фонде Хл *a* в 2015, 2016 и 2018 гг., уступив лидирующее положение Хл_{Вас} в прохладном 2017 г. Фитопланктон водохранилищ развивался при стабильных термических и гидрооптических условиях.

Содержание основных БЭ также отражают эвтрофный статус водохранилищ. Концентрации минеральных форм азота и фосфора превосходят порог, необходимый для развития водорослей. При небольшой вариативности общих и минеральных форм БЭ в отдельные сроки наблюдения, фитопланктон на всей акватории водохранилищ в достаточной степени обеспечен минеральным питанием. Средние величины $N_{общ}/P_{общ}$ указывают на отсутствие биогенного лимитирования фитопланктона, лишь в Рыбинском водохранилище в августе 2015 г. отмечен возможный дефицит азота и в 2016 г. — дефицит фосфора, который также выявлен в 2015 г. в Ивановском водохранилище.

Невысокие коэффициенты корреляции между содержанием Хл *a* и БЭ свидетельствуют о сложном и многокомпонентном характере их влияния на водоросли. Множественный корреляционный анализ подтверждает значимость гидрологических показателей для развития автотрофного планктона водохранилищ Верхней Волги.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий АААА-А18-118012690096-1 и АААА-А18-118012690104-3.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бикбулатов Э.С. 1974. О методе определения общего фосфора в природных водах // Гидрохимические материалы. Т. 60 С. 167.

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2014. Москва: Росгидромет.
- Гапеева М.В., Разулин С.М., Скопинцев Б.А.* 1984. Ампульный персульфатный метод определения общего азота в природных водах // *Гидрохимические материалы*. Т. 87. С. 67.
- Гольд В.М., Гаевский Н.А., Шатров И.Ю. и др.* 1986. Опыт использования флуоресценции для дифференциальной оценки содержания хлорофилла у планктонных водорослей // *Гидробиол. журн.* Т. 22. № 3. С. 80.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2015 год. 2016. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. 2017. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2017 год. 2018. Москва: Росгидромет.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2018 год. 2019. Москва: Росгидромет.
- Жукова Т.В.* 2001. Потоки фосфора и азота в пограничном слое “дно–вода” и их роль в функционировании полимиктических озер (на примере Нарочанских озер). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Минск.
- Законнов В.В., Законнова А.В., Цветков А.И., Шерышева Н.Г.* 2018. Гидродинамические процессы и их роль в формировании донных осадков водохранилищ Волжско-Камского каскада // *Труды ИБВВ РАН*. Вып. 81(84). С. 35.
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Минеева Н.М.* 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. Москва: Наука.
- Минеева Н.М.* 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // *Систематика, морфология и экология водных растений*. Труды Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(79). Ярославль: Филигрань. С. 75.
- Минеева Н.М., Разулин С.М.* 1995. О влиянии биогенных элементов на содержание хлорофилла в Рыбинском водохранилище // *Водные ресурсы*. Т. 22. № 2. С. 218.
- Пырина И.Л.* 2000. Многолетняя динамика и цикличность межгодовых колебаний содержания хлорофилла в Рыбинском водохранилище // *Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды*. Матер. междунар. науч. конф. Минск: Белорусский гос. ун-т. С. 375.
- Семенов А.Д.* 1977. Практическое руководство по химическому анализу вод суши. Ленинград: Гидрометеоиздат.
- Степанова И.Э.* 2018. Гидрохимические показатели воды Угличского и Ивановского водохранилищ // *Экологическая химия*. Т. 27. № 3. С. 156.
- Степанова И.Э., Литвинов А.С.* 2019. Водный и химический балансы в Рыбинском водохранилище // *Экологическая химия*. Т. 28. № 5. С. 280.
- Степанова И.Э., Пырина И.Л., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М.* 2012. Анализ связи развития фитопланктона с содержанием биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // *Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах и морских водах*. Петрозаводск: КарНЦ. С. 129.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. Москва: РАН.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т.
- Brett M.T., Lubnow F.S., Villar-Argaiz M. et al.* 1999. Nutrient control of bacterioplankton and phytoplankton dynamics // *Aquatic Ecology* V. 33. № 2. P. 135. <https://doi.org/10.1023/A:1009998915078>
- Burson A., Stomp M., Greenwell E. et al.* 2018. Competition for nutrients and light: testing advances in resource competition with a natural phytoplankton community // *Ecology*. V. 99. № 5. P. 1108. <https://doi.org/10.1002/ecy.2187>
- Downing J.A.* 1992. The nitrogen: phosphorus relationship in lakes // *Limnol., Oceanogr.* V. 37. № 5. P. 936. <https://doi.org/10.4319/lo.1992.37.5.0936>
- Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. 1982. Paris: OECD.
- Guildford S.J., Hecky R.E.* 2000. Total nitrogen, total phosphorus, and nutrient limitation in lakes and oceans: Is there a common relationship? // *Limnol., Oceanogr.* V. 45. № 6. P. 1213. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.6.1213>
- Hallstan S., Trigal 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>
- Hao Y., Yu R., Zhang U., Yanget H.* 2014. The relationship of chlorophyll-a, total nitrogen and total phosphorus in Wuliangshai Lake // *Advanced Materials Research*. V. 955–959. P. 1393. <https://doi.org/10.1186/s13750-017-0097-8>
- Huszar V.L.M., Caraco N.F., Roland F., Cole J.* 2006. Nutrient-chlorophyll relationships in tropical–subtropical lakes: do temperate models fit? // *Biogeochemistry*. V. 79. Issue 1–2. P. 239. <https://doi.org/10.1007/s10533-006-9007-9>
- Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J.P. et al.* 2005. Lake responses to reduced nutrient loading – an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // *Freshwater Biol.* V. 50. № 9. P. 1747. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01415.x>
- Kaiser H.F.* 1960. The application of electronic computers to factor analysis // *Educational and Psychological Measurement*. V. 20. № 1. P. 141. <https://doi.org/10.1177/001316446002000116>

- Kalff J. 2002. Limnology. Inland Water Ecosystems. Upper Saddle River, N. J. : Prentice Hall.
- Lewandowska A.M., Boyce D.J., Hofmann M. et al. 2014. Effect of sea surface warming on marine plankton // Ecology Letters. V. 17. № 5. P. 614. <https://doi.org/10.1111/ele.12265>
- Mineeva N.M. 2019. Content of photosynthetic pigments in the Upper Volga Reservoirs (2005–2016) // Inland Water Biology. V. 12. № 2. P. 161. <https://doi.org/10.1134/S199508291902010X>
- Müller S., Mitrovic S.M. 2015. Phytoplankton co-limitation by nitrogen and phosphorus in a shallow reservoir: progressing from the phosphorus limitation paradigm // Hydrobiologia. V. 744. P. 255. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2082-3>
- Palsson C., Graneli W. 2004. Nutrient limitation of autotrophic and mixotrophic phytoplankton in a temperate and tropical humic lake gradient // J. Plankton Research. V. 26. № 9. P. 1005. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbh089>
- Paerl H.W., Xu H., McCarthy M.J. et al. 2011. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake (Lake Taihu, China): the need for a dual nutrient (N and P) management strategy // Water Research. V. 45. № 5. P. 1973. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2010.09.018>
- Pridmore R.D., Vant W.N., Rutherford J.C. 1985. Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // Hydrobiologia. V. 121. № 2. P. 181. <https://doi.org/10.1007/BF00008722>
- Reynolds C.S. 2012. Environmental requirements and habitat preferences of phytoplankton: chance and certainty in species selection // Botanica Marina. V. 55. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1515/bot.2011.121>
- Sakamoto M. 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth // Arch. Hydrobiol. V. 62. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095757>
- Søndergaard M., Lauridsen T.L., Johansson L.S., Jeppesen E. 2017. Nitrogen or phosphorus limitation in lakes and its impact on phytoplankton biomass and submerged macrophyte cover // Hydrobiologia. V. 795. P. 35. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3110-x>
- Stepanova I.E., Bikbulatova E.M. 2016. Importance of the ratios of the forms of nutrients for assessment of the modern state of Rybinsk reservoir // Biology Bulletin. V. 43. № 10. P. 1401. <https://doi.org/10.1134/S1062359016100198>
- Suttle C.A., Harrison P.J. 1988. Ammonium and phosphate uptake rates, N : P supply ratios, and evidence for N and P limitation in some oligotrophic lakes // Limnol., Oceanogr. V. 33. № 2. P. 186. <https://doi.org/10.4319/lo.1988.33.2.0186>
- Tang Q., Peng L., Yang Y. et al. 2019. Total phosphorus-precipitation and chlorophyll *a* – phosphorus relationship of lakes and reservoirs mediated by soil iron at regional scale // Water Research. V. 154. P. 136. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2019.01.038>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130. <https://doi.org/10.1139/f80-017>
- Vollenweider R.A. 1979. Das Nährstoffbelastungskonzept als Grundlage für den externen in den Eutrophierungsprozess stehender Gewässer und Talsperren // Z. Wasser und Abwasser Forsch. Bd 12. № 2. S. 46.
- Xiao W., Liu X., Irwin A.J. et al. 2018. Warming and eutrophication combine to restructure diatoms and dinoflagellates // Water Research. V. 128. № 1. P. 206. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2017.10.051>
- Zhukova T.V. 2013. Long-term dynamics of phosphorus in the Narochanskies Lakes and factors determining it // Water Resources. V. 40. № 5. P. 510. <https://doi.org/10.1134/S0097807813050072>

Biogenic Elements and Their Significance in the Development of Phytoplankton in Reservoirs of the Upper Volga

N. M. Mineeva^{1,*}, I. E. Stepanova¹, and I. V. Semadeni¹

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

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

The content of Chl *a* and nutrients in the Upper Volga reservoirs in the summer of 2015–2018 was studied. At Chl *a* content typical of the summer phytoplankton maximum (from 19.9 ± 3.9 to 48.0 ± 12.0 $\mu\text{g/L}$), the reservoirs belong to eutrophic types, only in cool 2017 the Rybinsk Reservoir was characterized as mesotrophic (10.3 ± 4.7 $\mu\text{g/L}$). Content of nutrients (from 0.71 ± 0.06 to 1.54 ± 0.07 $\text{mg/L N}_{\text{tot}}$ and from 51 ± 12 to 106 ± 3 $\mu\text{g/L P}_{\text{tot}}$) also corresponds to the eutrophic status of the Upper Volga reservoirs. The average values of $\text{N}_{\text{tot}}/\text{P}_{\text{tot}}$ ratio (11–16) indicate the absence of biogenic limitation of phytoplankton, and only in isolated cases (Rybinsk Reservoir in August 2015 and 2016, Ivankovo Reservoir in 2015) there was a deficiency of nutrients. In most cases, low correlation coefficients ($r < 0.7$) were obtained between the Chl *a* and nutrients, indicating their complex and multicomponent effect on phytoplankton. Multiple correlation analysis confirms the high importance of hydrological conditions for the development of autotrophic plankton of the Upper Volga reservoirs.

Keywords: chlorophyll, environmental factors, nutrients, reservoirs of the Upper Volga