



DOI 10.23859/estr-220816

EDN HGBFHT

УДК 574.583

Научная статья

Межгодовые изменения фитопланктона реки Урал и разнотипных плесов Ириклинского водохранилища весной

Е.А. Джаяни* , Е.А. Шашуловская 

Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ("СаратовНИРО"), 410002, Россия, г. Саратов, ул. Чернышевского, д. 152

**dgajani@mail.ru*

Аннотация. Показано, что ведущая роль в межгодовых изменениях фитопланктона незарегулированного участка р. Урал весной 2016–2019 гг. принадлежала температуре воды и сумме атмосферных осадков, при увеличении которой в воде повышалась концентрация биогенных элементов и органического вещества. В Ириклинском водохранилище развитие фитопланктона зависело от поступления веществ с водосбора, однако степень его воздействия в разных плесах определялась совместным влиянием суммы атмосферных осадков и соотношения основных гидрологических параметров. Благодаря этому в каждом плесе периоды максимального количественного развития сообществ имели временные различия. Фитопланктон исследованных участков отличался разной глубиной трансформации: наибольшее количество статистически значимых изменений изученных показателей характерно для реки и верхнего плеса водохранилища, наименьшее – для нижних плесов, что определялось степенью влияния главной реки и морфометрическими параметрами участков.

Ключевые слова: водоросли, погодные условия, гидрологические характеристики, удельное видовое богатство, биомасса, миксотрофные фитофлагелляты, средняя индивидуальная масса, органическое вещество, биогенные элементы

ORCID:

Е.А. Джаяни, <https://orcid.org/0000-0003-4943-8794>

Е.А. Шашуловская, <https://orcid.org/0000-0003-1072-7046>

Благодарности: Выражаем признательность коллегам Саратовского филиала ФГБНУ «ВНИРО» В.А. Колозину, Л.В. Гришиной, Е.Г. Кузиной, С.А. Мосияш, И.Г. Филимоновой, а также специалистам ИБВВ РАН Л.Г. Корневой, Е.Г. Сахаровой, В.С. Вишнякову и А.И. Цветкову, оказавшим неоценимую помощь в сборе первичного материала, гидрохимических исследованиях, определении ряда таксонов и статистической обработке.

Для цитирования: Джаяни, Е.А., Шашуловская, Е.А., 2023. Межгодовые изменения фитопланктона реки Урал и разнотипных плесов Ириклинского водохранилища весной. *Трансформация экосистем* 6 (3), 53–85. <https://doi.org/10.23859/estr-220816>

Поступила в редакцию: 16.08.2022

Принята к печати: 13.09.2022

Опубликована онлайн: 18.08.2023

DOI 10.23859/estr-220816

EDN HGBFHT

УДК 574.583

Article

Interannual dynamics of the Ural River phytoplankton and different-type stretches of the Iriklinsky reservoir in spring

Elena A. Dzhayani*, Elena A. Shashulovskaya

Saratov Branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (“SaratovNIRO”),
ul. Chernyshevskogo 152, Saratov, 410002 Russia

*[dgajani@mail.ru](mailto:dgayani@mail.ru)

Abstract. Our study revealed that water temperature and total atmospheric precipitation played the leading role in the interannual dynamics of phytoplankton in the unregulated section of the Ural River in spring of 2016–2019. With rise in water temperature, the concentration of nutrients and organic matter increased. In the Iriklinsky reservoir, the phytoplankton development depended on arrival of substances from the catchment, however, the cumulative effect of the ratio of major hydrological parameters and the total atmospheric precipitation was crucial. Due to this, the periods of the maximum quantitative development of the communities in each stretch differed in time. Phytoplankton transformation was diverse and hinged on the influence of the main river, including morphometric parameters of sites. For instance, most statistically significant changes in the studied parameters were recorded in the river and the upper reaches, while the least – in the low reaches of the reservoir.

Keywords: algae, weather conditions, hydrological characteristics, specific number of species, biomass, mixotrophic phytoflagellates, average single-cell mass, organic matter, nutrients

ORCID:

E.A. Dzhayani, <https://orcid.org/0000-0003-4943-8794>

E.A. Shashulovskaya, <https://orcid.org/0000-0003-1072-7046>

Acknowledgements: We express our gratitude to the colleagues of the Saratov Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution “VNIRO” V.A. Kolozin, L.V. Grishina, E.G. Kuzina, S.A. Mosiyash, I.G. Filimonova, as well as specialists from IBIW RAS L.G. Korneva, E.G. Sakharova, V.S. Vishnyakov and A.I. Tsvetkov for assistance in the collection of primary material, hydrochemical studies, identification of taxa and statistical processing.

To cite this article: Dzhayani, E.A., Shashulovskaya, E.A., 2023. Interannual dynamics of the Ural River phytoplankton and different-type stretches of the Iriklinsky reservoir in spring. *Ecosystem Transformation* 6 (3), 53–85. <https://doi.org/10.23859/estr-220816>

Received: 16.08.2022

Accepted: 13.09.2022

Published online: 18.08.2023

Введение

Каждый тип водных объектов уникален. Однако к категории наиболее специфических водоемов относятся такие квазиприродные экосистемы как водохранилища. Известно, что они сооружались еще в глубокой древности. Одно из первых водохранилищ было создано в 2950–2750 гг. до н.э. в Египте, а в России они появились в 1701–1709 гг. в ходе строительства Вышневолоцкой водной системы. Однако в целом – это молодые водные объекты, наиболее интенсивное строительство которых пришлось на XX в. (Даценко, 2007). Водоохранилища играют важную роль в формировании биологического разнообразия, ресурсов и качества воды крупных речных экосистем, а также занимают ведущее место в решении ряда экономических и социальных вопросов. Таким образом, изучение их биологического режима относится к числу актуальных вопросов фундаментальной и прикладной науки.

Несмотря на то, что значительную роль в формировании гидрологического режима водохранилищ играет техногенная составляющая, неоспоримо влияние естественного режима главной реки и притоков (Даценко, 2007; Даценко и др., 2017; Эдельштейн и др., 2017). Показано, что изменение климата ведет к трансформации водного режима рек России и мира (Frolova et al., 2022; Pozdniakov et al., 2022; Rets et al., 2022; Wang et al., 2021). Безусловно, это также способствует изменению гидрологического, гидрохимического и биологического режима зарегулированных участков рек в разных природных зонах. Наиболее уязвимы водоемы лесостепных и степных ландшафтов, для которых прогнозируется аридизация (Магрицкий и Кенжебаева, 2017; Эдельгериева, 2019). В их число входит значительная часть водосбора р. Урал, включая ее участок в пределах Оренбургской области, которая по степени опустынивания относится к группе умеренно- и слабоопустыненных (Зонн и др., 2004).

Река Урал – третья по протяженности река Европы (2 428 км). Экологическое состояние реки определяет комплекс антропогенных факторов – распашка земель, промышленные и коммунальные сточные воды, освоение месторождений (Соловых и др., 2003; Чибилев и др., 2006). Определенное влияние оказывает зарегулирование стока: в бассейне реки на территории России насчитывается 11 водохранилищ, среди которых наиболее крупное – Ириклинское (Чибилев и др., 2006), расположенное в нижней части участка верхнего течения р. Урал. Геология, рельеф, почвы, растительность и климат обусловили своеобразный гидрологический режим реки, для которого характерны маловодность, низкий модуль стока, незначительная роль грунтового питания, огромная для больших рек межгодовая неравномерность стока. Водность многоводных и маловодных лет различается в 8–10 раз (Магрицкий и Кенжебаева, 2017; Магрицкий и др., 2018; Сивохип, 2014; Соловых и др., 2003). Такие особенности реки позволяют выявить направления изменений структуры сообществ гидробионтов ее зарегулированного участка в условиях разного режима водности.

Необходимо учитывать, что акватория водохранилищ включает крайне разнотипные участки, различающиеся по гидрологическим и морфометрическим характеристикам, обуславливающим особенности их водного баланса. При преобладании горизонтальной составляющей внешнего водообмена наиболее значима роль водосбора, а в условиях преобладания вертикальной – возрастает роль внутриводоемных процессов (Даценко, 2007). На основании этого мы полагаем, что изменения сообществ гидробионтов в разнотипных плесах Ириклинского водохранилища в условиях значительных межгодовых вариаций абиотических факторов характеризуются специфическими чертами. Наиболее ярко это может проявляться весной, т.к. весенний сток р. Урал составляет 65–80% (до 90%) годового (Чибилев и др., 2006).

Фитопланктон – это первичное звено трофической цепи и ключевой элемент процессов биотического круговорота и самоочищения вод. Его характеристики выступают в качестве индикаторов экологического состояния разнотипных водных экосистем, включая водохранилища (Даценко, 2007; Даценко и др., 2017; Корнева, 2015; Охалкин, 1997; Эдельштейн и др., 2017).

В литературе представлены данные о фитопланктоне среднего и нижнего течения р. Урал, которые в большинстве своем посвящены анализу видового состава сообществ и сапробиологической характеристике (Блюмина, 1962; Гидробиология реки Урала, 1971; Дабкин и Блюмина, 1963; Киселев, 1954; Порядина, 1971, 1973а, b; Порядина и Эргашев, 1975; Фокина, 1968). Сведения о фитопланктоне верхнего течения реки, где расположено Ириклинское водохранилище, ограничены. В работе В.Н. Батуриной (1970b) лишь отмечено, что для фитопланктона р. Урал выше водохранилища зарегистрированы низкие количественные показатели. Данные, полученные в ходе изучения фитопланктона Ириклинского водохранилища в 1960-х гг. показали, что вер-

ховье водохранилища отличалось наибольшим видовым составом, численностью и биомассой. В мае биомасса фитопланктона изменялась от 0.1 до 14 мг/л, а низовье отличалось почти полным отсутствием фитопланктона (Батурина, 1970а, б; Порядина и Жовнир, 1983). Немногочисленные и разрозненные сведения о количественных характеристиках фитопланктона разных плесов (Соловых и др., 2003), как и данные об их среднемноголетних величинах (Еремкина, 2020), не позволяют провести сравнительный анализ фитопланктона на разнотипных участках водохранилища в условиях разной водности.

Цель работы – изучение межгодовой изменчивости количественных характеристик и структуры фитопланктона разнотипных плесов Ириклинского водохранилища в условиях межгодовых изменений погодных, гидрологических и связанных с ними гидрохимических факторов весной 2016–2019 гг.

Материал и методы

Краткая характеристика водоема

Наполнение водохранилища началось в 1955 г., нормальный подпорный уровень (НПУ) был достигнут в 1966 г. (Чибилев и др., 2006). Водоохранилище руслового типа, регулирование – многолетнее. При НПУ (245 м) его объем составляет 3.25 км³, площадь – 260 км², длина – 73 км. Сработка уровня не более 6 м, водообмен – один раз в два года. Площадь водосбора водохранилища составляет 36900 км². В водохранилище выделены русловые плесы и ряд крупных боковых заливов (Рис. 1). Верхний из исследованных плесов – Чапаевский – имеет площадь 26 км², наибольшую ширину 2 км, наибольшую глубину 15 м, Софинский – соответственно 23 км², 3 км, 15 м, Таналык-Сундукский – 61 км², 7 км, 28 м, Приплотинный – 3 км², 0,8 км, 36 м (Соловых и др., 2003).

Характеристика погодных и гидрологических условий

По данным из открытых источников (<http://rp5.ru>; <https://www.meteoblue.com/ru/climate-change>) максимальная температура воздуха наблюдалась в мае 2016 и 2018 гг., наибольшая сумма атмосферных осадков – в 2017 г., наименьшая – в 2019 г. (Табл. 1). Максимальный уровень воды и объем сброса водохранилища отмечены в 2017 г., а объем притока – в 2016 г., минимальные показатели этих параметров зарегистрированы в 2018 и 2019 гг. (Табл. 2).

Методы сбора и обработки проб

Сборы проведены в мае 2016–2019 гг. на поперечных разрезах (левый берег, русло, правый берег) р. Урал и русловых плесов водохранилища (всего более 70) (Рис. 1). Отбор проб фитопланктона проводили стандартными методами. Водоросли фиксировали раствором Утермеля с добавлением формалина и концентрировали осадочным методом (Методические рекомендации..., 1984).

Прозрачность воды определяли с помощью диска Секки. Параллельно измеряли поверхностную температуру воды, а также отбирали пробы для гидрохимических исследований. Анализировали содержание растворенного кислорода, органического вещества и биогенных элементов по общепринятым методикам титриметрического и фотометрического анализа, подробно описанным в работе Е.А. Шашуловской с соавторами (2020а).

Учет водорослей проводили под световым микроскопом “Микромед-3” в камере “Учинская-2” объемом 0.01 мл, биомассу определяли счетно-объемным методом. К доминирующим отнесены виды, биомасса которых составляла $\geq 10\%$ от общей. Состояние фитопланктона оценивали по удельному видовому богатству (числу видов в пробе), биомассе, средней индивидуальной массе, биомассе миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых, динофитовых, золотистых, эвгленовых). Трофический статус водоема определяли по биомассе фитопланктона (Китаев, 2007), качество воды – по индексу сапробности Пантле-Букка в модификации Сладечека (Sládeček, 1973) с использованием индикаторной значимости видов по спискам Р. Вегла (Wegl, 1983). При статистической обработке данных в пакете программы STATISTICA 13 проводили проверку нормальности распределения, определяли коэффициент корреляции Пирсона ($p < 0.05$), оценивали статистическую значимость различий средних с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p < 0.05$), а также Tukey's HSD test.

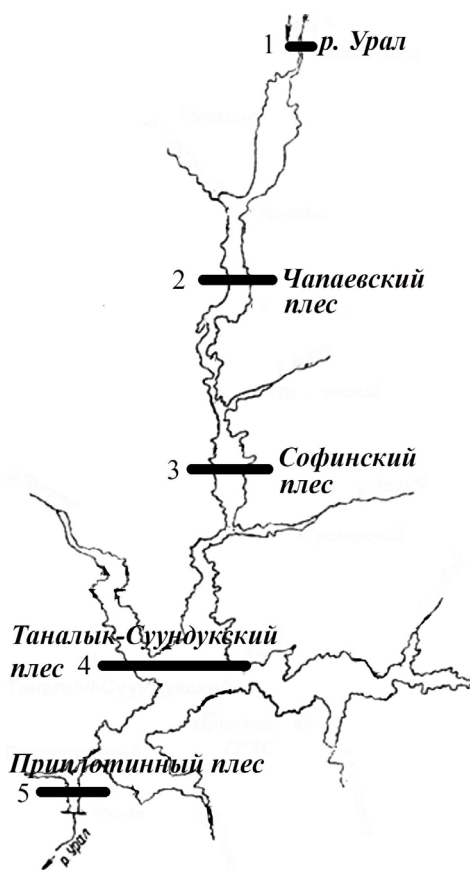


Рис. 1. Схема Ириклинского водохранилища. 1–5 – разрезы, на которых собраны пробы.

Результаты исследования

Физико-химические характеристики воды

Содержание растворенного кислорода в исследуемые годы колебалось в пределах 95–125% насыщения. В 2016 г. величины были более низкими (75–94%). Концентрация кислорода была высокой во всех плесах водохранилища. В большинстве проб отмечено пересыщение, вероятно, вследствие развивающихся биопродукционных процессов.

Температура воды за период исследований варьировала в пределах 8.4–16.3 °С. Наименее прогретой акватория водохранилища была в 2016 г. (средняя температура составила 11.5 °С). Наиболее теплым оказался 2019 г., когда температура воды в среднем была на 1.3 °С выше. Во все годы наблюдения отмечено снижение температуры воды от верховья водохранилища к низовью, что вызвано более быстрым прогреванием мелководного Чапаевского плеса в весенний период.

Прозрачность воды изменялась в интервале 1.1–2.7 м, цветность – 12.3–43.4 град. Максимальной прозрачностью характеризовался глубоководный Приплотинный плес. Наиболее высокие величины цветности, наоборот, были характерны для верховьев водохранилища, в большей степени испытывающих влияние вод р. Урал (Шашуловская и др., 2017). Цветность воды зависит от содержания гуминовых веществ терригенного происхождения (Зобкова и др., 2015). Наибольшие значения цветности фиксировали в 2017 г. несмотря на более низкий, чем в 2016 г. объем весеннего притока. Очевидно, интенсивность окраски воды в этот период была обусловлена максимальной суммой осадков, выпавших на водосборе водохранилища (Табл. 1). Перманганатная окисляемость (ПО) также характеризует содержание аллохтонного органического вещества (Лозовик и др., 2017), в связи с чем распределение значений этого показателя было аналогично вариативности цветности: более высокие величины отмечены в Чапаевском и Софинском плесах, далее по продольной оси водохранилища значения ПО снижались. Максимальные концентрации ПО, как и цветности, отмечены в 2017 г. в Чапаевском и Софинском плесах. В 2019 г. в связи с низким объемом притока и суммы осадков зарегистрированы минимальные значения аллохтонного органического вещества.

Табл. 1. Температура воздуха и сумма атмосферных осадков в районе Ириклинского водохранилища.

Месяц	Температура воздуха, °С				Сумма атмосферных осадков, мм			
	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019
IV	8.5	6	5.6	5.1	32.7	21.1	24.5	26.0
V	15.1	13.7	15.1	14.7	29.4	58.2	22.6	15.0

Табл. 2. Изменения уровня воды, объемов притока и сброса водохранилища¹.

Месяц	Уровень воды, м				Объем притока, м ³ /с				Объем сброса, м ³ /с			
	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019
IV	242.7	243.5	243.1	242.4	278.5	276.2	202.7	61.2	25.7	48.8	19.2	15.0
V	244.6	244.9	244.0	242.6	175.8	104.4	83.2	54.1	37.5	67.8	15.0	24.2

Содержание общего (по ХПК) и легкоокисляемого (по БПК₅) органического вещества колебалось в пределах 25–38 мгО/л и 0.9–5.2 мгО₂/л соответственно (Табл. 3). Существенных различий по продольной оси водоема и в межгодовой динамике по этим показателям не отмечено.

Распределение соединений минерального азота, одного из основных элементов, влияющих на эвтрофирование водоемов, по продольной оси Ириклинского водохранилища было аналогично изменениям цветности воды. Верховья (Чапаевский и, в отдельные годы, Софинский плесы) отличались существенно более высокими концентрациями аммонийного азота, нитритов и нитратов. Максимальные концентрации аммонийного азота отмечены в 2016 г., а нитратов – в 2017 г. (Табл. 3). Следует отметить, что в 2017 г. наблюдались и максимальные значения цветности, что свидетельствует о доминировании терригенного источника в генезисе нитратов водохранилища. Концентрация нитритов незначительна, вплоть до аналитического нуля (< 6 мкг/л), что характерно для незагрязненных водоемов с достаточным уровнем кислорода. В 2019 г. средняя концентрация аммония была в 2.8 раза ниже, чем в 2016 г., а нитратов – в 6.8 раз ниже, чем в 2017 г.

Распределение по продольной оси водохранилища минерального фосфора, второго важнейшего биогенного элемента, было более равномерным, чем распределение аллохтонной органики и соединений минерального азота. Существенный градиент его концентраций отмечен только в 2017 и 2018 гг., когда содержание элемента в верховьях водохранилища превышало значения в Таналык-Суундукском и Приплотинном плесах почти в 2 раза. В динамике фосфатов, как отмечалось ранее (Шашуловская и др., 2020b), большую роль играют внутриводоемные процессы (диффузия из донных отложений, седиментация, скорость оборачиваемости), в связи с чем роль в их балансе климатических и гидрологических факторов меньше, чем у соединений азота.

Содержание в воде кремния и железа характеризовалось снижением их концентраций от Чапаевского плеса к Приплотинному во все годы. В маловодном 2019 г. отмечены самые низкие концентрации этих элементов, как и других соединений.

Анализ коэффициентов корреляции показал, что с суммой атмосферных осадков положительно связаны и объем притока ($r = 0.76$), и уровень воды ($r = 0.89$), и объем сброса ($r = 0.97$). Именно атмосферные осадки способствуют поверхностному стоку биогенных и органических веществ с водосбора, в результате чего значительная часть химических параметров воды коррелировала с суммой осадков, уровнем воды, объемами притока и сброса (Табл. 4). Необходимо отметить, что наиболее многочисленные и сильные корреляционные связи наблюдались в верхней части водохранилища – в Чапаевском и Софинском плесах, которые испытывают наибольшее влияние главной реки, а также в Таналык-Суундукском плесе, который связан с двумя наиболее крупными притоками – реками Таналык и Суундук.

¹ Управление эксплуатации Ириклинского водохранилища, 2009–2023. Интернет-ресурс. URL: <http://ueiv.ru> (дата обращения: 16.04.2020).

Табл. 3. Средние значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*) физико-химических параметров воды исследованных участков в мае 2016–2019 гг. *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости, статистически значимые различия между исследованными годами по ANOVA ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом; * – статистически значимые различия между годами исследования (a–d) по Tukey's HSD test ($p < 0.05$). I – незарегулированный участок, II – Чапаевский плес, III – Софинский плес, IV – Таналык-Суундукский плес, V – Приплотинный плес.

Показатель	Участок	2016 ^a			2017 ^b			2018 ^c			2019 ^d			<i>F</i>	<i>p</i>
		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>			
Температура, °С	I	13.1 ^{*b,d}	0.0	14.8 ^{*d}	0.1	15.1 ^{*d}	0.1	13.8	0.6	29.7	0.000				
	II	13.1 ^{*b,d}	0.1	16.3 ^{*c,d}	0.2	13.5 ^{*d}	0.3	14.6	0.3	63.1	0.000				
	III	12.6	0.1	12.5	0.2	12.6	1.1	11.4	0.6	1.0	0.428				
	IV	9.7 ^{*d}	0.5	8.4 ^{*c,d}	0.4	11.4	0.4	12.4	2.1	5.9	0.020				
	V	10.7 ^{*d}	0.6	10.9 ^{*d}	0.2	10.8 ^{*d}	0.7	12.7	0.5	4.3	0.043				
Прозрачность, м	I	0.4	0.1	0.5	0.1	0.6	0.1	0.6	0.2	1.0	0.414				
	II	1.1	0.1	1.3	0.1	1.1	0.1	1.1	0.2	1.5	0.278				
	III	1.4 ^{*d}	0.1	1.3 ^{*d}	0.1	1.6	0.0	1.7	0.2	5.9	0.020				
	IV	2.5	0.5	2.1	0.4	2.2	0.3	1.8	0.8	0.4	0.728				
	V	2.7 ^{*b,d}	0.1	1.6 ^{*d}	0.1	1.8 ^{*d}	0.0	2.1	0.2	43.1	0.000				
Цветность, град	I	25.8	–	29.6	–	23.0	–	22.0	–	–	–				
	II	27.0 ^{*b,d}	0.5	41.6 ^{*c,d}	3.5	33.0 ^{*d}	2.2	19.0	1.0	21.0	0.000				
	III	27.9 ^{*b,d}	0.4	43.4 ^{*c,d}	0.6	26.8 ^{*d}	0.5	13.3	1.2	463.7	0.000				
	IV	14.4 ^{*b}	0.9	22.9 ^{*c,d}	3.3	15.7	0.2	12.3	0.6	7.3	0.011				
	V	13.2 ^{*b}	0.9	18.7 ^{*d}	2.0	16.0	0.4	13.0	1.0	5.4	0.026				
O ₂ , мг/л	I	8.7	–	10.0	–	10.6	–	11.5	–	–	–				
	II	9.3 ^{*b,d}	0.3	11.9 ^{*d}	0.5	11.4	0.1	10.7	0.5	13.0	0.002				
	III	8.1 ^{*b,d}	0.2	12.2 ^{*d}	0.5	11.5	0.3	10.9	0.5	27.2	0.000				
	IV	9.4 ^{*b,d}	0.4	13.1 ^{*c,d}	0.4	11.3	0.3	11.5	1.0	13.0	0.002				
	V	8.7 ^{*b,d}	0.2	12.9 ^{*c,d}	0.3	11.8 ^{*d}	0.1	11.1	0.4	68.9	0.000				

Показатель	Участок	2016 ^a		2017 ^b		2018 ^c		2019 ^d		F	p
		m	SD	m	SD	m	SD	m	SD		
ПО, мгО/л	I	7.8	–	8.2	–	5.9	–	5.3	–	–	–
	II	7.4 ^{*b,d}	0.2	8.4 ^{*c,d}	0.1	7.6 ^{*d}	0.3	5.2	0.2	51.1	0.000
	III	7.2 ^{*b-d}	–	8.2 ^{*c,d}	–	5.9 ^{*d}	0.2	5.3	0.0	226.2	0.000
	IV	5.9	–	6.1	1.1	4.4	0.3	5.2	0.2	1.8	0.225
	V	5.4 ^{*d}	0.1	4.5	0.2	5.0	0.2	4.4	0.8	2.7	0.118
ХПК, мгО/л	I	38	–	37	–	39	–	47	–	–	–
	II	38 ^{*b-d}	–	30 ^{*d}	1	30 ^{*d}	–	27	0	60.9	0.000
	III	30 ^{*b-d}	–	27	1	25	–	25	0	15.4	0.001
	IV	31 ^{*c}	–	28	2	25	–	28	0	5.5	0.024
	V	27 ^{*c}	–	29 ^{*d}	2	31 ^{*d}	–	26	0	9.1	0.006
БПК ₅ , мгО ₂ /л	I	–	–	2.3	–	3.2	–	1.6	–	–	–
	II	3.7 ^{*d}	0.7	3.6 ^{*d}	–	3.6 ^{*d}	–	2.1	0.0	4.5	0.040
	III	5.2 ^{*c,d}	1.6	3.3	–	0.9	–	2.3	0.0	5.0	0.031
	IV	3.7	0.7	3.2	–	2.8	–	3.4	0.0	1.1	0.406
	V	2.0 ^{*b}	0.7	3.8 ^{*c}	0.2	2.9	–	2.2	0.0	4.9	0.032
N-NH ₄ , мг/л	I	0.26	–	0.12	–	0.30	–	0.10	–	–	–
	II	0.22 ^{*d}	0.04	0.19 ^{*d}	0.01	0.19 ^{*d}	0.02	0.10	0.00	5.0	0.030
	III	0.29 ^{*b-d}	0.01	0.19 ^{*c,d}	0.01	0.14 ^{*c,d}	0.01	0.08	0.00	113.2	0.000
	IV	0.25	0.12	0.11	0.02	0.19	0.05	0.09	0.00	1.3	0.352
	V	0.14 ^{*b-d}	0.02	0.05	0.01	0.05	0.01	0.04	0.00	26.0	0.000

Показатель	Участок	2016 ^a		2017 ^b		2018 ^c		2019 ^d		F	p
		m	SD	m	SD	m	SD	m	SD		
N-NO ₂ , мкг/л	I	17	–	10	–	15	–	10	–	–	–
	II	14 ^{*b,d}	3	23 ^{*c,d}	2	12	0	<6	–	26.9	0.000
	III	18 ^{*c,d}	3	23 ^{*c,d}	–	9 ^{*d}	1	<6	–	28.8	0.000
	IV	<6 ^{*c}	–	10 ^{*c,d}	0	<6	–	<6	–	4.3	0.043
	V	<6 ^{*b,c}	–	<6 ^{*d}	–	<6 ^{*d}	–	<6	–	5.7	0.022
N-NO ₃ , мг/л	I	0.82	–	1.45	–	1.31	–	0.66	–	–	–
	II	0.34	0.04	0.44 ^{*c,d}	0.05	0.28 ^{*d}	0.03	0.10	0.00	16.5	0.001
	III	0.39 ^{*b,d}	0.03	0.75 ^{*c,d}	0.02	0.46 ^{*d}	0.09	0.04	0.00	41.3	0.000
	IV	0.10	0.01	0.16	0.09	0.06	0.02	0.05	0.00	1.1	0.420
	V	0.06 ^{*b}	0.03	0.28 ^{*c,d}	0.07	<0.02	–	0.05	0.00	10.2	0.004
P-PO ₄ , мг/л	I	0.035	–	0.11	–	0.13	–	0.10	–	–	–
	II	0.036 ^{*b-d}	0.000	0.064 ^{*d}	0.007	0.073 ^{*d}	0.006	0.019	0.000	32.4	0.000
	III	0.034 ^{*b-d}	0.003	0.077 ^{*c,d}	0.002	0.10 ^{*d}	0.01	0.010	0.000	71.3	0.000
	IV	0.040 ^{*c,d}	0.000	0.040 ^{*d}	0.000	0.050 ^{*d}	0.010	0.013	0.000	21.5	0.000
	V	0.021 ^{*b,c}	0.005	0.043 ^{*d}	0.007	0.057 ^{*d}	0.004	0.016	0.000	17.2	0.001
Si, мг/л	I	3.7	–	3.6	–	1.4	–	2.6	–	–	–
	II	2.9 ^{*d}	0.2	3.3 ^{*d}	0.2	2.7 ^{*d}	0.3	1.1	0.0	29.3	0.000
	III	3.5 ^{*c,d}	0.1	3.6 ^{*c,d}	0.1	2.8 ^{*d}	0.1	1.2	0.0	229.9	0.000
	IV	1.6 ^{*c}	0.1	1.8 ^{*c}	0.1	2.1 ^{*d}	–	1.8	0.0	7.0	0.013
	V	1.1 ^{*b-d}	0.0	1.8 ^{*c,d}	0.1	2.5 ^{*d}	0.1	2.1	0.0	74.7	0.000
Fe, мг/л	I	0.26	–	0.15	–	0.17	–	0.24	–	–	–
	II	0.27 ^{*d}	0.02	0.26 ^{*d}	0.03	0.23 ^{*d}	0.02	0.13	0.00	10.3	0.004
	III	0.25 ^{*d}	0.02	0.21	0.01	0.23	0.04	0.17	0.00	2.8	0.106
	IV	0.21 ^{*b-d}	0.02	0.15 ^{*c}	0.01	0.07	0.01	0.12	0.00	14.0	0.002
	V	0.09 ^{*b}	0.01	0.13 ^{*c,d}	0.01	0.06	0.02	0.09	0.00	7.6	0.010

Фитопланктон р. Урал

Максимальным удельным видовым богатством фитопланктон отличался в 2017 г., статистически значимо превышая значения в 2016 г. ($p = 0.005$), 2018 г. ($p = 0.011$) и 2019 г. ($p = 0.001$) (Рис. 2А) за счет диатомовых, зеленых и динофитовых водорослей (Табл. 5). В 2016 г. отмечено минимальное число видов зеленых и криптофитовых, в 2019 г. – диатомовых водорослей. В 2018 и 2019 гг. в составе фитопланктона отсутствовали цианобактерии.

Наибольшая биомасса фитопланктона зарегистрирована в 2018 г., она статистически значимо превышала величины в 2016, 2017 и 2019 гг. ($p = 0.000$, 0.048 и 0.000 соответственно. При этом в 2016 г. и в 2019 г. биомасса была меньше, чем в 2017 г. ($p = 0.000$ и $p = 0.005$ соответственно) (Рис. 3А). Фитопланктон в 2017 и 2018 гг. характеризовался наибольшей биомассой диатомовых, в 2017 г. также криптофитовых, динофитовых и эвгленовых водорослей относительно других годов исследования (Табл. 5). Основу биомассы составляли диатомовые водоросли, но их максимальная доля обнаружена в 2018 г., минимальная – в 2017 г. (Табл. 5). В 2019 г. до наибольших значений относительно других годов наблюдений возрастала доля зеленых водорослей, в 2017 г. – эвгленовых, в 2019 и 2017 гг. – криптофитовых. В 2016 г. доминировала *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère (21.3%), в 2017 г. – *Euglena viridis* (O.F. Müller) Ehrenberg (16.9%), *Ulnaria ulna* (10.8%), *Surirella brebissonii* var. *kuetzingii* Krammer & Lange-Bertalot (10.0%), в 2018 г. – *Ulnaria ulna* (60.8%), *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (15.1%), в 2019 г. – *Stephanodiscus hantzschii* (24.1%) и *Chlamydomonas reinhardtii* P.A. Dangeard (10.9%).

В 2018 г. отмечалась наименьшая величина индекса Шеннона и наибольшая средняя индивидуальная масса клеток. Максимальная биомасса миксотрофных фитофлагеллят обнаружена в

Табл. 4. Коэффициенты корреляции между погодными условиями (апрель–май), гидрологическими параметрами (апрель–май) и гидрохимическими характеристиками плесов Ириклинского водохранилища в 2016–2019 гг. Обозначения как в Табл. 3. Жирным шрифтом выделены статистически значимые ($p < 0.05$) коэффициенты.

Показатель	Участок	O ₂	ПО	ХПК	БПК ₅	N-N _{H4}	N-NO ₃	P-P _{O4}	Si	Fe
Сумма атмосферных осадков	II	0.20	0.77	0.39	0.50	0.47	0.86	0.39	0.76	0.68
	III	0.17	0.99	0.47	0.45	0.65	0.84	0.33	0.83	0.19
	IV	0.32	0.50	0.30	0.09	0.02	0.53	0.37	-0.39	0.52
	V	0.22	0.04	0.09	0.51	0.22	0.78	0.19	-0.51	0.69
Уровень воды	II	0.28	0.96	0.44	0.71	0.66	0.92	0.71	0.94	0.83
	III	0.22	0.90	0.39	0.25	0.69	0.95	0.69	0.96	0.44
	IV	0.23	0.29	0.05	-0.10	0.16	0.45	0.73	-0.07	0.28
	V	0.25	0.20	0.46	0.54	0.24	0.58	0.53	-0.29	0.39
Объем притока	II	-0.23	0.80	0.84	0.72	0.77	0.82	0.39	0.86	0.86
	III	-0.26	0.82	0.71	0.60	0.95	0.73	0.45	0.97	0.53
	IV	-0.26	0.35	0.39	0.13	0.38	0.37	0.64	-0.33	0.60
	V	-0.30	0.49	0.20	0.14	0.70	0.31	0.19	-0.66	0.24
Объем сброса	II	0.31	0.62	0.16	0.33	0.28	0.74	0.28	0.60	0.50
	III	0.29	0.93	0.34	0.38	0.46	0.75	0.19	0.66	0.02
	IV	0.49	0.51	0.26	0.09	-0.13	0.52	0.18	-0.40	0.45
	V	0.36	-0.15	-0.01	0.56	0.02	0.87	0.11	-0.41	0.79

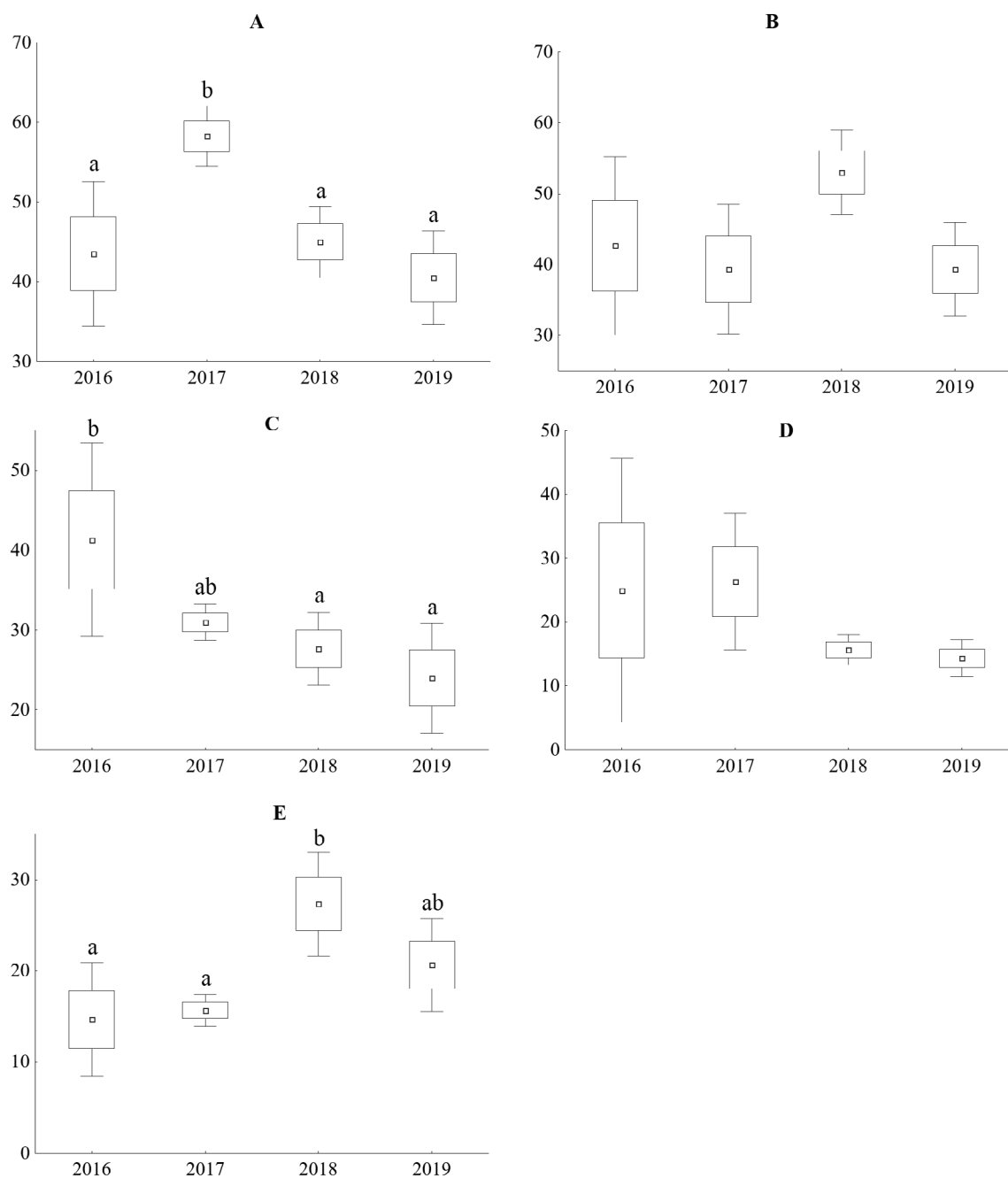


Рис. 2. Удельное видовое богатство фитопланктона р. Урал (А), Чапаевского (В), Софинского (С), Таналык-Суундукского (D) и Приплотинного (E) плесов Ириклинского водохранилища в мае 2016–2019 гг.

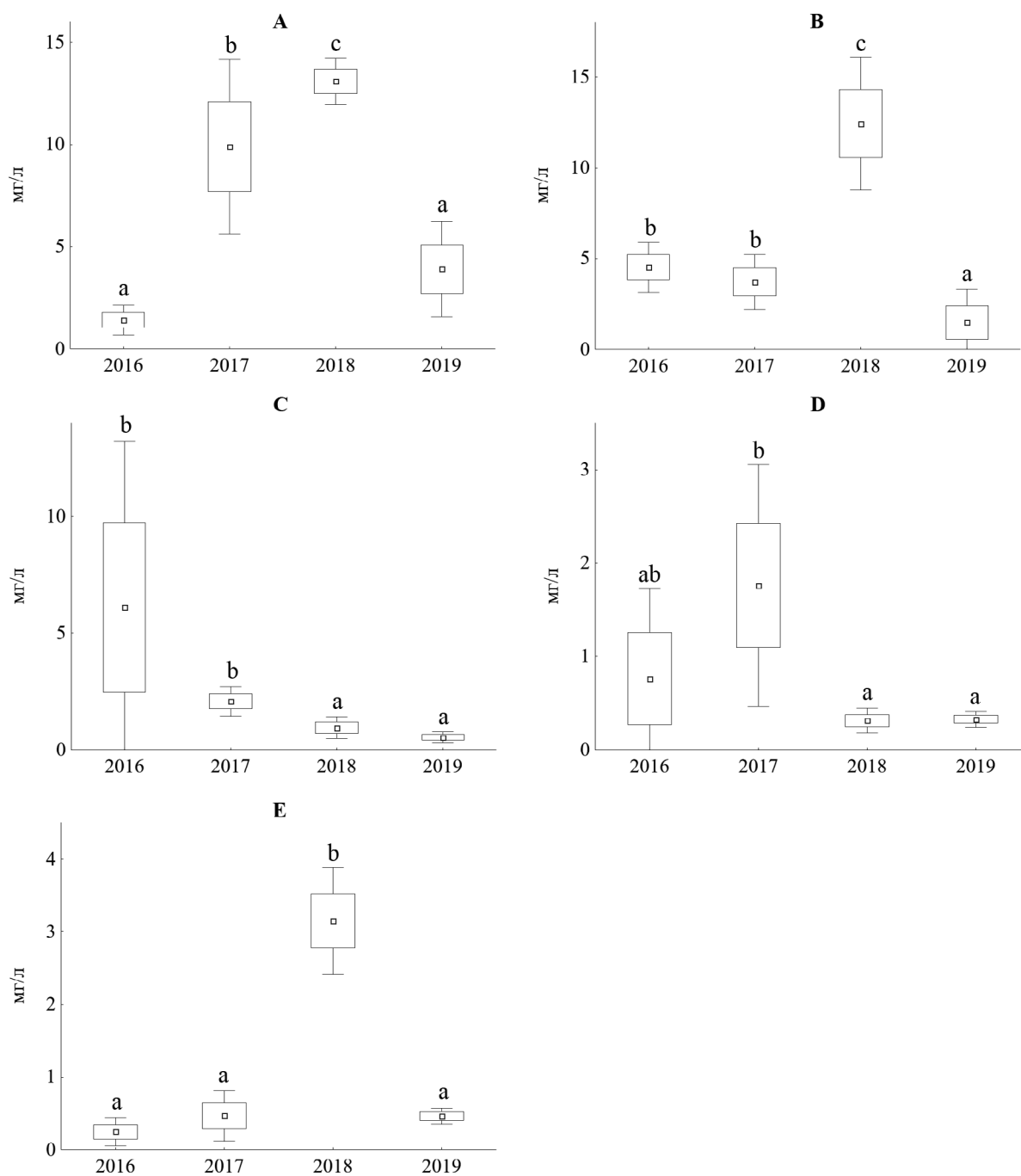


Рис. 3. Биомасса фитопланктона р. Урал (А), Чапаевского (В), Софинского (С), Таналык-Суундукского (D) и Приплотинного (Е) плесов Ириклинского водохранилища в мае 2016–2019 гг.

Табл. 5. Средние значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*) показателей фитопланктона незарегулированного участка р. Урал в мае 2016–2019 гг. *Sp* – число видов в пробе; *B* – биомасса; *Bmix* – биомасса микротофров; *H* – индекс Шеннона; *S* – индекс сапробности; *AICM* – средняя индивидуальная масса клеток; *F* – критерий Фишера, *p* – уровень значимости. Статистически значимые различия между исследованными годами по ANOVA ($p < 0.05$) выделены жирным шрифтом; * – статистически значимые различия по Tukey's HSD test ($p < 0.05$).

Показатель	Таксон	2016 ^a			2017 ^b			2018 ^c			2019 ^d			<i>F</i>	<i>p</i>
		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>			
<i>Sp</i>	Vacillariophyta	23.5 ^{*b,d}	2.5	29.8 ^{*c,d}	1.8	23.3 ^{*d}	1.7	16.0	3.9	8.0	0.003				
	Cyanobacteria	0.5	0.3	0.5	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	2.0	0.168				
	Chlorophyta	12.5 ^{*b-d}	1.0	19.3 ^{*c}	0.5	15.8	0.5	18.3	2.9	10.1	0.001				
	Cryptophyta	2.5 ^{*b-d}	0.6	4.3	0.5	4.5	0.3	4.0	0.0	4.4	0.026				
	Dinophyta	0.0 ^{*b}	–	1.3 ^{*c,d}	0.3	0.0	–	0.3	0.5	11.3	0.001				
	Euglenophyta	2.3	0.9	2.0	–	1.3	0.3	0.8	1.5	1.4	0.291				
<i>B</i> , мг/л	Vacillariophyta	1.06 ^{*b,c}	0.29	6.13 ^{*c,d}	1.42	11.96 ^{*d}	0.55	2.46	1.55	31.7	0.000				
	Cyanobacteria	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00	–	0.00	0.00	1.1	0.396				
	Chlorophyta	0.20 ^{*b-d}	0.03	1.31	0.28	1.26	0.74	1.16	0.74	1.4	0.281				
	Cryptophyta	0.04 ^{*b,c}	0.02	0.50	0.09	0.34	0.09	0.22	0.09	7.8	0.004				
	Dinophyta	0.00 ^{*b-d}	–	0.13 ^{*c,d}	0.04	0.00	–	0.01	0.02	10.9	0.001				
	Euglenophyta	0.07 ^{*b-d}	0.03	1.78 ^{*c,d}	0.49	0.27	0.11	0.03	0.06	10.9	0.001				
Доля в общей <i>B</i> , %	Vacillariophyta	74.2 ^{*b-d}	1.4	60.8 ^{*c}	3.4	86.7 ^{*d}	4.6	62.2	6.4	12.9	0.000				
	Cyanobacteria	0.3	0.2	0.1	0.03	0.0	–	0.0	0.0	1.6	0.235				
	Chlorophyta	15.6 ^{*d}	2.0	13.3 ^{*d}	0.2	8.8 ^{*d}	5.0	29.7	4.2	9.6	0.002				
	Cryptophyta	2.6 ^{*d}	0.8	5.6 ^{*c}	1.1	2.5 ^{*d}	0.7	6.3	2.6	3.9	0.038				
	Dinophyta	0.0 ^{*b}	–	1.4 ^{*c,d}	0.4	0.0	–	0.1	0.2	13.1	0.000				
	Euglenophyta	4.4 ^{*b}	1.5	18.4 ^{*c,d}	2.7	1.9	0.8	0.8	1.7	25.1	0.000				
<i>Bmix</i> , мг/л		0.144 ^{*b}	0.048	2.414 ^{*c,d}	0.581	0.608	0.132	0.268	0.085	12.4	0.001				
<i>H</i> , бит/мг		4.09 ^{*c}	0.21	4.21 ^{*c}	0.10	2.36 ^{*d}	0.07	4.00	0.15	47.0	0.000				
<i>S</i>		2.09 ^{*b}	0.05	2.34 ^{*c}	0.04	2.13	0.03	2.16	0.23	2.6	0.099				
<i>AICM</i> , 10 ⁻⁹ г		0.33 ^{*c}	0.02	0.22 ^{*c}	0.02	1.13 ^{*d}	0.10	0.35	0.07	60.2	0.000				

Табл. 6. Средние (значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*)) показателей фитопланктона Чапаевского плеса в мае 2016–2019 гг. Обозначения как в Табл. 5.

Показатель	Таксон	2016 ^a			2017 ^b			2018 ^c			2019 ^d			<i>F</i>	<i>p</i>
		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>		<i>m</i>	<i>SD</i>			
<i>Sp</i>	Bacillariophyta	17.3 ^{*d}	1.8		16.3 ^{*d}	1.5		16.0 ^{*d}	1.5		8.3	1.5	8.3	0.008	
	Cyanobacteria	0.7 ^{*c,d}	0.3		1.3 ^{*c,d}	0.3		3.3	0.3		4.3	1.5	10.5	0.004	
	Chlorophyta	16.0	3.5		13.7	1.8		18.7	2.2		16.0	4.0	0.7	0.603	
	Cryptophyta	5.0 ^{*b}	0.6		0.0 ^{*c,d}	–		4.0	1.0		3.3	0.6	13.0	0.002	
	Dinophyta	0.7	0.7		1.3	0.3		1.0	0.6		1.3	0.6	0.4	0.752	
	Euglenophyta	2.3 ^{*c}	0.3		4.7 ^{*c}	1.2		8.3 ^{*d}	1.2		4.0	1.7	6.4	0.016	
<i>B</i> , мг/л	Bacillariophyta	3.756 ^{*c,d}	0.379		2.873 ^{*c}	0.695		10.53 ^{*d}	1.57		0.459	0.468	23.4	0.000	
	Cyanobacteria	0.001	0.001		0.035	0.015		0.024	0.004		0.042	0.040	1.6	0.269	
	Chlorophyta	0.402	0.293		0.246	0.062		0.399	0.086		0.180	0.156	0.5	0.709	
	Cryptophyta	0.187	0.012		0.000	–		0.232	0.053		0.136	0.142	4.2	0.047	
	Dinophyta	0.070	0.070		0.168	0.054		0.079	0.044		0.052	0.036	1.1	0.415	
	Euglenophyta	0.092 ^{*c}	0.024		0.359	0.130		1.117	0.235		0.613	0.894	2.2	0.160	
Доля в общей <i>B</i> , %	Bacillariophyta	84.3 ^{*d}	5.5		76.3 ^{*d}	2.6		84.7 ^{*d}	1.4		32.2	2.2	61.6	0.000	
	Cyanobacteria	0.04 ^{*d}	0.02		1.1	0.6		0.2 ^{*d}	0.03		7.0	6.7	2.8	0.106	
	Chlorophyta	7.6	4.7		7.0	2.0		3.3 ^{*d}	0.8		14.2	3.2	2.7	0.115	
	Cryptophyta	4.2 ^{*b,d}	0.4		0.0 ^{*d}	–		1.9 ^{*d}	0.4		9.7	4.1	11.8	0.003	
	Dinophyta	1.2	1.2		4.4	0.5		0.6	0.4		6.8	7.1	1.8	0.230	
	Euglenophyta	2.2 ^{*d}	0.7		10.4	3.8		8.8 ^{*d}	0.8		28.2	19.0	3.6	0.064	
<i>Bmix</i> , мг/л		0.350	0.088		0.531	0.123		1.428	0.283		0.805	1.022	2.0	0.197	
<i>H</i> , бит/мг		3.10 ^{*d}	0.38		3.42 ^{*c}	0.13		2.54 ^{*d}	0.05		3.90	0.27	7.1	0.012	
<i>S</i>		2.32 ^{*d}	0.11		2.38 ^{*d}	0.06		2.54 ^{*d}	0.01		2.13	0.14	5.5	0.024	
<i>AICM</i> , 10 ⁻⁹ г		0.678 ^{*d}	0.11		0.983 ^{*d}	0.29		0.695 ^{*d}	0.06		0.133	0.099	5.0	0.031	

2017 г. (Табл. 5). По значениям индекса сапробности воды реки во все годы характеризовались β -мезосапробными условиями, в 2017 г. зарегистрирована его максимальная величина (Табл. 5). По шкале С.П. Китаева (2007) воды р. Урал в 2016 г. имели статус α -мезотрофных, в 2017 и 2018 гг. – β -эвтрофных, 2019 г. – β -мезотрофных.

Основные изменения фитопланктона связаны с количеством атмосферных осадков, при увеличении которого возрастало его удельное видовое богатство ($r = 0.87$), удельное видовое богатство Bacillariophyta ($r = 0.80$), Dinophyta ($r = 0.79$) и Cyanobacteria ($r = 0.63$), биомасса Cryptophyta ($r = 0.61$), Dinophyta ($r = 0.82$), Euglenophyta ($r = 0.84$) и миксотрофных фитофлагеллят ($r = 0.84$). Кроме этого, выявлено, что при увеличении концентрации $N-NO_3$ и $P-PO_4$ возрастала общая биомасса фитопланктона ($r = 0.72$ и 0.82), биомасса Bacillariophyta ($r = 0.62$ и 0.92), а при увеличении содержания $P-PO_4$ повышалась средняя индивидуальная масса клеток ($r = 0.84$), но снижался индекс Шеннона ($r = -0.87$).

Фитопланктон Чапаевского плеса

Максимальное удельное видовое богатство фитопланктона зафиксировано в 2018 г., хотя статистически подтвержденных межгодовых различий не обнаружено (Рис. 2В). В то же время отмечено статистически значимое увеличение числа видов эвгленовых водорослей (Табл. 6). В 2018 и 2019 гг. зарегистрировано увеличение удельного видового богатства цианобактерий, в 2019 г. – сокращение числа видов диатомовых водорослей в пробе.

Наибольшая биомасса фитопланктона отмечена в 2018 г., она статистически значимо превышала величины, обнаруженные в 2016 г. ($p = 0.001$), 2017 г. ($p = 0.000$) и 2019 г. ($p = 0.000$) за счет диатомовых водорослей (Рис. 3В, Табл. 6). Наименьшая биомасса наблюдалась в 2019 г. Во все годы ее основу формировали диатомовые водоросли, но в 2019 г. их доля сокращалась, а доля цианобактерий, зеленых, криптофитовых, динофитовых и эвгленовых возрастала (Табл. 6). В 2016 г. в составе доминантов обнаружены *Cyclotella meneghiniana* Kützing (34.1%), *Ulnaria ulna* (21.8%), в 2017 и 2018 гг. – *Stephanodiscus hantzschii* (46 и 62% соответственно), в 2019 г. – *Trachelomonas* sp. (31%).

Максимальное значение индекса Шеннона отмечено в 2019 г., оно статистически значимо превышало данные 2016 и 2018 гг. (Табл. 6). Средняя индивидуальная масса клеток в 2019 г. была статистически значимо меньше, чем в другие годы (Табл. 6). Статистически подтвержденных различий биомассы миксотрофных фитофлагеллят за период исследований не выявлено, однако ее наибольшая величина зарегистрирована в 2018 г., наименьшая – в 2016 г. (Табл. 6). По значению индекса сапробности воды плеса в 2016, 2017 и 2019 гг. характеризовались β -мезосапробными условиями. В 2018 г. индекс отражал переходный статус водоема от β -мезо- к α -мезосапробным условиям (Табл. 6). По шкале С.П. Китаева (2007) трофический статус плеса в 2016 г. соответствовал α -эвтрофным водам, 2017 г. – β -мезотрофным, 2018 г. – β -эвтрофным, 2019 г. – α -мезотрофным.

Значительную роль в межгодовых изменениях фитопланктона играла динамика уровня воды, при увеличении которого возрастали число видов Bacillariophyta ($r = 0.77$) и средняя индивидуальная масса клеток ($r = 0.80$), сокращались такие показатели, как число видов Cyanobacteria ($r = -0.71$), их доля в общей биомассе ($r = -0.60$), а также доля Cryptophyta ($r = -0.86$) и Euglenophyta ($r = -0.60$). С концентрацией $P-PO_4$, положительно коррелирующей с количеством атмосферных осадков, объемом притока и уровнем воды, возрастали общая биомасса фитопланктона ($r = 0.75$), число видов Bacillariophyta в пробе ($r = 0.65$), их биомасса ($r = 0.77$) и доля в общей биомассе ($r = 0.72$), средняя индивидуальная масса клеток ($r = 0.61$), а также индекс сапробности ($r = 0.76$), но снижался индекс Шеннона ($r = -0.64$).

Фитопланктон Софинского плеса

В 2016 г. число видов фитопланктона в пробе было статистически значимо выше, чем в 2018 г. ($p = 0.033$) и 2019 г. ($p = 0.011$) (Рис. 2С). Кроме этого, в 2016 г. отмечено максимальное число видов диатомовых водорослей, а в 2019 г. – цианобактерий (Табл. 7).

Наибольшая биомасса фитопланктона наблюдалась в 2016 г., наименьшая – в 2019 г. (Рис. 3С). В 2016 г. зарегистрирована наибольшая биомасса эвгленовых, в 2019 г. – динофитовых. В 2018 и 2019 гг., по сравнению с 2016 и 2017 гг., снижалась биомасса криптоноад (Табл. 7). Основу биомассы в 2016–2018 гг. составляли диатомовые, в 2019 г. – криптофитовые и динофитовые водоросли (Табл. 7). В 2018 и 2019 гг. значительно возрастала доля зеленых водорос-

Табл. 7. Средние значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*) показателей фитопланктона Софинского плеса в мае 2016–2019 гг. Обозначения как в Табл. 5.

Показатель	Таксон	2016 ^a		2017 ^b		2018 ^c		2019 ^d		<i>F</i>	<i>p</i>
		<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>		
<i>Sp</i>	Vacillariophyta	19.7 ^{*b-d}	3.8	10.7 ^{*d}	0.7	8.0	1.5	2.7	2.5	10.3	0.004
	Cyanobacteria	0.3 ^{*d}	0.3	0.3 ^{*b-d}	0.3	0.3 ^{*d}	0.3	3.3	0.6	20.3	0.000
	Chlorophyta	10.7	1.8	10.7	0.7	11.3	1.2	11.3	2.1	0.1	0.962
	Cryptophyta	4.7 ^{*b}	0.7	6.7 ^{*d}	0.3	5.3	0.3	5.0	1.0	3.1	0.091
	Dinophyta	0.3	0.3	0.3	0.3	0.7	0.3	1.3	0.6	2.0	0.193
	Euglenophyta	3.7 ^{*d}	1.5	1.3	0.3	0.7	1.3	0.3	0.6	2.9	0.103
<i>B</i> , мг/л	Vacillariophyta	4.595	3.237	1.073	0.200	0.500	0.254	0.028	0.024	1.6	0.258
	Cyanobacteria	0.000	0.000	0.007	0.007	0.001	0.001	0.005	0.003	0.7	0.555
	Chlorophyta	0.128	0.014	0.145	0.010	0.146	0.045	0.090	0.060	0.8	0.551
	Cryptophyta	0.874 ^{*c,d}	0.271	0.789 ^{*c,d}	0.191	0.208	0.065	0.226	0.119	4.3	0.045
	Dinophyta	0.005 ^{*d}	0.005	0.014 ^{*d}	0.014	0.011 ^{*d}	0.007	0.175	0.103	7.2	0.011
	Euglenophyta	0.467 ^{*b-d}	0.208	0.039	0.017	0.046	0.029	0.009	0.015	4.3	0.044
Доля в общей <i>B</i> , %	Vacillariophyta	65.1 ^{*d}	9.7	51.7 ^{*d}	4.6	44.7 ^{*d}	16.4	4.3	3.7	7.0	0.012
	Cyanobacteria	0.0	0.0	0.3 ^{*d}	0.3	0.2 ^{*d}	0.2	1.0	0.3	3.9	0.056
	Chlorophyta	3.7 ^{*c,d}	1.6	7.3 ^{*c,d}	0.9	18.7	6.9	16.5	6.2	4.5	0.043
	Cryptophyta	20.9	8.3	37.5	5.3	25.1	10.5	43.4	15.5	1.5	0.280
	Dinophyta	0.0 ^{*d}	0.0	0.6 ^{*d}	0.6	1.7 ^{*d}	1.3	33.4	12.3	20.3	0.000
	Euglenophyta	9.5 ^{*b,d}	2.0	2.3	1.4	4.5	3.2	1.4	2.4	2.9	0.102
<i>Bmix</i> , мг/л		1.353 ^{*c,d}	0.427	0.846	0.172	0.266	0.049	0.410	0.145	4.3	0.043
<i>H</i> , бит/мг		3.86 ^{*d}	0.05	3.48 ^{*d}	0.11	3.19	0.38	2.87	0.38	3.5	0.071
<i>S</i>		2.14	0.03	2.01	0.04	2.08	0.13	2.13	0.16	0.6	0.660
<i>AICM</i> , 10 ⁻⁹ г		1.27 ^{*d}	0.40	0.67	0.02	0.61	0.11	0.14	0.08	4.9	0.032

Табл. 8. Средние значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*) показателей фитопланктона Таналык-Суундукского плеса в мае 2016–2019 гг. Обозначения как в Табл. 5.

Показатель	Таксон	2016 ^a		2017 ^b		2018 ^c		2019 ^d		F	p
		m	SD	m	SD	m	SD	m	SD		
<i>Sp</i>	Vacillariophyta	10.3	4.9	13.3	6.1	4.7	0.3	3.3	1.2	1.4	0.299
	Cyanobacteria	0.3 ^{*d}	0.3	0.3 ^{*d}	0.3	0.7	0.3	1.7	0.6	3.6	0.066
	Chlorophyta	8.0	3.5	6.0	1.0	5.3	0.3	4.0	1.0	0.8	0.525
	Cryptophyta	4.0	2.1	4.7	1.2	3.7	0.7	3.7	0.6	0.1	0.933
	Dinophyta	1.0	1.0	1.7	0.3	1.0	0.6	1.7	0.6	0.4	0.770
	Euglenophyta	0.3	0.3	0.0	–	0.3	0.3	0.0	0.0	0.7	0.596
<i>B</i> , мг/л	Vacillariophyta	0.231	0.183	0.473	0.314	0.065	0.012	0.055	0.047	1.1	0.388
	Cyanobacteria	0.000	0.000	0.004	0.004	0.001	0.001	0.001	0.001	0.6	0.615
	Chlorophyta	0.219	0.197	0.206	0.135	0.133	0.038	0.038	0.006	0.5	0.709
	Cryptophyta	0.265	0.134	0.684	0.359	0.092	0.036	0.094	0.035	2.1	0.180
	Dinophyta	0.021	0.021	0.392	0.281	0.012	0.007	0.138	0.078	1.5	0.280
	Euglenophyta	0.003	0.003	0.000	–	0.009	0.009	0.000	0.000	0.8	0.539
Доля в общей <i>B</i> , %	Vacillariophyta	46.6 ^{*d}	21.5	38.8	19.2	23.8	7.9	16.7	11.8	0.8	0.531
	Cyanobacteria	2.0	2.0	0.7	0.7	0.6	0.3	0.4	0.2	0.4	0.730
	Chlorophyta	16.5 ^{*c}	9.9	9.2 ^{*c}	4.1	40.8 ^{*d}	4.0	11.7	1.7	6.4	0.016
	Cryptophyta	28.9	17.6	29.6	12.4	26.7	7.9	29.1	8.0	0.0	0.998
	Dinophyta	3.6 ^{*b,d}	3.6	21.4 ^{*c}	8.8	3.3 ^{*d}	2.0	42.1	20.7	5.7	0.022
	Euglenophyta	0.6	0.5	0.00	–	4.8	4.7	0.0	0.0	0.9	0.473
<i>Bmix</i> , мг/л		0.30	0.26	1.12	1.04	0.11	0.06	0.232	0.066	2.2	0.169
<i>H</i> , бит/мг		2.97	0.94	3.61	0.26	2.83	0.05	2.69	0.36	0.7	0.599
<i>S</i>		2.06	0.18	1.71	0.08	1.82	0.14	1.86	0.30	1.0	0.446
<i>AICM</i> , 10 ⁻⁹ г		0.15 ^{*b,c}	0.10	0.39 ^{*d}	0.07	0.43 ^{*d}	0.18	0.103	0.024	7.2	0.012

лей, в 2016 г. – эвгленовых водорослей. Среди доминирующих видов в 2016 г. отмечены *Ulnaria ulna* (30.1%), в 2017 и 2018 гг. – *Cryptomonas curvata* Ehrenberg (29.4 и 17.5% соответственно), *Stephanodiscus hantzschii* (10 и 26%), *Surirella brebissonii* var. *kuetzingii* (13.2 и 15.7%), в 2019 г. – *Gymnodinium helveticum* Penard (31.4%), *Cryptomonas ovata* Ehrenberg (16.3%) и *Komma caudata* (L. Geitler) D.R.A. Hill (15.4%).

Наибольшие величины индекса Шеннона зарегистрированы в 2016 и 2017 гг., наименьшая – в 2019 г. (Табл. 7). Аналогично изменялась средняя индивидуальная масса клеток (Табл. 7). Максимальная биомасса миксотрофных фитофлагеллят обнаружена в 2016 г. (Табл. 7). По индексу сапробности воды плеса во все годы исследований характеризовались β -мезосапробными условиями (Табл. 7). По шкале С.П. Китаева (2007) воды плеса в 2016 г. соответствовали α -эвтрофному статусу, в 2017 г. – β -мезотрофному, а в 2018 и 2019 гг. – олиготрофному.

Корреляционный анализ выявил положительную связь объема притока и уровня воды с удельным видовым богатством фитопланктона ($r = 0.76$), числом видов Bacillariophyta ($r = 0.84$), биомассой Cryptophyta ($r = 0.78$), индексом Шеннона ($r = 0.70$), отрицательную – с удельным видовым богатством Cyanobacteria ($r = -0.88$), биомассой Dinophyta ($r = -0.76$) и биомассой миксотрофных фитофлагеллят ($r = -0.76$). Общая биомасса фитопланктона положительно коррелировала с БПК₅ ($r = 0.87$), которое возрастало при увеличении объема притока.

Фитопланктон Таналык-Суундукского плеса

Статистически подтвержденных межгодовых различий удельного видового богатства фитопланктона не обнаружено, однако наибольшие значения отмечены в 2016 и 2017 гг., наименьшие – в 2019 и 2018 гг. (Рис. 2D). В 2019 г. статистически значимо выше число видов цианобактерий (Табл. 8).

В 2018 и 2019 гг. биомасса фитопланктона была меньше, чем в 2017 г. ($p = 0.038$ и 0.040 соответственно) (Рис. 3D). В 2019 г. значительно снижалась биомасса практически всех таксономических групп (Табл. 8). Максимальную долю в общей биомассе фитопланктона в 2016 и 2017 гг. составляли диатомовые, в 2018 г. – зеленые, в 2019 г. – динофитовые водоросли (Табл. 8). В 2016 г. доминировали *Rhodomonas lens* Pascher & Ruttner (18.6%), *Tetraselmis cordiformis* (H.J. Carter) F. Stein (14%), в 2017 г. – *Gymnodinium helveticum* (15.9%), *Rhodomonas lens* (12.5%), *Cryptomonas curvata* (10.3%), в 2018 г. – не определенные до вида представители семейства Volvocaceae (28.6%), *Cryptomonas curvata* (25.5%), *Asterionella formosa* Hassall (10.6%), в 2019 г. – *Gymnodinium helveticum* (21.8%), *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Dujardin (18.3%), *Komma caudata* (11%) и *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová (10.3%).

Статистически значимые различия индекса Шеннона отсутствовали, однако наибольшая его величина зарегистрирована в 2017 г., наименьшая – в 2019 г. (Табл. 8). В 2018 и 2017 гг. фитопланктон отличался максимальной средней индивидуальной массой клеток, в 2019 г. – минимальной (Табл. 8). Биомасса миксотрофных фитофлагеллят статистически значимо не различалась, однако ее наибольшее значение отмечено в 2017 г., наименьшее – в 2018 г. (Табл. 8). По величинам индекса сапробности воды плеса ежегодно относились к категории β -мезосапробных, однако максимальное его значение отмечено в 2016 г., минимальное – в 2017 г. (Табл. 8). По шкале С.П. Китаева (2007) трофический статус вод плеса в 2016 г. соответствовал олиготрофным, 2018 и 2019 гг. – ультраолиготрофным, 2017 г. – α -мезотрофным водам.

Удельное видовое богатство Bacillariophyta ($r = 0.59$), общая биомасса ($r = 0.68$), биомасса Cryptophyta ($r = 0.64$) возрастали при увеличении суммы атмосферных осадков, однако при этом сокращалось число видов Cyanobacteria ($r = -0.71$). Биомасса миксотрофных фитофлагеллят положительно коррелировала с цветностью воды ($r = 0.55$) и ПО ($r = 0.72$), а величина индекса сапробности – отрицательно с содержанием O₂ в воде ($r = -0.58$).

Фитопланктон Приплотинного плеса

Удельное видовое богатство фитопланктона в 2018 г. было статистически значимо больше, чем в 2016 г. ($p = 0.008$) и 2017 г. ($p = 0.012$) (Рис. 2E) за счет увеличения числа видов диатомовых водорослей (Табл. 9). В 2019 г. фитопланктон отличался наибольшим удельным видовым богатством зеленых водорослей относительно других периодов наблюдений, хотя статистически значимые различия с 2017 и 2018 гг. отсутствовали.

Биомасса фитопланктона в 2018 г. была выше, чем в 2016, 2017 и 2019 гг. ($p = 0.000$) (Рис. 3E) за счет Bacillariophyta и Chlorophyta (Табл. 9). В 2016 г. основа биомассы представлена Cryptophyta

Табл. 9. Средние значения (*m*) и стандартное отклонение (*SD*) показателей фитопланктона Припютинного плеса в мае 2016–2019 гг. Обозначения как в Табл. 5.

Показатель	Таксон	2016 ^a		2017 ^b		2018 ^c		2019 ^d		<i>F</i>	<i>p</i>
		<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>	<i>m</i>	<i>SD</i>		
<i>Sp</i>	Vacillariophyta	5.7 ^{*c}	1.7	4.0 ^{*c}	0.6	15.7	3.0	9.7	3.1	7.2	0.012
	Cyanobacteria	1.3	0.3	0.7	0.3	1.0	0.6	0.3	0.6	1.1	0.400
	Chlorophyta	2.3 ^{*d}	0.7	3.3	0.7	4.3	0.3	5.7	2.1	3.3	0.078
	Cryptophyta	4.7	1.2	5.7	0.3	4.7	0.3	3.7	1.2	1.3	0.350
	Dinophyta	0.7 ^{*b}	0.3	2.0	–	1.3	0.3	1.3	0.6	3.6	0.067
	Euglenophyta	0.0	–	0.0	–	0.0	–	0.0	0.0	–	–
<i>B</i> , мг/л	Vacillariophyta	0.058 ^{*b-d}	0.019	0.050 ^{*c,d}	0.012	0.726 ^{*d}	0.124	0.152	0.014	26.2	0.000
	Cyanobacteria	0.000	0.000	0.015	0.012	0.005	0.003	0.000	0.000	1.3	0.351
	Chlorophyta	0.010 ^{*c}	0.006	0.023 ^{*c}	0.003	2.006 ^{*d}	0.305	0.064	0.026	41.8	0.000
	Cryptophyta	0.157	0.065	0.252	0.086	0.288 ^{*d}	0.026	0.071	0.074	2.7	0.117
	Dinophyta	0.021	0.019	0.129	0.082	0.121	0.062	0.174	0.054	1.4	0.311
	Euglenophyta	0.000	–	0.000	–	0.000	–	0.000	0.000	–	–
Доля в общей <i>B</i> , %	Vacillariophyta	28.8 ^{*b}	7.3	11.9 ^{*d}	2.1	22.8	1.5	33.7	7.2	4.6	0.038
	Cyanobacteria	0.2	0.1	4.2	3.8	0.2	0.1	0.0	0.0	1.1	0.398
	Chlorophyta	4.2 ^{*c,d}	1.2	5.8 ^{*c,d}	1.3	63.4 ^{*d}	3.1	13.7	3.7	177.9	0.000
	Cryptophyta	59.1 ^{*c,d}	10.1	55.6 ^{*c,d}	4.9	9.5	1.4	13.9	11.9	16.0	0.001
	Dinophyta	7.7 ^{*d}	4.3	22.5	7.2	4.2 ^{*d}	2.0	38.6	13.5	7.3	0.011
	Euglenophyta	0.0	–	0.0	–	0.0	–	0.0	0.0	–	–
<i>Bmix</i> , мг/л		0.178	0.076	0.381	0.168	0.409	0.086	0.246	0.078	1.1	0.398
<i>H</i> , бит/мг		2.95	0.30	3.18 ^{*c}	0.15	2.34	0.22	2.90	0.49	2.1	0.175
<i>S</i>		1.91	0.11	1.81	0.08	1.73	0.06	1.90	0.11	1.2	0.364
<i>AICM</i> , 10 ⁻⁹ г		0.18 ^{*b-d}	0.08	0.13	0.03	0.42	0.02	0.098	0.033	10.1	0.004

и Bacillariophyta, в 2017 г. – Cryptophyta и Dinophyta, в 2018 г. – Chlorophyta, в 2019 г. – Dinophyta и Bacillariophyta (Табл. 9). Среди доминирующих в 2016 г. отмечены виды рода *Cryptomonas* (41.5%), в 2017 г. – *Komma caudata* (15.2%), *Cryptomonas curvata* (12.4%), *Rhodomonas lens* (12%), *Ceratium hirundinella* (19,5%), в 2018 г. – представители семейства Volvocaceae (61.9%), в 2019 г. – *Gymnodinium helveticum* (36.5%) и *Monoraphidium contortum* (10.8%).

Максимальной величиной индекса Шеннона характеризовался фитопланктон в 2017 г., минимальной – в 2018 г. ($p = 0.042$) (Табл. 9). В 2018 г. средняя индивидуальная масса клеток статистически значимо превышала значения, отмеченные в 2016, 2017 и 2019 гг. (Табл. 9). В 2018 г. фитопланктон также отличался максимальной биомассой миксотрофных фитофлагеллят, что, однако, не подтверждалось статистически (Табл. 9). Межгодовых изменений индекса сапробности не наблюдалось, в течение времени изучения плеса характеризовался β -мезосапробными условиями (Табл. 9). По величине биомассы фитопланктона трофический статус плеса лишь в 2018 г. соответствовал β -мезотрофному, а в 2016, 2017 и 2019 гг. – ультраолиготрофному (Китаев, 2007).

Ведущую роль в изменении ряда показателей фитопланктона в плесе играл объем сброса, при увеличении которого сокращалось удельное видовое богатство фитопланктона ($r = -0.62$), число видов Bacillariophyta ($r = -0.69$), общая биомасса ($r = -0.58$), биомасса Bacillariophyta ($r = -0.66$) и Chlorophyta ($r = -0.60$). Общая биомасса фитопланктона ($r = 0.76$), биомасса Bacillariophyta ($r = 0.67$), Chlorophyta ($r = 0.74$) и Cryptophyta ($r = 0.69$) возрастали при увеличении концентрации $P-PO_4$. С суммой атмосферных осадков положительно связана биомасса миксотрофных фитофлагеллят ($r = 0.93$).

Обсуждение результатов

Ежегодные колебания погодных и гидрологических условий весной вызывали изменения фитопланктона исследованной акватории. Однако комплекс ведущих факторов на ее разнотипных участках различался, в результате чего максимумы количественных характеристик микроводорослей в них формировались в разные годы.

Для незарегулированного участка р. Урал была характерна высокая биомасса фитопланктона, основу которой составляли Bacillariophyta и Chlorophyta, что наблюдается в высокотрофных водотоках (Охупкин, 1997). Необходимо отметить, что в исследованиях, проведенных в 60-х гг. прошлого века, отмечалась бедность количественного развития фитопланктона реки (Батурина, 1970b), а в среднем ее течении биомасса фитопланктона варьировала в пределах 0.11–0.92 мг/л с максимальными значениями вблизи крупных городов (Порядина, 1973a, b). Полученные данные позволяют сделать предположение об увеличении нагрузки на водосбор реки, приводящей к поступлению в воду дополнительного количества биогенных и органических веществ. Наиболее ярко это проявляется в условиях максимального поверхностного стока, который в период наших исследований наблюдался в 2017 г. В результате в воде повысилась концентрация питательных веществ, возросла биомасса фитопланктона, биомасса цианобактерий и миксотрофных фитофлагеллят, в составе доминантов появился вид-индикатор полисапробных вод – *Euglena viridis*, повысился индекс сапробности. Средняя индивидуальная масса клеток и индекс Шеннона, наоборот, понизились.

Ведущее значение в межгодовых изменениях фитопланктона реки имела также температура воды, при повышении которой до максимума в 2018 г. возрастала биомасса сообщества, трофический статус вод реки, а среди доминирующих видов обнаруживался *Stephanodiscus hantzschii* – индикатор α -мезосапробных условий. При минимальном значении температуры воды в 2016 г. была зарегистрирована наименьшая биомасса фитопланктона даже на фоне более высокой суммы атмосферных осадков и объема притока, чем в 2018 г.

В верхнем из изученных плесов водохранилища – Чапаевском – наиболее трофные условия формировались в 2018 г. На это указывает максимальная биомасса фитопланктона и значение индекса сапробности, минимальный индекс Шеннона, а также сокращение числа доминирующих видов и появление среди них индикатора α -мезосапробных вод *Stephanodiscus hantzschii*. Он составлял наибольшую долю в общей биомассе фитопланктона. По всей видимости, в 2018 г. изменения соотношения объемов притока и сброса, а также уровень воды обеспечивали в плесе наибольшую аккумуляцию питательных веществ, поступающих с водами р. Урал. Наибольшее снижение объема сброса и сокращение объема притока при оптимальном уровне воды, способствующем расположению границы зоны переменного подпора в Чапаевском плесе, определяло максимальное поступление и аккумуляцию здесь веществ, транспортируемых рекой. Об этом свидетельствуют наибольшие показатели ряда химических характеристик воды.

При изучении Можайского водохранилища выявлено, что наибольший объем половодья обеспечивает поступление с водосбора питательных веществ, что приводит к выраженному повышению обилия фитопланктона (Даценко и др., 2017). Однако в Чапаевском плесе весной 2017 г., который характеризовался максимальным уровнем воды, суммой атмосферных осадков, объемами притока и сброса, а также максимальной температурой воды и высокими концентрациями питательных веществ, не отмечено значимого увеличения биомассы фитопланктона. Мы полагаем, что направление изменений сообществ зависит от соотношения ряда факторов: внешних поступлений с водосбора и с водами главной реки и притоков, а также диффузного обмена донных слоев с поверхностными. Исследования водоемов Казахстана выявили как обратные, так и прямые связи между уровнем воды и показателями количественной представленности планктона (Крупа, 2012; Крупа и др., 2013). Прямая связь наблюдается в том случае, когда количество накопленных в водоеме веществ меньше, чем поступающих с водосбора, обратная – в противоположных условиях. Таким образом, в Чапаевском плесе количество накопленных веществ в донных отложениях было выше, чем поступающих с водосбора, а увеличение уровня воды в 2017 г привело к эффекту “разбавления”. Можно было бы предположить, что доступность биогенных и органических веществ увеличится в условиях наименьших для исследованного водоема глубин. Однако при наименьших уровне воды, сумме атмосферных осадков и объеме притока в 2019 г. фитопланктон Чапаевского плеса отличался минимальной общей биомассой фитопланктона. При этом до максимума возрастала биомасса и доля в общей биомассе цианобактерий, доля в общей биомассе криптофитовых и эвгленовых водорослей. Биомасса и доля в общей биомассе диатомовых водорослей, а также средняя индивидуальная масса клеток достигала минимальных значений. Следовательно, снижение уровня воды в Чапаевском плесе и вынос биогенных веществ из придонных слоев к поверхности водоема оказывали лишь ограниченное влияние на структуру фитопланктона, в отличие от ряда Москворецких водохранилищ, где отмечено увеличение биомассы (Гончаров и Абдуллаева, 2014; Гончаров и Даценко, 2002; Даценко и др., 2017).

Все вышеизложенное дает нам основание предполагать, что отсутствие увеличения биомассы фитопланктона при наибольшем уровне воды, максимальном количестве атмосферных осадков, высоких объемах притока и сброса в 2017 г. связано с изменением местоположения зоны наибольшей аккумуляции аллогенных веществ в границах зоны переменного подпора. В пределах этой зоны определены верхняя (эпизодического подпора), средняя (регулярного периодического подпора) и нижняя (глубокого длительного подпора) подзоны (Беркович, 2012; Маккавеев и др., 1958; Lin et al., 2007). Чапаевский плес наибольшее время находится в пределах средней и нижней подзон, где в условиях снижения проточности накапливается большая часть приносимых главной рекой и притоками веществ, на что указывают их высокие концентрации. Кроме этого, воды плеса по сравнению с другими участками характеризуются максимальной температурой воды. Очевидно, что высокая концентрация питательных веществ и температура воды обеспечивает формирование фитопланктона, отличающегося наибольшими количественными характеристиками. При максимальном уровне воды в 2017 г. зона наибольшей аккумуляции аллогенных веществ могла располагаться выше Чапаевского плеса, в самом верхнем Уртазымском плесе – в верхней (эпизодической) подзоне переменного подпора, где сборов, к сожалению, не проводили.

Табл. 10. Коэффициенты корреляции показателей фитопланктона с его общей биомассой в мае 2016–2019 г. Обозначения как в Табл. 5. Жирным шрифтом выделены статистически значимые ($p < 0.05$) коэффициенты.

Показатель	Биомасса фитопланктона				
	I	II	III	IV	V
Sp	0.50	0.77	0.93	0.88	0.87
H	-0.17	-0.84	0.69	0.79	-0.36
B _{mix}	0.83	0.64	0.88	0.80	0.82
S	0.39	0.75	0.05	-0.45	-0.65
AICM	0.25	0.53	0.84	0.50	0.72

Большая роль в формировании количественных характеристик фитопланктона принадлежит не только колебаниям уровня воды, но и объему притока. Он связан с расходами воды главной реки и притоков, при повышении которых волна проникновения речных вод может увеличиваться и достигать среднего плеса. В результате в Софинском плесе в 2016 г. в условиях наибольшего объема притока и более низкого, чем в 2017 г., уровня воды формировались максимальные общая биомасса и биомасса миксотрофных фитофлагеллят, а также сокращение числа доминирующих видов при значительной биомассе *Ulnaria ulna*.

В Таналык-Суундукском плесе условия формирования фитопланктона были связаны с суммой атмосферных осадков, а также с объемом сброса, обеспечивающим увеличение горизонтального движения вод по продольному профилю водохранилища. Так, наибольшая биомасса фитопланктона и миксотрофных фитофлагеллят обнаружена в условиях наибольшей суммы атмосферных осадков и объема сброса в 2017 г., а также в 2016 г., который характеризовался максимальным объемом притока и высокой суммой атмосферных осадков. По нашему мнению, в эти годы в период половодья в плес с водами рек Урал, Таналык и Суундук в наибольшей степени проникали питательные вещества, которые способствовали формированию благоприятных для развития фитопланктона условий.

В Приплотинном плесе максимальные удельное видовое богатство и биомасса фитопланктона, доля Chlorophyta в общей биомассе, средняя индивидуальная масса клеток, сокращение числа доминирующих видов, а также минимальный индекс Шеннона зарегистрированы в 2018 г. Мы связываем данное явление с наименьшим за время изучения объемом стока, благодаря чему питательные вещества, поступившие в период половодья с водосбора, задерживались, и вода отличалась максимальными значениями ХПК, концентрациями P-PO₄ и Si.

Увеличение биомассы фитопланктона на разнотипных участках акватории свидетельствовало о повышении трофического статуса вод. В реке (β -эвтрофный), Чапаевском (β -эвтрофный) и Софинском (α -эвтрофный) плесах он был выше, чем в Таналык-Суундукском (α -мезотрофный) и Приплотинном (β -мезотрофный) плесах.

В периоды увеличения биомассы фитопланктона изменялись и другие его показатели, которые служат индикаторами органической и биогенной нагрузки. На большинстве участков при формировании наиболее трофных условий наблюдалось максимальное удельное видовое богатство фитопланктона. Это позволяет нам заключить, что ранее выявленная закономерность снижения видового богатства в очень чистых и в очень грязных водах (Баринава, 2000; Баринава и др., 2006) справедлива и по отношению к удельному видовому богатству фитопланктона. Следовательно, эвфотический слой исследованных участков Ириклинского водохранилища характеризовался относительно высоким качеством среды обитания. Положительные коэффициенты корреляции между удельным видовым богатством и общей биомассой фитопланктона отмечены на всех исследованных участках (Табл. 10).

В р. Урал, Чапаевском и Приплотинном плесах при увеличении до максимума биомассы фитопланктона индекс Шеннона снижался, в Софинском и Таналык-Суундукском плесах – повышался. Минимальные величины индекса характерны как для чистых, так и грязных вод (Баринава, 2000; Баринава и др., 2006). Одновременно отмечено отсутствие закономерностей изменений индекса Шеннона по мере эвтрофирования водоемов, так как он отражает не столько трофическое состояние водных объектов, сколько нарушение стабильности в экстремальных условиях (Трифенова, 1990). Полагаем, что направления изменений индекса при повышении объема внешних поступлений веществ с водосбора зависят от их концентрации и от начального трофического статуса водоема или отдельного участка. Так, в р. Урал увеличение биогенной и органической нагрузки в 2018 г приводило к снижению значений индекса Шеннона за счет повышения доли *Ulnaria ulna* (60.8% от общей). Верхний из исследованных плесов – Чапаевский – одним из первых принимает богатые биогенными и органическими веществами речные воды, но наиболее трофные условия формировались в нем при определенном соотношении уровня воды, объема притока и суммы осадков в 2018 г. В это время также отмечены минимальные значения индекса Шеннона на фоне доминирования *Stephanodiscus hantzschii* (62.2% от общей биомассы). Направление изменений рассматриваемого показателя при увеличении общей биомассы фитопланктона на разнотипных участках отражают полученные коэффициенты корреляции (Табл. 10).

Для определения трансформации сообществ фитопланктона в условиях поступления органических и биогенных веществ используются данные по динамике миксотрофных фитофлагеллят. Известно, что при увеличении трофического статуса количественные характеристики мик-

сотрофов возрастают (Горюнова, 2006; Корнева, 1999, 2009; Сафонова, 1987; Rosowski, 2003, Sládečková and Sládeček, 1993). Наиболее ярко это проявляется в экосистемах, где основной поток взвешенных и органических веществ обеспечивается внешними поступлениями (Алимов, 1982; Маргалев, 1992; Мордухай-Болтовской и Ривьер, 1977; Hodkinson, 1975). В этих условиях возрастает цветность воды, количество взвеси и численность бактерий в толще воды (Копылов и др., 2000; Цветков и др., 2015), что благоприятствует развитию жгутиковых фаготрофов. Для изученных участков Ириклинского водохранилища обнаружены положительные корреляционные связи биомассы миксотрофных фитофлагеллят с общей биомассой фитопланктона (Табл. 10).

Значения индекса сапробности в Чапаевском плесе положительно коррелировали с биомассой фитопланктона, а в Приплотинном – отрицательно (Табл. 10). Однако в большинстве случаев межгодовые изменения данного индекса варьировали в пределах β -мезосапробных вод, и лишь весной 2018 г. в Чапаевском плесе его значения соответствовали α -мезосапробным водам. Следовательно, наиболее заметные изменения индекса сапробности при увеличении органической и биогенной нагрузки наблюдались на участке, ежегодно характеризующемся наибольшим поступлением питательных веществ.

Об изменениях трофического статуса водоема свидетельствует преобладание крупных или мелких форм клеток водорослей, хотя взгляды по этому вопросу значительно разнятся. При уменьшении размеров клеток водорослей возрастает их метаболизм и эффективность усвоения солнечной энергии (Гутельмахер, 1986). Высокое отношение площади поверхности клетки к ее объему, а также более тонкий диффузный пограничный слой обеспечивает способность мелких клеток эффективнее усваивать питательные вещества в условиях их дефицита, однако крупные клетки в наибольшей степени способны их запасать. Это обеспечивает конкурентное преимущество мелких форм при низкой, а крупных форм – при высокой трофности, а также при резких колебаниях содержания в воде биогенных веществ (Cloern, 2018; Edwards et al., 2011). Однако изучение фитопланктона водохранилищ Волги и озер Беларуси в условиях эвтрофирования показало увеличение обилия мелкоклеточных видов (Корнева, 2015; Михеева, 1992). Одновременно отмечено, что при достижении высокоэвтрофного и гипертрофного состояния в составе фитопланктона уменьшается доля нанопланктона, доминируют крупные колониальные формы цианобактерий и крупные динофитовые водоросли (Даценко, 2007; Михеева и Лукьянова, 2006). Значительную роль также играет динамика соотношения основных биогенных веществ в воде, обеспечивающая смену доминирования мелких и крупных форм (Fogg, 1965; Sommer, 1985, цит. по: Трифонова, 1990). В то же время наблюдения за фитопланктоном озер в ходе эвтрофирования не выявили каких-либо выраженных закономерностей изменения размера клеток, что ставит под сомнение использование этой характеристики сообщества в качестве показателя изменений трофического статуса водоемов (Трифонова, 1990). Весной на Ириклинском водохранилище наибольшая средняя индивидуальная масса клеток на всех участках наблюдалась в годы, отличающиеся максимальной биомассой фитопланктона, о чем свидетельствуют положительные коэффициенты корреляции между рассматриваемыми показателями (Табл. 10).

Заключение

Таким образом, метеорологические и гидрологические условия играли значительную роль в межгодовых колебаниях количественных характеристик фитопланктона незарегулированного участка р. Урал и разнотипных плесов Ириклинского водохранилища. Динамика биомассы фитопланктона р. Урал в наибольшей степени зависела от количества атмосферных осадков, обеспечивающих поступление питательных веществ с водосбора; определенную роль играла и температура воды. В водохранилище уровень развития фитопланктона также зависел от поступления веществ с водосбора, которое в разных плесах определялось не только суммой атмосферных осадков, но и соотношением основных гидрологических параметров: объемов притока и сброса, уровня воды. В результате периоды максимального количественного развития на разных участках не совпадали. В Чапаевском и Приплотинном плесах наибольшая биомасса фитопланктона обнаружена в 2018 г. при минимальном объеме сброса, средних уровне воды и объеме притока. В Софинском плесе в 2016 г. высокая биомасса водорослей зарегистрирована при максимальном объеме притока, который обеспечивал наибольшую волну проникновения богатых питательными веществами вод р. Урал и притоков. В Таналык-Суундукском плесе, связанном с двумя крупными притоками (Таналык и Суундук), наибольшая биомасса фитопланктона отмечена в 2017 и 2016 гг. при увеличении суммы атмосферных осадков и объема притока. В каждом плесе межгодовые

изменения фитопланктона выражены в разной степени. Наибольшее количество статистически значимых изменений анализируемых показателей фитопланктона обнаружено в реке (72.7%); доля таких изменений для водохранилища составила 50.0% в Чапаевском, 45.5% в Софинском, 13.6% в Таналык-Суундукском и 31.8% – в Приплотинном плесах. Следовательно, наиболее стабильное состояние фитопланктона и условий среды характерны для двух нижних плесов, испытывающих минимальное влияние главной реки и отличающихся наибольшими глубинами, а также площадью (Таналык-Суундукский плес) и каньонообразным профилем (Приплотинный плес). Наиболее высоким трофическим статусом вод характеризовались незарегулированный участок реки, Чапаевский и Софинский плесы водохранилища.

Список литературы

- Алимов, А.Ф., 1982. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных. *Экология* 3, 45–51.
- Баринова, С.С., 2000. Методические аспекты анализа биологического разнообразия водорослей. В: Баринова, С.С., Медведева, Л.А., Анисимова, О.В. (ред.), *Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды*. ВНИИПрироды, Москва, Россия, 4–59.
- Баринова, С.С., Медведева, Л.А., Анисимова, О.В., 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Pilies Studio, Тель-Авив, Израиль, 498 с.
- Батурина, В.Н., 1970а. Сезонная динамика фитопланктона Ириклинского водохранилища. В: Горчаковский, П.Л. (ред.), *Споровые растения Урала: Материалы по изучению флоры и растительности Урала IV (Труды института экологии растений и животных. Т. 70)*. Свердловск, СССР, 140–144.
- Батурина, В.Н., 1970б. Фитопланктон Ириклинского водохранилища (р. Урал). *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Ташкент, СССР, 24 с.
- Беркович, К.М., 2012. Русловые процессы на реках в сфере влияния водохранилищ. Географический факультет МГУ, Москва, Россия, 163 с.
- Блюмина, Л.С., 1962. Материалы к характеристике фитопланктона реки Урал в районе города Оренбурга. *Ботанический журнал* 47, (11), 1672–1675.
- Гидробиология реки Урала, 1971. Дабкин, Б.С. (ред.). Южно-Уральское книжное издательство, Челябинск, СССР, 103 с.
- Гончаров, А.В., Абдуллаева, К.М., 2014. Особенности фитопланктона Москворецких водохранилищ в связи с их глубоководностью и изменением уровня воды. *Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета* 34, 128–133.
- Гончаров, А.В., Даценко, Ю.С., 2002. Зависимость степени развития фитопланктона от уровня воды в москворецких водохранилищах. *Тезисы докладов конференции «Актуальные проблемы водохранилищ»*. Борок, Россия, 64–65.
- Горюнова, С.В., 2006. Закономерности процесса антропогенной деградации водных объектов. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. МГУ, Москва, Россия, 49 с.
- Гутельмахер, Б.Л., 1986. Метаболизм планктона как единого целого. Трофометаболические взаимодействия зоо-и фитопланктона. Наука, Ленинград, СССР, 155 с.
- Даценко, Ю.С., 2007. Эвтрофирование водохранилищ. Гидроло-гидрохимические аспекты. ГЕОС, Москва, Россия, 252 с.

- Даценко, Ю.С., Пуклаков, В.В., Эдельштейн, К.К., 2017. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище. *Труды Карельского научного центра РАН* **10**, 73–85.
- Драбкин, Б.С., Блюмина, Л.С., 1963. Фитопланктон р. Урал в районе Орск–Оренбург. *XX научная сессия Оренбургского медицинского института*. Оренбург, СССР, 192–194.
- Еремкина, Т.В., 2020. К характеристике фитопланктона Ириклинского водохранилища. *Вестник рыбохозяйственной науки* **7** (3 (27)), 51–68.
- Зобкова, М.В., Ефремова, Т.А., Лозовик, П.А., Сабылина, А.В., 2015. Органическое вещество и его компоненты в поверхностных водах гумидной зоны. *Успехи современного естествознания* **12**, 115–120.
- Зонн, И.С., Трофимов, И.А., Шамсутдинов, З.Ш., Шамсутдинов, Н.З., 2004. Земельные ресурсы аридных территорий России. *Аридные экосистемы* **10** (22–23), 87–101.
- Киселев, И.А., 1954. Материалы к флоре водорослей района Среднего и нижнего течения р. Урала в пределах Оренбургской и Западно-Казахстанской областей. *Труды ЗИН АН СССР* **16**, 532–575.
- Китаев, С.П., 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. КарНЦ РАН, Петрозаводск, Россия, 395 с.
- Копылов, А.И., Крылова, И.Н., Косолапов, Д.Б., Масленникова, Т.С., 2000. Микробиологическая характеристика воды Иваньковского водохранилища. *Водные ресурсы* **27** (6), 728–734.
- Корнева, Л.Г., 1999. Сукцессия фитопланктона. В: Паутова, В.Н., Розенберг, Г.С. (ред.), *Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища*. Самарский научный центр, Тольятти, Россия, 89–148.
- Корнева, Л.Г., 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Санкт-Петербург, Россия, 47 с.
- Корнева, Л.Г., 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Костромской печатный дом, Кострома, Россия, 284 с.
- Крупа, Е.Г., 2012. Зоопланктон лимнических и лотических экосистем Казахстана. Структура, закономерности формирования. Palmarium Academic Publishing, Саарбрюкен, Германия, 392 с.
- Крупа, Е.Г., Цой, В.Н., Лопарева, Т.А., Пономарева, Л.П., Анурьева, А.Н. и др., 2013. Многолетняя динамика гидробионтов озера Балхаш и ее связь с факторами среды. *Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство* **2**, 85–96.
- Лозовик, П.А., Зобкова, М.В., Рыжаков, А.В., Зобков, М.Б., Ефремова, Т.А., Сабылина, А.В., Ефремова, Т.В., 2017. Аллохтонное и автохтонное органическое вещество природных вод: кинетические и термодинамические закономерности трансформации, количественный и качественный составы. *Доклады Академии наук* **477** (6), 728–732.
- Магрицкий, Д.В., Евстигнеев, В.М., Юмина, Н.М., Торопов, П.А., Кенжебаева, А.Ж., Ермакова, Г.С., 2018. Изменения стока в бассейне р. Урал. *Вестник Московского университета* **5** (1), 90–101.
- Магрицкий, Д.В., Кенжебаева, А.Ж., 2017. Закономерности, характеристики и причины изменчивости годового и сезонного стока воды рек в бассейне р. Урал. *Наука. Техника. Технология (политехнический вестник)* **3**, 39–61.

Маккавеев, Н.И., Белинович, И.В., Хмелева, Н.В., 1958. Русловые процессы в зонах переменного подпора. В: Близняк, Е.В. (ред.), *Русловые процессы*. Издательство АН СССР, Москва, 318–337.

Маргалев Р., 1992. Облик биосферы. Мир, Москва, СССР, 214 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Фитопланктон и его продукция. 1984. Винберг, В.В., Лаврентьева, М.Г. (ред.). ГосНИОРХ, Ленинград, СССР, 32 с.

Михеева, Т.М., 1992. Структура и функционирование фитопланктона при эвтрофировании вод: *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Минск, Беларусь, 63 с.

Михеева, Т.М., Лукьянова, Е.В., 2006. Направленность и характер многолетних изменений фитоценотической структуры и показателей количественного развития фитопланктонных сообществ Нарочанских озер в ходе эволюции их трофического статуса. *Известия Самарского научного центра Российской Академии наук* 8 (1 (15)), 125–140.

Мордухай-Болтовской, Ф.Д., Ривьер, И.К., 1977. Беспозвоночные как показатели эвтрофирования водоемов. В: Винберг, В.В. (ред.), *Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям*. Гидрометеиздат, Ленинград, СССР, 28–33.

Охапкин, А.Г., 1997. Структура и сукцессии фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков). *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Санкт-Петербург, Россия, 48 с.

Порядина, С.Н., 1971. Распределение альгофлоры р. Урал. *Биология, экология, география споровых растений Средней Азии*. Фан, Ташкент, СССР, 39–40.

Порядина, С.Н., 1973а. Альгофлора реки Урал и ее притоков. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Ташкент, СССР, 33 с.

Порядина, С.Н., 1973б. Сезонные изменения альгофлоры р. Урал. *Материалы конференции молодых ученых «Экология и физиология микроорганизмов, водорослей и водных растений»*. 5–7 февраля 1972 г. Фан, Ташкент, СССР, 203–207.

Порядина, С.Н. Жовнир, Г.П., 1983. Фитопланктон Ириклинского водохранилища в условиях интенсивного хозяйственного использования. *Охрана природы и здоровье человека: Тезисы докладов областной научно-практической конференции*. Оренбург, СССР, 23–24.

Порядина, С.Н., Эргашев, А.Э., 1975. Эколого-флористический анализ водорослей реки Урал и ее притоков. В: Мусаев, К.Ю. (ред.), *Водоросли и грибы Средней Азии. Т. 2*. Ташкент, СССР, 57–77.

Сафонова, Т.А., 1987. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Наука, Новосибирск, СССР, 192 с.

Сивохип, Ж.П., 2014. Анализ эколого-гидрологической специфики трансграничного бассейна р. Урал в связи с регулированием стока. *Вестник ВГУ. Серия: География. Геоэкология* 3, 87–94.

Соловых, Г.Н., Раимова, Е.К., Осадчая, Н.Д., Фабарисова, Л.Г., Никитина, Л.П., 2003. Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. УрО РАН, Екатеринбург, Россия, 179 с.

Трифоновна, И.С., 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Наука, Ленинград, СССР, 184 с.

- Фокина, О.В., 1968. Материалы к флоре водорослей среднего течения реки Урал. В: Иванов, В.В. (ред.), *Материалы по флоре растительности Северного Прикаспия. Вып. 3, ч. 2.* Москва – Ленинград, СССР, 17–37.
- Цветков, А.И., Крылов, А.В., Болотов, С.Э. Отюкова, Н.Г., 2015. Физико-химическая характеристика воды выделенных зон устьевой области притока. В: Крылов, А.В. (ред.), *Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища.* Филигрань, Ярославль, Россия, 56–75.
- Чибилёв, А.А., Павлейчик, В.М., Дамрин, А.Г., 2006. Ириклинское водохранилище: геоэкология и природно-ресурсный потенциал. УрО РАН, Екатеринбург, Россия, 183 с.
- Шашуловская, Е.А., Мосияш, С.А., Филимонова, И.Г., Гришина, Л.В., Кузина, Е.Г., 2017. Формирование гидрохимического режима верхнего течения р. Урал в условиях техногенного регулирования стока. *Поволжский экологический журнал* 4, 417–425.
- Шашуловская, Е.А., Мосияш, С.А., Далечина, И.Н., Филимонова, И.Г., Гришина, Л.В., Кузина, Е.Г., Шашуловская, О.В., 2020а. Динамика трофических показателей малого равнинного водохранилища в разные периоды его существования (на примере Пензенского водохранилища на р. Сура). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология* 13 (4), 368–386. <http://doi.org/10.17516/1997-1389-0334>
- Шашуловская, Е.А., Мосияш, С.А., Филимонова, И.Г., Гришина, Л.В., 2020б. Особенности гидрохимического режима Ириклинского водохранилища (на р. Урал) в различные по водности годы. В: Трофимчук, М.М. и др. (ред.), *Современные проблемы гидрохимии и мониторинга качества поверхностных вод. Сборник статей, посвященный 100-летию со дня образования Гидрохимического института. Ч. 1.* Гидрохимический институт, Ростов-на-Дону, Россия, 178–182.
- Эдельгериева, Р.С.-Х. (ред.), 2019. Глобальный климат и почвенный покров России: опустынивание и деградация земель, институциональные, инфраструктурные, технологические меры адаптации (сельское и лесное хозяйство). Т. 2. Издательство МБА, Москва, Россия, 476 с.
- Эдельштейн, К.К., Пуклаков, В.В., Даценко, Ю.С., 2017. Экспериментально-теоретические основы диагноза и прогноза цветения в водохранилищах-источниках муниципального водоснабжения. *Вода Magazine* 4 (116), 34–40.
- Cloern, J.E., 2018. Why large cells dominate estuarine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 63, 392–409.
- Edwards, K.F., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2011. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. *Ecology* 92 (11), 2085–2095.
- Fogg, G.E., 1965. *Algal cultures and phytoplankton Ecology.* University of Wisconsin Press, Madison and Milwaukee, USA, 1266 p.
- Frolova, N.L., Magritskii, D.V., Kireeva, M.B., Grigor'ev, V.Yu., Gelfan, A.N., Sazonov, A.A., Shevchenko, A.I., 2022. Streamflow of Russian Rivers under current and forecasted climate changes: a review of publications. 1. Assessment of changes in the water regime of Russian rivers by observation data. *Water Resources* 49 (3), 333–350. <http://doi.org/10.1134/S0097807822030046>
- Hodkinson, I.D., 1975. Energy flow and organic matter decompositions in an abandoned beaver pond ecosystem. *Oecologia* 21, 131–139.
- Lin, Y., Zhang, H., Liu, F., Yang, J., Ma, S., 2007. The research of the channel bed's deposition within varying backwater region of Dandjiangkou reservoir. *Proceedings of the Tenth International Symposium on River Sedimentation* 6, 175–184.

- Pozdniakov, S.P., Wang, P., Grinevsky, S.O., Frolova, N.L., 2022. A physically based model of a two-pass digital filter for separating groundwater runoff from streamflow time series. *Water Resources Research* 58 (3), e2021WR031333. <https://doi.org/10.1029/2021WR031333>
- Rets, E.P., Kireeva, M.B., Samsonov, T.E., Gorbarenko, A.V., Frolova, N.L., 2022. Algorithm grwat for automated hydrograph separation by B.I. Kudelin's method: problems and perspectives. *Water Resources* 49 (1), 23–37. <http://doi.org/10.1134/S0097807822010146>
- Rosowski, J., 2003. Photosynthetic Euglenoids. In: Wehr, J. et al. (eds.), *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Academic Press, 383–422.
- Sládeček, V., 1973. System of water quality from the biological point of view. *Archiv fur Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 7, 218 p.
- Sládečková, A., Sládeček, V., 1993. Bioindication within the aquatic environment. *Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica* 7 (1–2), 3–69.
- Sommer, U., 1985. Comparison between steady state and non-steady state competition: experiments with natural phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 30, 335–346.
- Wang, P., Huang, Q., Pozdniakov, S.P., Liu, S., Ma, N. et al., 2021. Potential role of permafrost thaw on increasing Siberian river discharge. *Environmental Research Letters* 16, 034046. <http://doi.org/10.1088/1748-9326/abe326>
- Wegl, R., 1983. Index für die Limnosaprobität. *Wasser und Abwasser* 26, 1–175.

References

- Alimov, A.F., 1982. Strukturno-funksional'nyi podkhod k izucheniiu soobshchestv vodnykh zivotnykh [Structural-functional approach to the study of aquatic animal communities]. *Ekologiya [Ecology]* 3, 45–51. (In Russian).
- Barinova, S.S., 2000. Metodicheskie aspekty analiza biologicheskogo raznoobrazia vodoroslei [Methodical aspects of analyzing biological diversity of algae]. In: Barinova, S.S., Medvedeva, L.A., Anisimova, O.V. (eds.), *Vodorosli-indikatory v otsenke kachestva okruzhaiushchei sredy [Algae-indicators in assessing the quality of the environment]*. VNIIPrirody, Moscow, Russia, 4–59. (In Russian).
- Barinova, S.S., Medvedeva, L.A., Anisimova, O.V., 2006. Bioraznoobrazie vodoroslei-indikatorov okruzhaiushchei sredy [Biodiversity of algae-indicators of the environment]. Pilies Studio, Tel'-Aviv, Israel, 498 p. (In Russian).
- Baturina, V.N., 1970a. Sezonnaia dinamika fitoplanktona Iriklienskogo vodokhranilishcha [Seasonal dynamics of phytoplankton in the Irikliensky reservoir]. In: Gorchakovskii, P.L. (ed.), *Sporovye rasteniia Urala: Materialy po izucheniiu flory i rastitel'nosti Urala IV (Trudy instituta ekologii rastenii i zivotnykh. T. 70) [Spore plants of the Urals: Materials for the study of the flora and vegetation of the Urals IV (Proceedings of the Institute of Plant and Animal Ecology. Vol. 70)]*. Sverdlovsk, USSR, 140–144. (In Russian).
- Baturina, V.N., 1970b. Fitoplankton Iriklienskogo vodokhranilishcha (r. Ural) [Phytoplankton of the Irikliensky reservoir (Ural river)]. *Biological Sciences PhD thesis abstract*. Tashkent, USSR, 24 p. (In Russian).
- Berkovich, K.M., 2012. Ruslovye processy na rekah v sfere vliyaniya vodokhranilishch [Riverbed processes in rivers influenced by reservoirs]. Moscow State University, Moscow, Russia, 163 p. (In Russian).

- Blyumina, L.S., 1962. Materialy k kharakteristike fitoplanktona reki Ural v raione goroda Orenburga [Materials on phytoplankton of the Ural River near the Orenburg city]. *Botanicheskii zhurnal [Botanical journal]* **47** (11), 1675–1672. (In Russian).
- Chibilev, A.A., Pavleichik, V.M., Damrin, A.G., 2006. Iriklinskoe vodokhranilishche: geoekologiya i prirodno-resursnyi potentsial [Iriklinsky Reservoir: geoecology and natural resource potential]. Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg, Russia, 183 p. (In Russian).
- Cloern, J.E., 2018. Why large cells dominate estuarine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **63**, 392–409.
- Datsenko, Yu.S., 2007. Evtrofirovaniye vodokhranilishch. Gidrolo-gidrokhimicheskie aspekty [Eutrophication of reservoirs. Hydrological-hydrochemical aspects]. GEOS, Moscow, Russia, 252 p. (In Russian).
- Datsenko, Yu.S., Puklakov, V.V., Edel'shtein, K.K., 2017. Analiz vlianiia abioticheskikh faktorov na razvitiye fitoplanktona v maloprotochnom stratifitsirovannom vodokhranilishche [Analysis of the influence of abiotic factors on phytoplankton growth in a low-flow stratified storage reservoir]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Scientific Center RAS]* **10**, 73–85. (In Russian).
- Drabkin, B.S., Blyumina, L.S., 1963. Fitoplankton r. Ural v raione Orsk–Orenburg [Phytoplankton of the Ural River in the Orsk–Orenburg region]. *XX nauchnaia sessiia Orenburgskogo meditsinskogo instituta [20th scientific session of the Orenburg Medical Institute]*. Orenburg, Russia, 192–194. (In Russian).
- Edel'gerieva, R.S.-Kh. (ed.), 2019. Global'nyi klimat i pochvennyi pokrov Rossii: opustynivaniye i degradatsiia zemel', institutsional'nye, infrastrukturnye, tekhnologicheskie mery adaptatsii (sel'skoe i lesnoe khoziaistvo). T. 2 [Global climate and soil cover in Russia: desertification and land degradation, institutional, infrastructural, technological adaptation measures (agriculture and forestry). Vol. 2]. MBA Publishing House, Moscow, Russia, 476 p. (In Russian).
- Edel'shtein, K.K., Puklakov, V.V., Datsenko, Yu.S., 2017. Eksperimental'no-teoreticheskie osnovy diagnoza i prognoza tsvetenii v vodokhranilishchakh-istochnikakh munitsipal'nogo vodosnabzheniia [Experimental and theoretical basics for diagnostics and forecast of water bloom in reservoirs-sources of municipal water supply]. *Voda Magazine [Water Magazine]* **4** (116), 34–40. (In Russian).
- Edwards, K.F., Klausmeier, C.A., Litchman, E., 2011. Evidence for a three-way trade-off between nitrogen and phosphorus competitive abilities and cell size in phytoplankton. *Ecology* **92** (11), 2085–2095.
- Eremkina, T.V., 2020. K kharakteristike fitoplanktona Iriklinskogo vodokhranilishcha [On phytoplankton characteristics of the Iriklinsky reservoir]. *Vestnik rybokhoziaistvennoi nauki [Bulletin of Fisheries Science]* **7** (3 (27)), 51–68. (In Russian).
- Fokina, O.V., 1968. Materialy k flore vodoroslei srednego techeniia reki Ural [Materials for the flora of algae in the middle course of the Ural River]. In: Ivanov, V.V. (ed.), *Materialy po flore rastitel'nosti Severnogo Prikaspiia. T. 3, Chast' 2. [Materials on the algae flora of the Northern Caspian. Vol. 3, Part 2]*. Moscow – Leningrad, USSR, 17–37. (In Russian).
- Fogg, G.E., 1965. Algal cultures and phytoplankton Ecology. University of Wisconsin Press, Madison and Milwaukee, USA, 1266 p.
- Frolova, N.L., Magritskii, D.V., Kireeva, M.B., Grigor'ev, V.Yu., Gelfan, A.N., Sazonov, A.A., Shevchenko, A.I., 2022. Streamflow of russian Rivers under current and forecasted climate changes: a review of publications. 1. Assessment of changes in the water regime of russian rivers by observation data. *Water Resources* **49** (3), 333–350. <http://.org/10.1134/S0097807822030046>

Gidrobiologiya reki Urala [Hydrobiology of the Ural River], 1971. Drabkin, B.S. (ed.). South Ural Book Publishing House, Chelyabinsk, USSR, 103 p. (In Russian).

Goncharov, A.V., Abdullayeva, K.M., 2014. Osobennosti fitoplanktona Moskvoretskikh vodokhranilishch v svyazi s ikh glubokovodnost'iu i izmeneniem urovnia vody [Features of phytoplankton of Moskvoreck reservoirs in terms of their depth and water level change]. *Uchenye zapiski Rossiiskogo gosudarstvennogo gidrometeorologicheskogo universiteta [Scholarly notes of Russian State Hydrometeorological University]* 34, 128–133. (In Russian).

Goncharov, A.V., Datsenko, Yu.S., 2002. Zavisimost' stepeni razvitiia fitoplanktona ot urovnia vody v moskvoretskikh vodokhranilishchakh [Dependence of phytoplankton development on water level in the Moskvoreck reservoirs]. *Tezisy dokladov konferentsii "Aktual'nye problemy vodokhranilishch" [Abstracts of the conference "Actual problems of reservoirs"]*. Borok, Russia, 64–65. (In Russian).

Goryunova, S.V., 2006. Zakonomernosti protsessa antropogennoi degradatsii vodnykh ob'ektov [Regularities in the process of anthropogenic degradation of water bodies]. *Doctor of Biological Sciences thesis abstract*. Moscow State University, Moscow, 49 p. (In Russian).

Gutel'makher, B.L., 1986. Metabolizm planktona kak edinogo tselogo. Trofometabolicheskie vzaimodeistviia zoo- i fitoplanktona [Metabolism of plankton as a whole. Trophometabolic interactions of zoo- and phytoplankton]. Nauka, Leningrad, USSR, 155 p. (In Russian).

Hodkinson, I.D., 1975. Energy flow and organic matter decompositions in an abandoned beaver pond ecosystem. *Oecologia* 21, 131–139.

Kiselev, I.A., 1954. Materialy k flore vodoroslei raiona Srednego i nizhnego techeniia r. Urala v predelakh Orenburgskoi i Zapadno-Kazakhstanskoi oblasti [Materials on the algae flora in the middle and low reaches of the Ural River near Orenburg and West Kazakhstan regions]. *Trudy zoologicheskogo instituta AN SSSR [Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR]* 16, 532–575. (In Russian).

Kitaev, S.P., 2007. Osnovy limnologii dlia gidrobiologov i ikhtiologov [Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Karelian Research Centre RAS, Petrozavodsk, Russia, 395 p. (In Russian).

Kopylov, A.I., Krylova, I.N., Kosolapov, D.B., Maslennikova, T.S., 2000. Mikrobiologicheskaiia kharakteristika vody Ivan'kovskogo vodokhranilishcha [Microbiological characteristics of waters of the Ivankovsky reservoir]. *Vodnye resursy [Water resources]* 27 (6), 728–734. (In Russian).

Korneva, L.G., 1999. Suktsessiiia fitoplanktona [Phytoplankton succession]. In: Pautova, V.N., Rozenberg, G.S. (eds.), *Ekologiya fitoplanktona Rybinskogo vodokhranilishcha [Ecology of phytoplankton in the Rybinsk reservoir]*. Samara Federal Research Center RAS, Togliatti, Russia, 89–148. (In Russian).

Korneva, L.G., 2009. Formirovanie fitoplanktona vodoemov basseina Volgi pod vliianiem prirodnykh i antropogennykh faktorov [Formation of phytoplankton in water bodies of the Volga basin influenced by natural and anthropogenic factors]. *Doctor of Biological Sciences thesis abstract*. St. Petersburg, Russia, 47 p. (In Russian).

Korneva, L.G. 2015. Fitoplankton vodokhranilishch basseina Volgi [Phytoplankton of Volga River basin reservoirs]. Kostroma Printing House, Kostroma, Russia, 284 p. (In Russian).

Krupa, E.G., 2012. Zooplankton limnicheskikh i loticheskikh ekosistem Kazakhstana. Struktura, zakonomernosti formirovaniia [Zooplankton of limnic and lotic ecosystems of Kazakhstan. Structure, patterns of formation]. Palmarium Academic Publishing, Saarbrücken, Germany, 392 p. (In Russian).

- Krupa, E.G., Tsoi, V.N., Lopareva, T.A., Ponomareva, L.P., Anur'eva, A.N. et al., 2013. Mnogoletniaia dinamika gidrobiontov ozera Balkhash i ee sviaz' s faktorami sredy [Long-term dynamics of hydrobionts in Lake Balkhash and its relationship with environmental factors]. *Vestnik AGTU. Seriya: Rybnoe khoziaistvo [Bulletin of Astrakhan State Technological University. Series: Fisheries]* 2, 85–96. (In Russian).
- Lin, Y., Zhang, H., Liu, F., Yang, J., Ma, S., 2007. The research of the channel bed's deposition within varying backwater region of Dandjiangkou reservoir. *Proceedings of the Tenth International Symposium on River Sedimentation* 6, 175–184.
- Lozovik, P.A., Zobkova, M.V., Ryzhakov, A.V., Zobkov, M.B., Efremova, T.A., Sabylina, A.V., Efremova, T.V., 2017. Allokhthonnoe i avtokhthonnoe organicheskoe veshchestvo prirodnykh vod: kineticheskie i termodinamicheskie zakonomernosti transformatsii, kolichestvennyi i kachestvennyi sostavy [Allochthonous and autochthonous organic matter in natural waters: kinetic and thermodynamic patterns of transformation and quantitative and qualitative compositions]. *Doklady akademii nauk [Doklady of Academy of Sciences]* 477 (6), 728–732. (In Russian).
- Magritsky, D.V., Evstigneev, V.M., Iumina, N.M., Toropov, P.A., Kenzhebaeva, A.Zh., Ermakova, G.S., 2018. Izmeneniia stoka v basseine r. Ural [Changes in runoff in the river Ural basin]. *Vestnik Moskovskogo universiteta [Bulletin of the Moscow University]* 5 (1), 90–101. (In Russian).
- Magritsky, D.V., Kenzhebayeva, A.Zh., 2017. Zakonomernosti, kharakteristiki i prichiny izmenchivosti godovogo i sezonnogo stoka vody rek v basseine r. Ural [Regularities, characteristics and causes of annual and seasonal water flow dynamics in the Ural River basin]. *Nauka. Tekhnika. Tekhnologiya (politekhnicheskii vestnik) [The science. Technique. Technology (Polytechnic Bulletin)]* 3, 39–61. (In Russian).
- Makkaveev, N.I., Belinovich, I.V., Khmeleva, N.V., 1958. Ruslovyie protsessy v zonakh peremennogo podpora [Channel processes in zones of variable backwater]. In: Blizniak, E.V. (ed.), *Ruslovyie protsessy [Channel processes]*. USSR Academy of Sciences, Moscow, USSR, 318–337. (In Russian).
- Margalef, R., 1992. Oblik biosfery [The biosphere appearance]. Mir, Moscow, Russia, 214 p. (In Russian).
- Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniiax na presnykh vodoemakh. Fitoplankton i ego produktsiia [Guidelines for collection and processing of materials for hydrobiological studies in fresh water. Phytoplankton and its products], 1984. Vinberg, V.V., Lavrentyeva, M.G. (eds.). All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Leningrad, USSR, 32 p. (In Russian).
- Mikheeva, T.M., 1992. Struktura i funktsionirovanie fitoplanktona pri evtrofirovanii vod [The structure and functioning of phytoplankton under water eutrophication]. *Doctor of Biological Sciences thesis abstract*. Minsk, Republic of Belarus, 63 p. (In Russian).
- Mikheeva, T.M., Luk'yanova, E.V., 2006. Napravlennost' i kharakter mnogoletnikh izmenenii fitotsenoticheskoi struktury i pokazatelei kolichestvennogo razvitiia fitoplanktonnykh soobshchestv Narochanskikh ozer v khode evoliutsii ikh troficheskogo statusa [The direction and nature of long-term changes in the phytocenotic structure and indicators of the quantitative development of phytoplankton communities in the Narochansk lakes during the evolution of their trophic status]. *Izvestiia Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiiskoi Akademii Nauk [Proceedings of the Samara Scientific Center of the RAS]* 8 (1 (15)), 125–140. (In Russian).
- Mordukhai-Boltovskoi, F.D., Rivier, I.K., 1977. Bespozvonochnye kak pokazateli evtrofirovaniia vodoemov [Invertebrates as indicators of eutrophication of water bodies]. In: Vinberg, V.V. (ed.), *Nauchnye osnovy kontroliia kachestva poverkhnostnykh vod po gidrobiologicheskim pokazateliyam [Scientific basics for surface water quality control by hydrobiological indicators]*. Gidrometeoizdat, Leningrad, USSR, 28–33. (In Russian).

- Okhapkin, A.G., 1997. Struktura i suksessii fitoplanktona pri zaregulirovanii rechnogo stoka (na primere r. Volgi i ee pritokov) [Structure and succession of phytoplankton in the regulation of river flow (on the example of the Volga River and its tributaries)]. *Doctor of Biological Sciences thesis abstract*. St. Petersburg, Russia, 48 p. (In Russian).
- Poryadina, S.N., 1971. Raspredelenie al'goflory r. Ural [Distribution of the algoflora of the Ural River]. *Biologiya, ekologiya, geografiya sporovykh rastenii Srednei Azii [Biology, ecology, geography of spore plants in Central Asia]*. Fan, Tashkent, USSR, 39–40. (In Russian).
- Poryadina, S.N., 1973a. Al'goflora reki Ural i ee pritokov [Algoflora of the Ural River and its tributaries]. *Biological Sciences PhD thesis abstract*. Tashkent, USSR, 33 p. (In Russian).
- Poryadina, S.N., 1973b. Sezonnye izmeneniia al'goflory r. Ural [Seasonal changes in the algoflora of the Ural River]. *Materialy konferentsii molodykh uchenykh "Ekologiya i fiziologiya mikroorganizmov, vodoroslei i vodnykh rastenii" [Proceedings of the Conference of Young Scientists "Ecology and Physiology of Microorganisms, Algae and Aquatic Plants"]*. February 5–7, 1972. Fan, Tashkent, USSR, 203–207. (In Russian).
- Poryadina, S.N., Ergashev, A.E., 1975. Ekologo-floristicheskii analiz vodoroslei reki Ural i ee pritokov [Ecological and floristic analysis of the algae of the Ural River and its tributaries]. *Vodorosli i griby Srednei Azii [Algae and mushrooms of Central Asia]* 2, 57–77. (In Russian).
- Poryadina, S.N. Zhovnur, G.P., 1983. Fitoplankton Iriklienskogo vodokhranilishcha v usloviakh intensivnogo khoziaistvennogo ispol'zovaniia [Phytoplankton of the Irikliensky reservoir under conditions of intensive economic use]. *Okhrana prirody i zdorov'e cheloveka: Tezisy dokladov oblastnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii [Nature protection and human health: Abstracts of reports of the regional scientific-practical conference]*. Orenburg, USSR, 23–24. (In Russian).
- Pozdniakov, S.P., Wang, P., Grinevsky, S.O., Frolova, N.L., 2022. A physically based model of a two-pass digital filter for separating groundwater runoff from streamflow time series. *Water Resources Research* 58 (3), e2021WR031333. <https://doi.org/10.1029/2021WR031333>
- Rets, E.P., Kireeva, M.B., Samsonov, T.E., Gorbarenko, A.V., Frolova, N.L., 2022. Algorithm grwat for automated hydrograph separation by B.I. Kudelin's method: problems and perspectives. *Water Resources* 49 (1), 23–37. <http://doi.org/10.1134/S0097807822010146>
- Rosowski, J., 2003. Photosynthetic Euglenoids. In: Wehr, J. et al. (eds.), *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Academic Press, 383–422.
- Safonova, T.A., 1987. Evglenovye vodorosli Zapadnoi Sibiri [Euglena algae of Western Siberia]. Nauka, Novosibirsk, Russia, 192 p. (In Russian).
- Shashulovskaya, E.A., Mosiyash, S.A., Filimonova, I.G., Grishina, L.V., Kuzina, E.G., 2017. Formirovanie gidrokhimicheskogo rezhima verkhnego techeniia r. Ural v usloviakh tekhnogen'nogo regulirovaniia stoka [Formation of hydrochemical regime in the upper reaches of the Ural River in conditions of flow regulation]. *Povolzhskii ekologicheskii zhurnal [Volga Ecological Journal]* 4, 417–425. (In Russian).
- Shashulovskaya, E.A., Mosiyash, S.A., Dalechina, I.N., Filimonova, I.G., Grishina, L.V., Kuzina, E.G., Shashulovskaia, O.V., 2020a. Dinamika troficheskikh pokazatelei malogoravnnogo vodokhranilishcha v raznye periody ego sushchestvovaniia (na primere Penzenskogo vodokhranilishcha na r. Sura) [Dynamics of trophic indicators of a small flat reservoir in different periods of its existence (on the example of the Penza reservoir on the Sura river)]. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya [Journal of the Siberian Federal University. Biology]* 13 (4), 368–386. (In Russian). <http://doi.org/10.17516/1997-1389-0334>

- Shashulovskaya, E.A., Mosiyash, S.A., Filimonova, I.G., Grishina, L.V., 2020b. Osobennosti gidrokhimicheskogo rezhima Iriklienskogo vodokhranilishcha (na r. Ural) v razlichnye po vodnosti gody [Peculiarities of hydrochemical regime of the Irikliensky reservoir (on the Ural River) in years of different water content]. In: Trofimchuk, M.M. et al. (eds.), *Sovremennye problemy gidrokhimii i monitoringa kachestva poverkhnostnykh vod. Sbornik statei, posviashchennyi 100-letiiu so dnia obrazovaniia Gidrokhimicheskogo instituta. Ch. 1 [Modern problems of hydrochemistry and surface water quality monitoring. A collection of articles dedicated to the 100th anniversary of the Hydrochemical Institute. Vol. 1]*. Rostov-on-Don, Russia, 178–182. (In Russian).
- Sivokhip, Zh.P., 2014. Analiz ekologo-gidrologicheskoi spetsifiki transgranichnogo basseina r. Ural v svyazi s regulirovaniem stoka [Analysis of ecological-hydrological peculiarities of the Ural transboundary basin in terms of flow regulation]. *Vestnik VGU. Seriya: Geografiia. Geoekologiya [Bulletin of Voronezh State University. Series: Geography. Geoecology]* **3**, 87–94. (In Russian).
- Sládeček, V., 1973. System of water quality from the biological point of view. *Archiv fur Hydrobiologie-Beiheft Ergebnisse der Limnologie* **7**, 218 p.
- Sládečková, A., Sládeček, V., 1993. Bioindication within the aquatic environment. *Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica* **7** (1–2), 3–69.
- Solovykh, G.N., Raimova, E.K., Osadchaya, N.D., Fabarisova, L.G., Nikitina, L.P., 2003. Gidrobiologicheskaya kharakteristika Iriklienskogo vodokhranilishcha [Hydrobiological characteristics of the Irikliensky reservoir]. Ural Branch of the RAS, Ekaterinburg, Russia, 179 p. (In Russian).
- Sommer, U., 1985. Comparison between steady state and non-steady state competition: experiments with natural phytoplankton. *Limnology and Oceanography* **30**, 335–346.
- Trifonova, I.S., 1990. Ekologiya i suksessiya ozernogo fitoplanktona [Ecology and succession of lake phytoplankton]. Nauka, Leningrad, USSR, 184 p. (In Russian).
- Tsvetkov, A.I., Krylov, A.V., Bolotov, S.E., Ot'ukova, N.G., 2015. Fiziko-khimicheskaya kharakteristika vody vydelennykh zon ust'evoi oblasti pritoka [Physical-chemical characteristics of water in selected sites of the mouth area of the inflow]. In: Krylov, A.V. (ed.), *Gidroekologiya ust'evykh oblastei pritokov ravninnogo vodokhranilishcha [Hydroecology of the mouth areas of the tributaries of the plain reservoir]*. Filigran', Yaroslavl, Russia, 56–75. (In Russian).
- Wang, P., Huang, Q., Pozdniakov, S.P., Liu, S., Ma, N. et al., 2021. Potential role of permafrost thaw on increasing Siberian river discharge. *Environmental Research Letters* **16**, 034046. <http://doi.org/10.1088/1748-9326/abe326>
- Wegl, R., 1983. Index für die Limnosaprobität. *Wasser und Abwasser* **26**, 1–175.
- Zobkova, M.V., Efremova, T.A., Lozovik, P.A., Sabylina, A.V., 2015. Organicheskoe veshchestvo i ego komponenty v poverkhnostnykh vodakh gumidnoi zony [Organic matter and its components in surface water of humid zone]. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniia [Advances in Current Natural Sciences]* **12**, 115–120. (In Russian).
- Zonn, I.S., Trofimov, I.A., Shamsutdinov, Z.Sh., Shamsutdinov, N.Z., 2004. Zemel'nye resursy aridnykh territorii Rossii [Land resources of arid territories of Russia]. *Aridnye ekosistemy [Arid Ecosystems]* **10** (22–23), 87–101. (In Russian).