



УДК 504.455+556+574.583:581

Эвтрофирование Волгоградского водохранилища: влияние климатической трансформации или сукцессионных процессов?

Е.А. Шашуловская*, С.А. Мосияш и И.Н. Далечина

Саратовский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, ул. Чернышевского 152, 410002 Саратов, Россия, e-mail: shash.elena2010@yandex.ru

Представлена 27 января 2023; после доработки 10 июля 2023; принята 27 июля 2023.

РЕЗЮМЕ

Показаны изменения основных биогенных элементов – фосфора и азота, а также количественных и структурных характеристик фитопланктона Волгоградского водохранилища в 2001–2021 гг. В условиях глобальной макроклиматической трансформации – изменения термического режима, внутригодового перераспределения водного стока и уменьшения количества осадков, отмечены отрицательные тренды содержания соединений минерального азота – аммония и нитратов. В генезисе фосфатов уменьшилась роль процессов внутри водоема и возросло влияние внешних гидрологических факторов. Установлены отрицательные тренды общей биомассы фитопланктона, а также диатомовых и зеленых водорослей. Отмечено увеличение биомассы Cyanobacteria. Изменилось соотношение таксономических групп фитопланктона: снизилась доля диатомовых при увеличении цианобактерий, криптофитовых и динофитовых водорослей. Отрицательные тренды рассматриваемых показателей пелагиали указывают на процессы регрессивной сукцессии в очередном витке циклических процессов, причиной которых могли стать изменившиеся климатические условия. В то же время повышение биологической активности сообществ бентали (высшей водной растительности) свидетельствует о продолжающемся эвтрофировании водоема по макрофитному типу.

Ключевые слова: азот, высшая водная растительность, изменение климата, сукцессионные процессы, фитопланктон, фосфор, эвтрофирование

Eutrophication of the Volgograd Reservoir: impact of climate transformation or successional processes?

E.A. Shashulovskaya*, S.A. Mosiyash and I.N. Dalechina

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Chernyshevsky St. 152, 410002 Saratov, Russia; e-mail: shash.elena2010@yandex.ru

Received January 27, 2023; revised July 10, 2023; accepted July 27, 2023.

ABSTRACT

The changes in the main nutrients – phosphorus and nitrogen, as well as the quantitative and structural characteristics of the phytoplankton of the Volgograd Reservoir in 2001–2021 are shown. Under the conditions of global climatic transformation, we recorded changes in the thermal regime, intra-annual redistribution of water runoff, decrease in precipitation, negative trends in dissolved ammonium and nitrates. In the genesis of phosphates, the

* Автор-корреспондент / Corresponding author

role of internal water processes decreased and the influence of hydrological factors increased. Negative trends in the total biomass of phytoplankton, as well as diatoms and green algae, have been found. At the same time biomass of Cyanobacteria increased. The ratio of taxonomic groups of phytoplankton has changed: the proportion of diatoms has decreased with an increase in cyanobacteria, cryptophytes and dinophytes. These negative trends in pelagial can be considered as the processes of regressive succession inside the biggest cyclic processes, and could be caused by changing climatic conditions. At the same time, the increase in the biological activity of benthic communities (higher aquatic vegetation) indicates the ongoing eutrophication of the reservoir according to the macrophyte type.

Key words: nitrogen, higher aquatic vegetation, climate change, successional processes, phytoplankton, phosphorus, eutrophication

ВВЕДЕНИЕ

Волгоградское водохранилище (год создания 1959) – замыкающее, самое южное в огромном Волжско-Камском каскаде и, в определенной мере, аккумулирующее потоки веществ природного и антропогенного происхождения, в первую очередь азота и фосфора в легкодоступной минеральной форме. Их содержание, определяемое несложными, достаточно точными и хорошо воспроизводимыми аналитическими методами, не только адекватно отражает ход процессов внутри водоема, но и является главным фактором, регулирующим развитие процессов эвтрофирования (Китаев [Kitaev] 2007). Естественное эвтрофирование водоемов, в комплексе с антропогенным, выступает как основная причина повышения трофности и сопровождается интенсивным увеличением обилия фитопланктона, степени зарастания водоема водной растительностью и изменением качества воды (Хендерсон-Селлерс и Марклэнд [Henderson-Sellers and Markland] 1990).

В последние десятилетия положение усугубляется глобальной трансформацией климата, которая инициирует изменения стока биогенных элементов за счет перестройки характера гидрологических циклов и повышения температуры воды (Binzer et al. 2016; Gelca et al. 2016; Drizo 2020; Golubkov and Golubkov 2020). Как правило увеличение трофности происходит в пресноводных экосистемах, находящихся на более высокой стадии эвтрофирования (Корнева и др. [Korneva et al.] 2021).

Согласно большинству климатических сценариев потепление приводит к увеличению количества осадков в северных регионах европейской части России и их снижению в южных (Васильев и др. [Vasiliev et al.] 2020; Черенкова

и Сидорова [Cherenkova and Sidorova] 2021). Скорость увеличения среднегодовой температуры воздуха на территории России достигает $\sim 0.5^\circ\text{C}/10$ лет (Доклад... [A report...] 2022), потепление наблюдается во все сезоны. На территории европейской части России наиболее интенсивно происходит повышение температуры в зимний и летний периоды. В результате частых оттепелей уменьшается толщина снежного покрова и глубина промерзания почвы. Как следствие, водный сток рек европейской части России в течение зимнего периода возрастает, а объем весеннего половодья, наоборот, снижается. Повышение температуры летом, особенно в крупных водохранилищах комплексного назначения, считается фактором, который провоцирует эвтрофикацию. За счет более раннего прогрева воды и начала температурной стратификации происходит увеличение биомассы фитопланктона (БФ), в том числе чувствительных к температуре цианобактерий (Winder and Sommer 2012; Radbourne et al. 2019; Golubkov and Golubkov 2020). В связи с вышеизложенным, цель нашей работы – проанализировать многолетние изменения содержания основных биогенных элементов: минеральных форм азота и фосфора, а также структурных и количественных характеристик фитопланктона Волгоградского водохранилища в 2001–2021 гг. в условиях климатических и сукцессионных изменений.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Краткая характеристика водохранилища

По своим размерам (площадь зеркала ~ 3120 км²) и конфигурации Волгоградское водохранилище относится к категории очень крупных водоемов долинного типа и большей частью находится в степной зоне (Шашуловский

и Мосияш [Shashulovskiy and Mosiyash] 2010). Средний показатель водообмена – 7.5 раз в год. Уровненный режим – относительно постоянный, только в период половодья в апреле–мае наблюдается резкий подъем уровня воды. Особенностью Волгоградского водохранилища является слабо развитая сеть боковой приточности. Среднегодовой объем воды из основных притоков искусственного водоема составляет менее 1% от общего поступления (Шашуловский и Мосияш [Shashulovskiy and Mosiyash] 2010).

Сбор и камеральная обработка материала

Материалом послужили собственные данные, собранные в 2001–2021 гг. Гидрохимический материал и пробы фитопланктона отбирали синхронно на русловых и прибрежных участках в течение вегетационного сезона, весной (апрель), летом (июль–август) и осенью (октябрь–ноябрь), по стандартным мониторинговым разрезам (Рис. 1) с помощью батометра Рутгнера. Определение минеральных форм азота и фосфора проводили фотометрическим методом на спектрофотометре UV 1800 (Shimadzu, Япония): азота аммония – с реактивом Несслера (Природоохранный нормативный документ федеральный 14.1:2:3.1-95 [Environmental regulatory document Federal 14.1:2:3.1-95] 2017), нитритов – с реактивом Грисса (Природоохранный нормативный документ федеральный 14.1:2:4.3-95 [Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.3-95] 2011), нитратов – с салициловой кислотой (Природоохранный нормативный документ федеральный 14.1:2:4.4-95 [Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.4-95] 2011), фосфатов – с молибдатом аммония (Природоохранный нормативный документ федеральный 14.1:2:4.112-97 [Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.112-97] 2011). Минеральный азот оценивали как сумму его аммонийной, нитритной и нитратной форм.

В 2021 г. анализировали концентрации общего фосфора (TP) фотометрическим методом после термического разложения с персульфатом калия до ортофосфатов. Определение общего азота (TN) проводили методом ИК-спектрометрии на анализаторе ТОС-LCPN (Shimadzu, Япония). Объем водного стока оценивали по данным сброса через Волжский гидроузел,

доступным на сайте ПАО Русгидро (<http://www.rushydro.ru>; accessed 2 April 2022).

Пробы фитопланктона собирали с поверхности в объеме 0.5 л и консервировали раствором Утермеля с добавлением формалина. Основные методические подходы к обработке проб опубликованы ранее (Шашуловская и др. [Shashulovskaya et al.] 2020). К категории доминирующих относили виды с долей в общей биомассе $\geq 10\%$.

Для статистической обработки данных (расчета средних значений показателей, их ошибок, коэффициента корреляции Спирмена (r) и R^2) использовали специализированный пакет Statgraphics Centurion XVI, для построения графиков и диаграмм – стандартные программы для персонального компьютера.

Для анализа материала многолетнюю выборку разделяли на части по 10–11-летним рядам каждая, в соответствии с динамикой водного стока. Период с 1963 по 1975 гг. (начальный этап существования водоема), предшествующий потеплению, использовали для сравнения. Гидрохимический режим и структурные показатели фитопланктона в это время оценивали по фондовым и литературным данным (Константинов [Konstantinov] 1977; Небольсина [Nebol'sina] 1980; Герасимова [Gerasimova] 1996).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидрологические и термические особенности Волгоградского водохранилища

Многолетний положительный тренд июльской температуры воды Волгоградского водохранилища за все время существования статистически значим при $p = 0.00$ (Рис. 2А). Наибольший прирост $\sim 0.1^\circ\text{C}$ год⁻¹ был зарегистрирован в первые два десятилетия нового века. Также в начале XXI века, по сравнению с начальным периодом существования водохранилища, на 10–30 сут. возросла продолжительность безледного периода за счет более поздних сроков установления ледостава (конец ноября).

Основная тенденция в динамике годового водного стока Волгоградского водохранилища заключается в чередовании циклических составляющих (маловодных и многоводных периодов) (Shashulovskaya et al. 2021). В 2001–

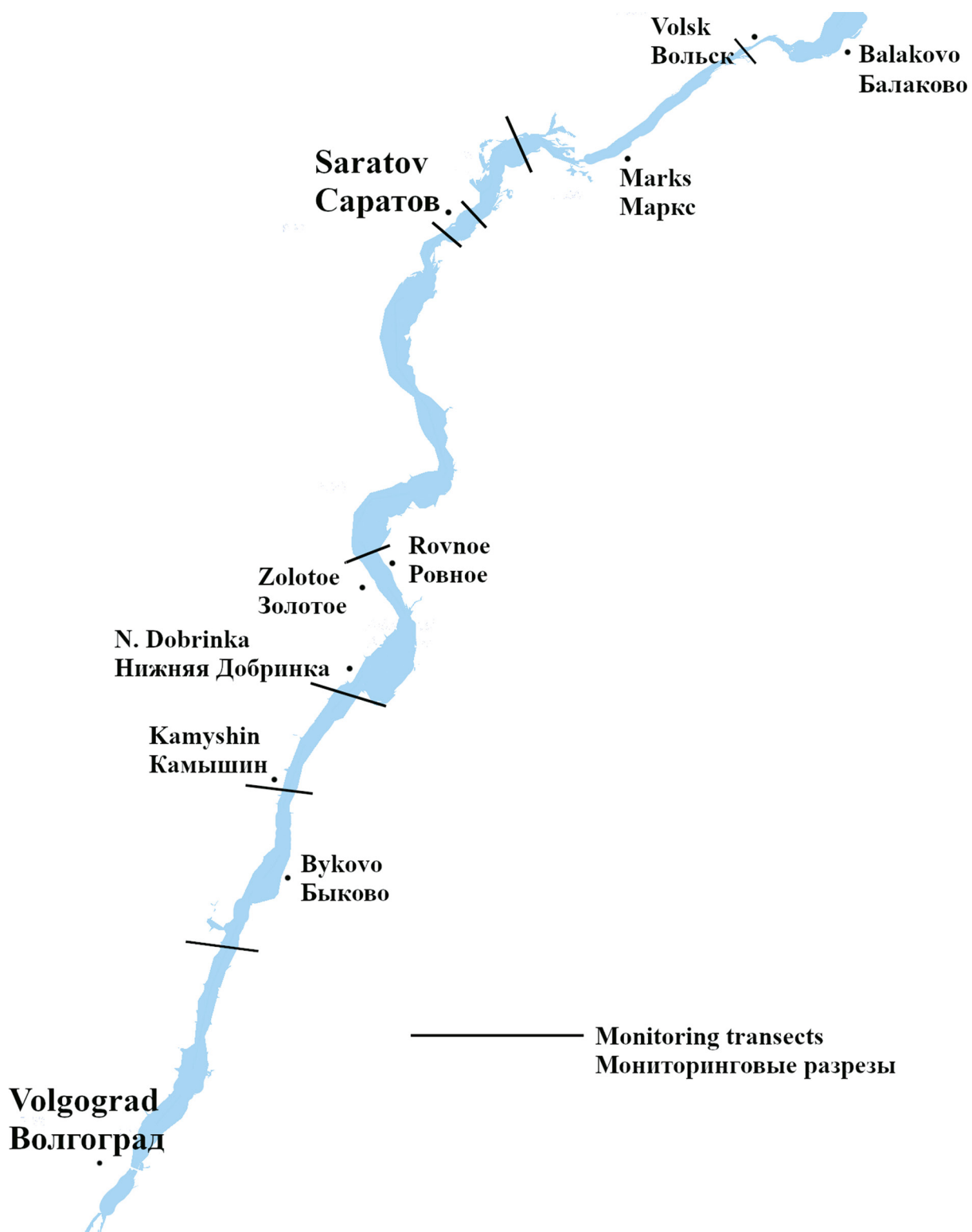


Рис. 1. Карта-схема Волгоградского водохранилища.

Fig. 1. Schematic map of the Volgograd reservoir.

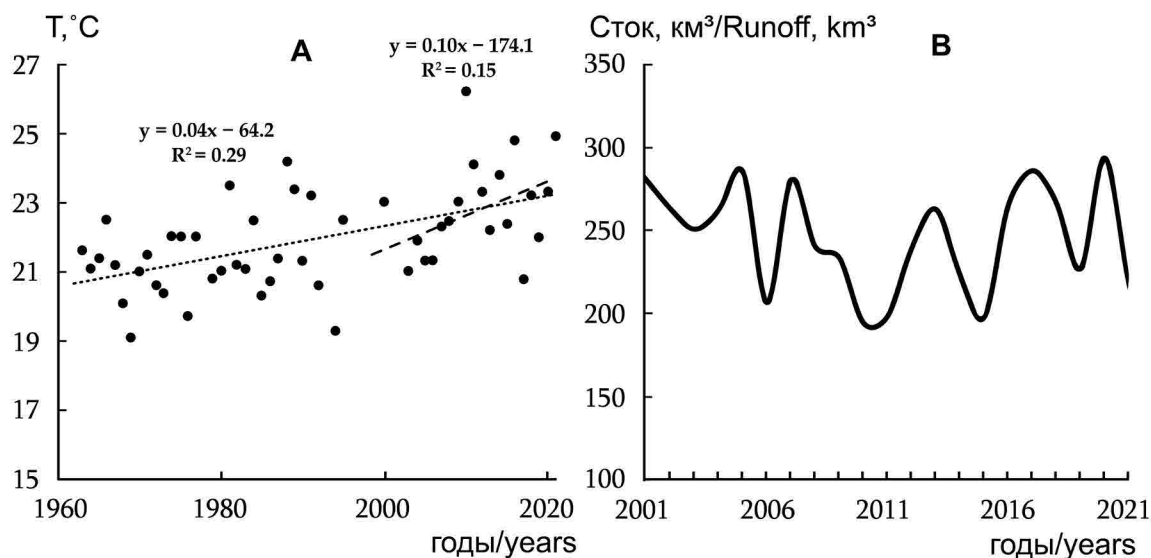


Рис. 2. Многолетняя динамика июльской температуры воды (А) и годового водного стока Волгоградского водохранилища (В) в разные периоды 1960–2021 гг. Мелкая пунктирная линия – основной тренд изменения показателя за 1960–2021 гг., крупная пунктирная линия – основная тенденция изменения показателя за 2001–2021 гг.

Fig. 2. Long-term dynamics of July water temperature (A) and annual water runoff of the Volgograd reservoir (B) in different periods of 1960–2021. The small dotted line is the main trend of the indicator change for 1960–2021, the large dotted line is the main trend of the indicator change for 2001–2021.

2010 гг. отмечен отрицательный тренд объема стока ($R^2 = 0.42$, $p = 0.05$), с 2011 по 2021 гг. наметилась тенденция к его увеличению (Рис. 2В). В целом рассматриваемые периоды 1963–1975 и 2001–2021 гг. можно отнести к маловодной фазе (Shashulovskaya et al. 2021). В настоящее время произошли внутригодовые изменения стока: его доля зимой повысилась с 15 до 20%, а весной, наоборот, снизилась с 35 до 25%.

Биогенные элементы

По результатам наших исследований в 2001–2021 гг. установлены достоверные отрицательные тренды средних за вегетационный сезон концентраций аммония, нитратов и минерального азота (Рис. 3). Средние концентрации этих соединений в 2001–2010 гг. были в 1.6–1.9 раза выше, чем во втором десятилетии нового века (Табл. 1). Содержание нитритного азота в воде Волгоградского водохранилища, как правило, низкое на уровне <6 –18 мкг/л. Однако в отдельные годы (2013–2014 гг.) на некоторых станциях зарегистрировано существенное повышение количества нитритов (Шашуловская и др. [Shashulovskaya et al.] 2016).

В отличие от азота, динамика минерального фосфора имела более сложный характер (Рис. 4). С 2001 по 2010 гг. наблюдали отрицательный тренд водного стока и, соответственно, значимое снижение содержания фосфатов ($R^2 = 0.36$ при $p = 0.05$), причем колебания концентрации этого элемента происходили в противофазе с изменениями стока. В годы повышенной водности количество фосфора снижалось, а при уменьшении стока содержание этого элемента возрастало. С 2011 г. наблюдалась тенденция к увеличению величин стока и минерального фосфора, причем их колебания происходили синхронно ($r = 0.65$).

Фитопланктон

В первое десятилетие XXI в. в Волгоградском водохранилище встречалось ежегодно по 200–269 таксонов водорослей рангом ниже рода, в 2010–2021 гг. их количество сократилось до 199–109. Снижение видового разнообразия произошло в основном за счет диатомовых и хлорококковых зеленых водорослей. Ведущими по таксономическому разнообразию были отделы Bacillariophyta и Chlorophyta.

Таблица 1. Среднее содержание биогенных элементов, биомассы фитопланктона (БФ) и количество видов фитопланктона в воде Волгоградского водохранилища в разные периоды 1963–2021 гг.

Table 1. The average content of nutrients, the biomass of phytoplankton (PhB) and the number of types of phytoplankton in the water of the Volgograd reservoir in different periods of 1963–2021.

| Показатель / Index | Периоды исследования / Study periods | | |
|---------------------------------------|--------------------------------------|-------------|--------------|
| | 1963–1975 | 2001–2010 | 2011–2021 |
| N-NH ₄ , mg/l | 0.29±0.03 | 0.34±0.04 | 0.18±0.01 |
| N-NO ₂ , µg/l | 27±3 | 15±2 | 15±2 |
| N-NO ₃ , mg/l | 0.39±0.11 | 0.61±0.11 | 0.39±0.03 |
| N mineral, mg/l | 0.72±0.12 | 0.95±0.13 | 0.59±0.02 |
| P mineral, µg/l | 59±4 | 56±4 | 49±4 |
| TN, mg/l | 1.94±0.11* | 0.98±0.23** | 0.81±0.03*** |
| TP, µg/l | 91±7* | 74±6** | 77±4*** |
| TN/TP | 21.3* | 13.2** | 10.6*** |
| БФ, мг/л PhB, mg/l | 2.28±0.31 | 1.35±0.19 | 0.61±0.15 |
| Количество видов Number of species | 262–323 | 235 | 156 |

Примечание: по материалам летних исследований * в 1981 г. по Котляр [Kotlyar] (1985); ** в 1989–1991 гг. по Mineeva et al. (2016); *** в 2021 г. собственные данные.

Note: Based on summer studies * in 1981 (Kotlyar 1985); ** in 1989–1991 after Mineeva et al. (2016); *** in 2021 own data.

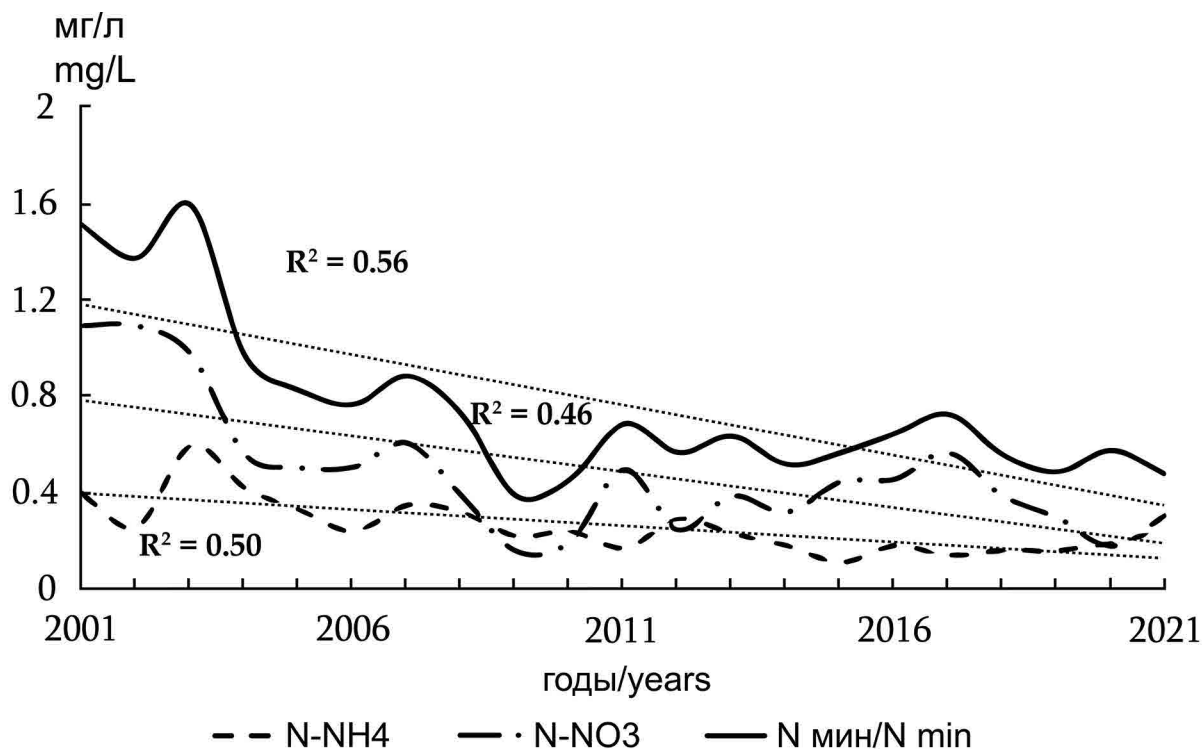


Рис. 3. Многолетняя динамика содержания минеральных форм азота в воде Волгоградского водохранилища в вегетационный период 2001–2021 гг. Мелкие пунктирные линии – основные тренды изменения показателей.

Fig. 3. Long-term dynamics of the content of mineral forms of nitrogen in the water of the Volgograd reservoir in the growing season 2001–2021. Small dotted lines are the main trends of changes in indicators.

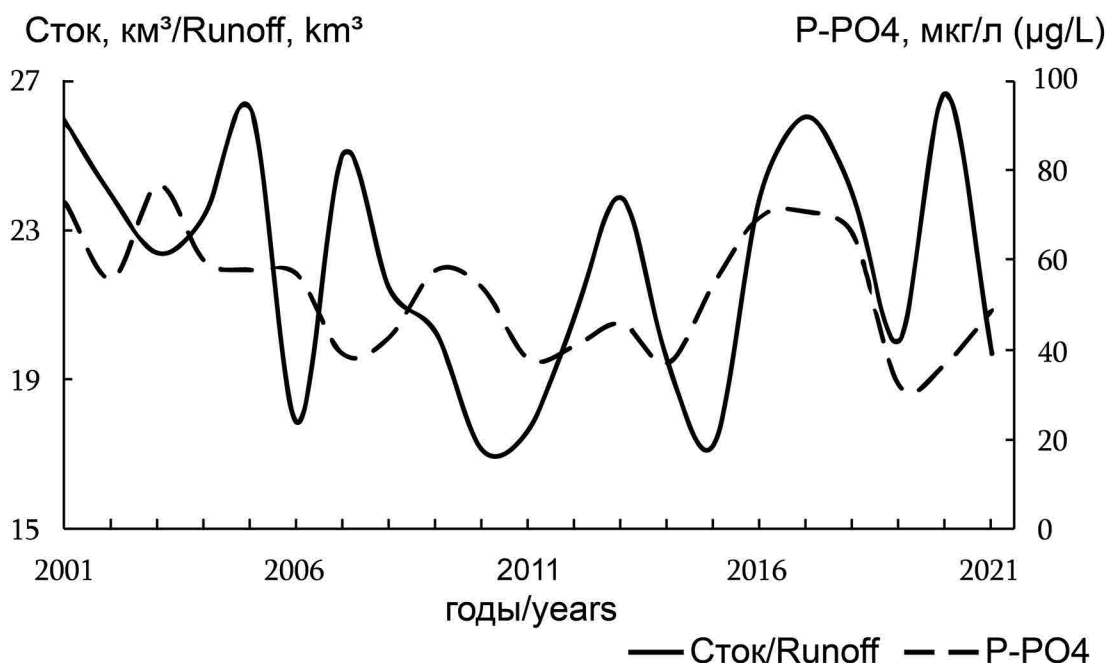


Рис. 4. Межгодовая динамика средних значений минерального фосфора и объема стока Волгоградского водохранилища в вегетационный период 2001–2021 гг.

Fig. 4. Interannual dynamics of average values of mineral phosphorus and the volume of runoff of the Volgograd reservoir in the growing season 2001–2021.

В 2003–2010 гг. видовое богатство диатомовых водорослей определяли представители родов *Nitzschia* Hassall, 1845, *Navicula* Bory, 1822, *Synedra* Ehrenberg, 1830, а также виды центрических диатомей; из зеленых наиболее богато представлены вольвоксовые из р. *Chlamydomonas* Ehrenberg, 1833 и, в меньшей степени, протококковые из родов *Scenedesmus* Meyen, 1829 и *Ankistrodesmus* Corda, 1838. В первое десятилетие нового века отмечено появление среди доминантов криптофитовых водорослей (Далечина и Джаяни [Dalechina and Jayani] 2014), которые ранее встречались единично.

В 2011–2021 гг. основу доминирующих форм диатомовых составляли виды *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen, 1979, *A. italica* (Ehrenberg) Simonsen, 1979, *A. islandica* (O. Müller) Simonsen, 1979, *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, 1880, *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, 1928 и *Nitzschia* sp., зеленых – *Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard, 1888, *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brebisson, 1835, *Coelastrum microporum* Nägeli in A. Braun, 1855. В последнее десятиле-

тие стали доминантами цианобактерии, среди которых наиболее часто встречались *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault, 1888, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, 1846, *M. pulverea* (Wood) Forti, 1907, *Anabaena flos-aquae* (Lyngbye) Brebisson, 1886, *Phormidium frigidum* F.E. Fritsch, 1912, *Ph. mucicula* Naumann et Huber, 1929, *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis et Komárek, 1988. Облик криптофитовых определяли *Chroomonas acuta* Utermöhl, 1925, *Rhodomonas lens* Pascher et Ruttner, 1913, *Cryptomonas erosa* Ehrenberg, 1832, *Cr. marssonii* Skuja, 1948.

В период 2003–2021 гг. средняя за вегетационный сезон БФ изменялась от 0.20 до 2.06 мг/л. При этом зарегистрированы статистически значимые отрицательные тренды общей БФ ($R^2 = 0.60$, $p = 0.00$), а также диатомовых ($R^2 = 0.53$, $p = 0.00$) и зеленых ($R^2 = 0.37$, $p = 0.01$) водорослей (Рис. 5).

В 2003–2010 гг. в сезонной динамике преобладал летний максимум, который был в 4 раза выше весеннего (Рис. 6), когда в планктоне

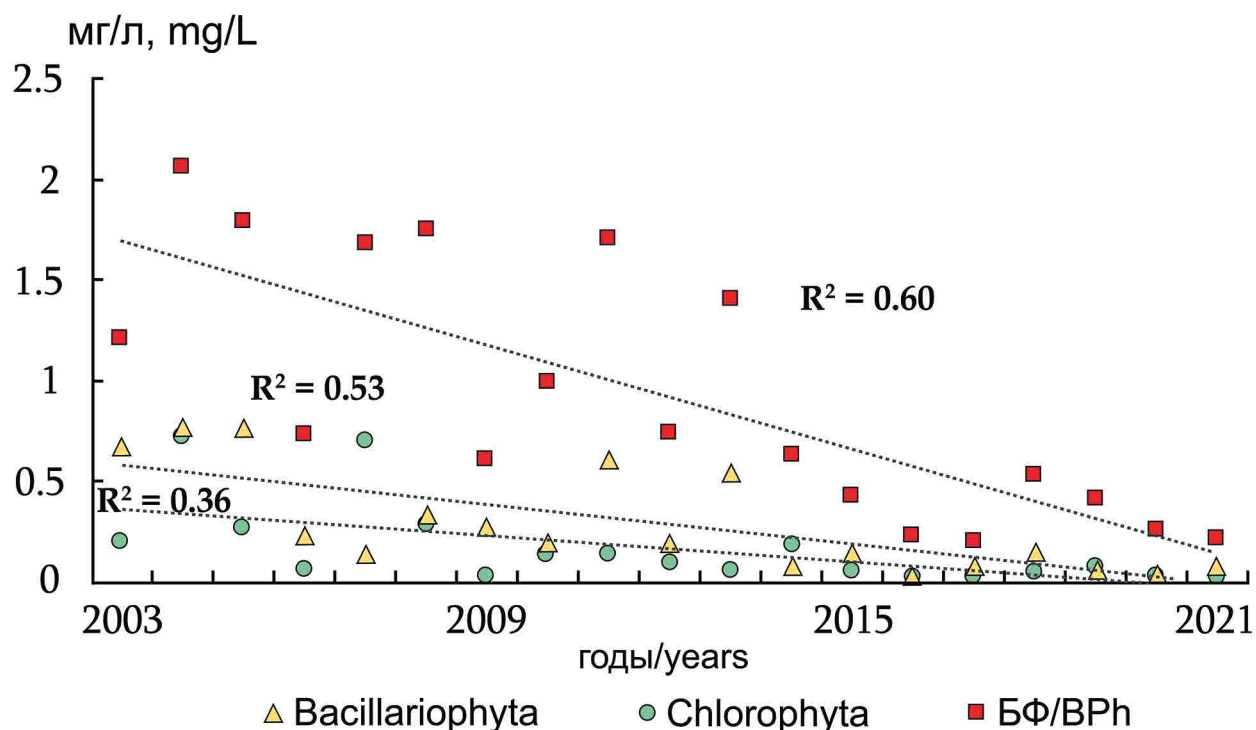


Рис. 5. Многолетняя динамика биомассы (средние концентрации за вегетационный сезон) диатомовых, зеленых и БФ Волгоградского водохранилища в период 2003–2021 гг. Мелкие пунктирные линии – основные тренды изменения показателей.

Fig. 5. Long-term dynamics of biomass (average concentrations during the growing season) of diatoms, greens and BF of the Volgograd reservoir in the period 2003–2021. Small dotted lines are the main trends of changes in indicators.

наряду с диатомеями доминировали зеленые и криптофитовые водоросли; в 2011–2021 гг. преобладали цианобактерии в сопровождении диатомовых и криптоноад.

В настоящее время максимальные количественные показатели развития фитопланктона приходились на летний сезон высоких температур. В этот период произошли существенные изменения в соотношении основных таксономических групп. С 2003 г. фиксировали увеличение биомассы Cyanobacteria, что наглядно демонстрирует многолетняя тенденция ($R^2 = 0.14$, $r = 0.10$) (Рис. 7А). В 2011–2021 гг. в БФ значительно увеличилась доля цианобактерий (35%) и снизилась таковая диатомовых и зеленых водорослей (Рис. 7В).

ОБСУЖДЕНИЕ

Формирование гидрохимического режима Волгоградского водохранилища в начале

XXI века происходит в условиях глобального потепления. За весь период существования водоема средняя скорость роста температуры воды составила $0.04^\circ\text{C год}^{-1}$ (Рис. 2А). Однако в последние два десятилетия этот показатель увеличился почти в 2 раза. В природных водных экосистемах умеренных широт температура воды является одним из факторов, определяющих интенсивность биопродукционных процессов и скорость роста фитопланктона.

Основная масса различных химических соединений, в том числе азота и фосфора, поступает в Волгоградское водохранилище с основным водным стоком из вышерасположенных искусственных водоемов. Внутригодовое перераспределение стока, причиной которого стали климатические изменения в начале XXI века, привели к уменьшению объема весеннего половодья и увеличению водности в зимний период.

Сокращение поверхностного стока в половодье может быть одной из причин отрицательного

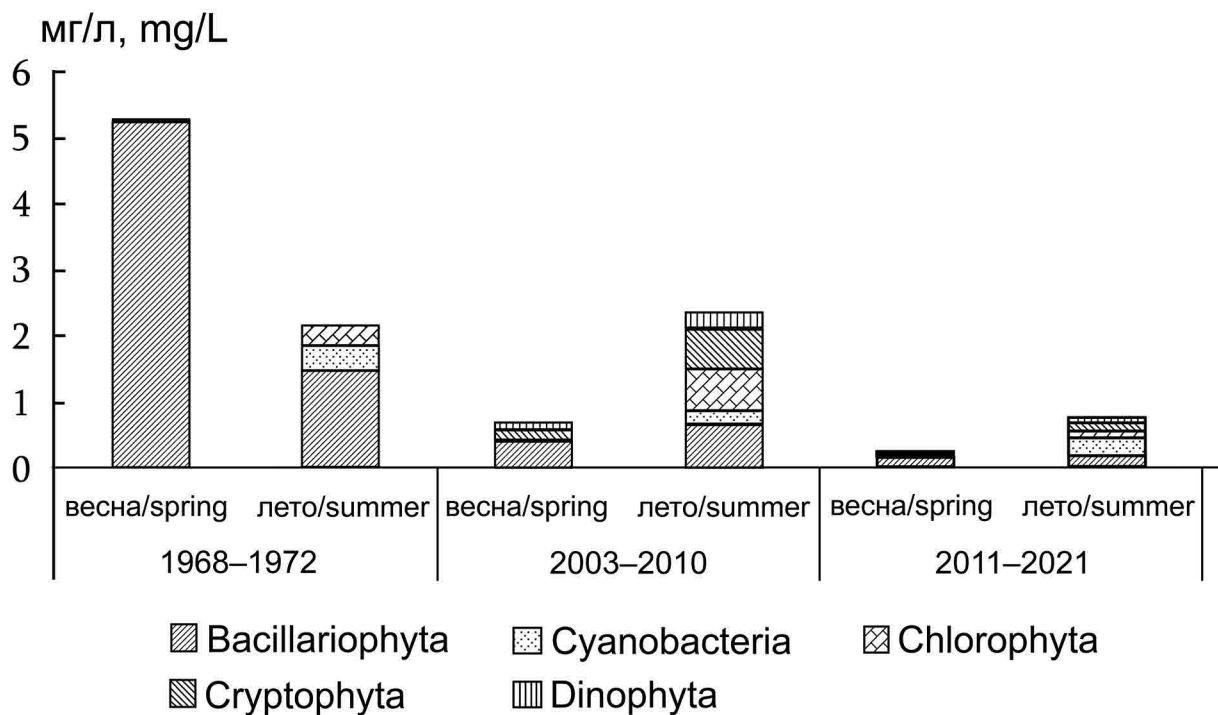


Рис. 6. Биомасса фитопланктона Волгоградского водохранилища в весенне-летний сезон 1968–2021 гг.

Fig. 6. Phytoplankton biomass of the Volgograd reservoir in the spring-summer season of 1968–2021.

тренда для содержания в воде соединений минерального азота (Рис. 3). Снижение содержания аммония в начале XXI века отмечено нами в самом крупном на р. Урал Ириклинском водохранилище (Шашуловская и Мосияш [Shashulovskaya and Mosiyash] 2022). Подобное явление наблюдали также в верхневолжском Ивановском водохранилище (Кирпичникова и др. [Kirpichnikova et al.] 2020), а также в водохранилищах Днепровского каскада (Жежеря и др. [Zhezherya et al.] 2021). Возможной причиной снижения концентраций аммония и нитратов, кроме уменьшения их поступления весной, может являться более активное вовлечение азота в биогеохимические циклы при повышении температуры, а также благодаря ускорению процессов денитрификации, при которых газообразные формы азота удаляются из водоема. Увеличение скорости денитрификации некоторые авторы связывают с уменьшением концентрации кислорода из-за снижения его растворимости с повышением температуры и образования аноксичной среды (Veraart et

al. 2011; Chou et al. 2021), а также со стимулированием процесса денитрификации бактериями, поступающими в водоем с терригенным гумусом (Isles et al. 2020), количество которого в Волгоградском водохранилище увеличилось в результате зимнего потепления (Shashulovskaya et al. 2021).

Считается, что цианобактерии предпочтительнее усваивают ионный азот в виде аммонийной формы (Erratt et al. 2018). Наблюдающийся повсеместно рост биомассы Cyanobacteria также может быть одной из причин снижения содержания аммонийного азота.

Для азота, как более лабильного элемента, имеющего газообразные формы, еще одним источником поступления в природные водоемы является атмосфера (Гашкина [Gashkina] 2011). Возможно, что снижение количества осадков в начале XXI века на территории Приволжского Федерального округа (Доклад... [A report...] 2022), где сосредоточена основная часть водосбора водохранилищ Нижней Волги, может быть причиной отрицательных трендов

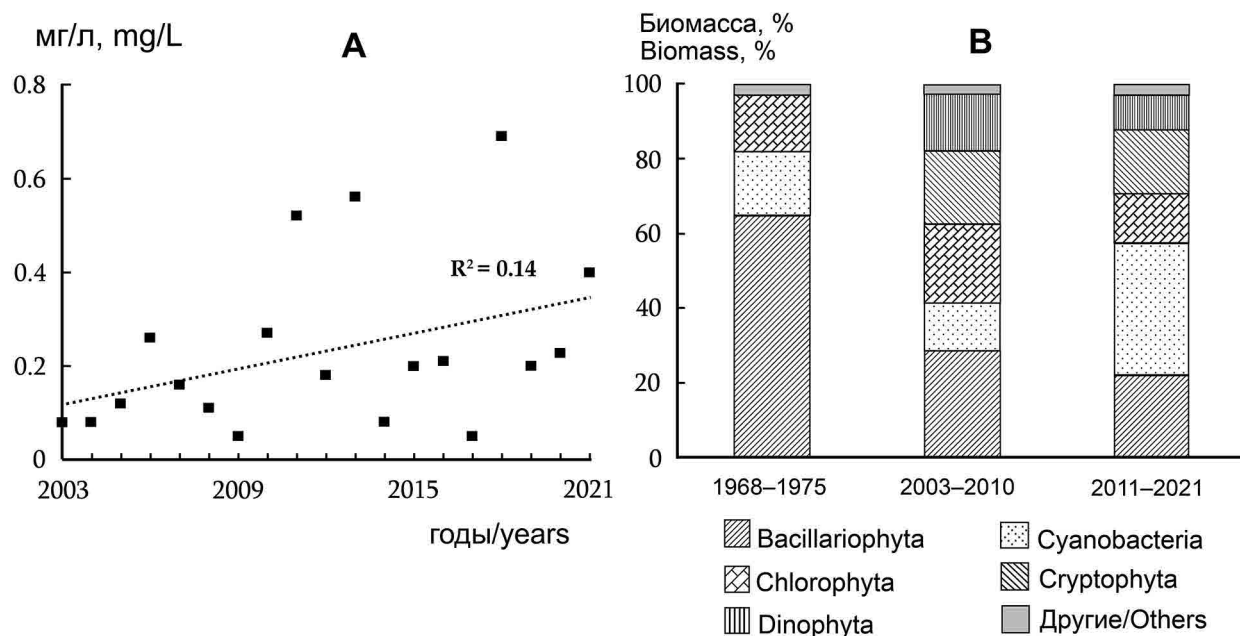


Рис. 7. Динамика биомассы цианобактерий (А) и соотношение основных таксономических групп фитопланктона (В) Волгоградского водохранилища в летний период 1968–2021 гг.

Fig. 7. Dynamics of cyanobacteria biomass (A) and the ratio of the main taxonomic groups of phytoplankton (B) of the Volgograd reservoir in the summer period 1968–2021.

концентраций азота аммония, нитратов, и, как следствие, снижения минерального азота в Волгоградском водохранилище.

В отличие от соединений минерального азота, средние концентрации фосфатов в первое и второе десятилетие XXI века, а также в первые годы существования водоема были близки (Табл. 1). Отмечена слабая тенденция снижения концентрации минерального фосфора ($R^2 = 0.10$ при $p > 0.05$) за 2001–2021 гг. В период 2001–2010 гг. при отрицательном тренде водного стока изменения содержания элемента происходили независимо от водности года, при этом в сезонной динамике элемента наблюдалось его накопление в осенне-зимний период (Shashulovskaya et al. 2021). В предыдущие годы исследования (Котляр и др. [Kotlyar et al.] 2004) отмечалась аналогичная динамика фосфатов, что позволило сделать вывод о преимуществе внутренних процессов водоема (регенерации соединений фосфора из донных отложений, минерализации автохтонного органического вещества) в генезисе элемента.

Круговорот фосфора, в отличие от азота, носит односторонний характер, поскольку он не может вернуться в атмосферу. Фосфор также может «выйти» из биологического круговорота в результате седиментационных процессов и последующего накопления в донных отложениях. Однако, уходя в атмосферу, азот фактически «покидает» водную экосистему, а фосфор остается в ней в связанном виде и может возвращаться в водную среду при анаэробных условиях (Мартынова [Martynova] 1984).

Достоверная статистическая связь концентрации фосфатов с объемом водного стока во втором десятилетии XXI века свидетельствует в пользу усиления роли гидрологических факторов в его балансе ($r = 0.68$, $p = 0.05$) (Рис. 4).

Сообщества микроводорослей одними из первых реагируют на изменения термического и гидрохимического режимов, являясь критерием трофического состояния экосистем водоемов. Если в первые годы существования водоема (1963–1975 гг.) средняя БФ была 2.28 мг/л, то в 2003–2010 гг. она уменьшилась до 1.35, а в 2011–2021 гг. – до 0.61 мг/л. Трансформация

фитопланктонного комплекса в начале XXI в. заключалась не только в снижении БФ. Намечалась также тенденция к упрощению сообщества альгоценоза. В 1963–1975 гг. встречалось от 262 до 296 таксонов микроводорослей рангом ниже рода, во второе десятилетие нового века отмечено снижение видового разнообразия до 199–109 таксонов, в основном среди диатомовых и зеленых водорослей (Shashulovskaya et al. 2021).

В начале XXI в. зарегистрированы существенные изменения в соотношении основных таксономических групп. В 1968–1972 гг. в летний период максимальных биомасс преобладали диатомовые (67% общей биомассы), а в 2010–2021 гг. на их долю приходилось лишь 24%. Биомасса цианобактерий на фоне изменения термического режима увеличилась с 17% в 60–70 гг. прошлого века до 35% в 2011–2021 гг. (Рис. 7В). Ранее нами (Shashulovskaya et al. 2021) отмечена зависимость биомассы цианобактерий от температуры воды ($R^2 = 0.55, p = 0.00$), что наблюдалось и в других водоемах (Salmaso et al. 2018; Machado et al. 2019; Корнева и др. [Korneva et al.] 2019). Зеленые водоросли в 2003–2010 гг. играли заметную роль в БФ, достигая 23%, в 2011–2021 гг. их доля сократилась до 13% (Рис. 7В). На прочие группы фитопланктона (криптофитовые, динофитовые, эвгленовые) в ранний период существования водоема приходилось лишь ~2% (Рис. 7В), в 2003–2021 гг. их доля возросла до 16–25%. Увеличение доли миксотрофных фитофлагеллят, прежде всего криптофитовых и динофитовых водорослей, способных к автотрофии и фаготрофии, связано, очевидно, с лимитированием минеральных питательных веществ (в первую очередь азота) и повышением доли лабильного органического вещества (ОВ) в начале XXI века (Salmaso et al. 2018; Shashulovskaya et al. 2021). Их метаболические и физиологические реакции обеспечивают конкурентное преимущество, вытесняя облигатные фототрофные микроводоросли (Корнева [Korneva] 2022).

В сезонной динамике БФ в 1968–1972 гг. отмечено два пика в развитии фитопланктона, причем весенний пик превышал летний, во все сезоны лидировали диатомовые водоросли (Рис. 6) (Герасимова [Gerasimova] 1996). В 2003–2021 гг. весенний максимум был в 3–4 раза ниже

летнего, в планктоне наряду с диатомовыми доминировали цианобактерии. Подобное изменение хода сезонной динамики БФ под влиянием климатических факторов в начале нашего столетия прослеживается и на Верхней Волге (Корнева и др. [Korneva et al.] 2019). В Волгоградском водохранилище уменьшение биомассы диатомей в весенний период и преобладание летнего пика цианобактерий в последнее десятилетие может быть связано с повышением температуры, влияние которой в условиях микрокосмов изучали на представителях различных таксономических групп фитопланктона (Machado et al. 2019).

Процесс трансформации фитопланктонного сообщества Волгоградского водохранилища направлен на увеличение мелкоклеточных видов, что отмечается в настоящее время и в других водоемах (Brito et al. 2015; Корнева и др. [Korneva et al.] 2019). Уменьшение размера клеток организмов связано со скоростью метаболизма и относится к числу универсальных экологических реакций на глобальное потепление (Abonyi et al. 2020; Zohary et al. 2021).

Уровень развития фитопланктона как первичного звена продукционных процессов в водных экосистемах определяется целым спектром факторов: динамикой водных масс, световыми условиями, прессом растительно-ядного зоопланктона. Важное значение имеет обеспеченность клеток минеральным питанием, в первую очередь, азотом и фосфором (Хендерсон-Селлерс и Маркленд [Henderson-Sellers and Markland] 1990). Маскировать непосредственное влияние биогенных элементов может способность водорослей запасать азот и фосфор в гораздо большем количестве, чем это необходимо для их нормального роста. Иногда избыток биогенных элементов в воде может ингибировать развитие фитопланктона (Гашкина и др. [Gashkina et al.] 2012). Кроме того, потребность в этих элементах может быть различна у отдельных видов, входящих в состав альгоценоза. Некоторые виды цианобактерий способны поглощать азот из атмосферы. Однако, азотфиксация является энергозатратным процессом, а имеющиеся количественные данные свидетельствуют о крайней недостаточности поступления азота в водоем непосредственно за счет азотфиксации, которая инициируется только при

большом дефиците этого элемента (Scott et al. 2019; Chorus and Spijkerman 2021; Рижинашвили [Rizhinashvili] 2022).

Из различных соотношений биогенных элементов наиболее результативным для характеристики трофических условий (возможность лимитирования и оценки трофического статуса) является соотношение общего азота и фосфора. Считается, что при $TN/TP < 10$ развитие фитопланктона лимитировано азотом, при $TN/TP > 17$ – фосфором. Оптимальное соотношение 10–17 (близкое к соотношению элементов в клетке) указывает на отсутствие биогенного лимитирования (Smith 1982). Обычно отношение TN/TP свыше 30–40 характерно для олиготрофных водоемов, до 10 – эвтрофных и до 3–5 – гипертрофных (Китаев [Kitaev] 2007). По нашим данным летом 2021 г. соотношение TN/TP в воде Волгоградского водохранилища изменялось в диапазоне 4.8–15.4 и в среднем составило 10.6, что характеризует водоем как эвтрофный. Низкие значения индекса указывают в некоторых случаях на ограничение азотом развития водорослей Волгоградского водохранилища. Лимитирование развития фитопланктона азотом может происходить в результате интенсификации процессов денитрификации, причем с возрастанием трофности водного объекта дефицит азота возрастает (Scott et al. 2019). По сравнению с 80–90-ми гг. прошлого века можно отметить снижение этого показателя (Табл. 1), что свидетельствует об увеличении трофического статуса исследуемого водоема. Проблема лимитирования процесса эвтрофирования и установление лимитирующего биогенного элемента, антропогенные источники которого способствуют ускорению первичного продуцирования и, как следствие, изменения экосистемы водоемов, имеет важное практическое значение для региональной регламентации допустимых нагрузок биогенных элементов при оценке качества воды (Шашуловская [Shashulovskaya] 2022).

В водохранилищах Верхней Волги фитопланктон в достаточной степени обеспечен минеральным питанием, средние величины TN/TP стабильно менялись в диапазоне от 11 до 18, что указывает на отсутствие биогенного лимитирования (Mineeva et al. 2021; Степанова [Stepanova] 2021). На Средней Волге ситуация

не столь однозначна. Средняя величина TN/TP указывает на возможный дефицит фосфора в Горьковском водохранилище, дефицит азота в Куйбышевском и сбалансированное для развития фитопланктона соотношение этих элементов в Чебоксарском (Mineeva и др. [Mineeva et al.] 2022). Следует отметить, что переход лимитирования от азота к фосфору и наоборот зависит от целого ряда факторов: географического положения водоема, особенностей водосбора, морфометрии и т.д. (Рижинашвили [Rizhinashvili] 2022). Возможно поступление биогенных элементов, в первую очередь азота, с атмосферными осадками, количество которых снижается к южным районам. Также более высокая температура способствует возникновению недостатка азота для развития фитопланктона в воде Волгоградского водохранилища по сравнению с Верхней и Средней Волгой.

Между водорослями и бактериями возможна конкуренция (Рижинашвили [Rizhinashvili] 2022). Увеличение доли легкоокисляемого органического вещества по биохимическому потреблению кислорода за пять суток (BPK_5) в течение всего периода существования Волгоградского водохранилища (Shashulovskaya et al. 2021) могло быть следствием роста численности бактериопланктона, который конкурирует с фитопланктоном за биогенные элементы. Было показано (Рижинашвили и Максимова [Rizhinashvili and Maximova] 2017), что в водоемах в условиях повышенных значений BPK_5 наблюдалась высокая скорость роста бактериопланктона и азотное лимитирование водорослей. Возможно, увеличение бактериальной компоненты Волгоградского водохранилища (на основании повышения доли легкоокисляемого вещества и цветности) в настоящее время могло привести к снижению биомассы фитопланктона.

Реальный ход сукцессий в крупных водохранилищах существенно отличается от сложившихся классических представлений и определяется в первую очередь антропогенным влиянием (Шашуловский и Мосияш [Shashulovsky and Mosiyash] 2010). Развитие экосистемы Волгоградского водохранилища с момента образования характеризовалось рядом направленных тенденций базовых биотических и абиотических параметров, которые имели



Рис. 8. Динамика зарастания Волгоградского водохранилища в разные периоды его существования: 1972–2003 гг. (по Шашуловский и Мосияш [Shashulovsky and Mosiyash] 2010) и 2010–2018 гг. (по Законнов и др. [Zakonnov et al.] 2021).

Fig. 8. Dynamics of overgrowth of the Volgograd reservoir in different periods of its existence: 1972–2003 (after Shashulovsky and Mosiyash 2010) and 2010–2018 (after Zakonnov et al. 2021).

циклический характер (Котляр и др. [Kotlyar et al.] 2004; Шашуловский и Мосияш [Shashulovsky and Mosiyash] 2010; Шашуловский и др. [Shashulovsky et al.] 2014). Исследование закономерностей многолетней динамики содержания растворенных минеральных форм азота и фосфора, а также биомассы фитопланктона с 1960 по 2002 гг. (Котляр и др. [Kotlyar et al.] 2004) показало некоторое увеличение всех рассматриваемых показателей, однако их различия во времени статистически не были доказаны ($p > 0.05$). За первые два десятилетия XXI века, т.е. за временной промежуток в два раза меньший, отмечены значимые ($p < 0.05$) отрицательные тренды минерального азота, а также его аммонийной и нитратной форм, общей биомассы фитопланктона, диатомовых и зеленых водорослей, что позволило сделать предположение об ускорении сукцессионных процессов, причиной которых могло стать глобальное потепление климата.

В водных экосистемах одновременно протекает множество сложных разнонаправленных процессов, в которых циклы биогенных элемен-

тов связываются между собой в двух основных ярусах – пелагиали и бентали. Как следует из полученных нами ранее результатов (Шашуловский и др. [Shashulovsky et al.] 2014), снижение ряда показателей биоактивности в пелагиали водохранилища (концентрация биогенных элементов, уровень развития фитопланктона) сопровождается увеличением биологической активности сообществ бентали (дрейссенид и макрофитов). Не затрагивая в данной работе анализ развития донных биоценозов, следует обратить внимание еще на один важный автотрофный компонент экосистемы Волгоградского водохранилища – сообщество высшей водной растительности (ВВР). Ранее было установлено, что гидрологические и морфометрические особенности Волгоградского водохранилища создали благоприятные условия для развития макрофитов, темпы увеличения площади зарослей которых ежегодно составляли около 1% (Шашуловский и Мосияш [Shashulovsky and Mosiyash] 2010). Ассоциации ВВР мелководной зоны стали формировать около 30% первичной продукции растительных гидробионтов. Было

показано, что прогрессирующее увеличение зарослей ВВР представляет собой продолжающееся развитие водоема по макрофитному типу (Шашуловский и Мосияш [Shashulovsky and Mosiyash] 2010).

В начале 2000-х гг. граница зарастания водоема ВВР сдвинулась до глубины 5 м, а степень зарастания оценивалась величиной 7.5% от общей площади водоема (Рис. 8). Очередная активизация этого процесса произошла, видимо, в 2010 г., когда наблюдали резкое понижение уровня воды в летний меженьный период. В это время образовались огромные площади обсыхающих мелководий, что способствовало ускорению окисления накопленного органического вещества. В результате освободился дополнительный пул биогенных веществ, что послужило началом очередного этапа прогрессирующего развития прибрежно-водных растений. Площадь зарастания увеличилась в 2010 г. до 10.5% (Законнов и др. [Zakonnov et al.] 2021), а в среднем за последнее десятилетие площадь, занятая макрофитами, возросла почти до 8%. Специфика макрофитов позволяет депонировать в своих тканях значительные количества химических соединений (в первую очередь, азота и фосфора), выводя их из круговорота на длительный промежуток времени.

Возможно прогрессирующее зарастание Волгоградского водохранилища макрофитами, которые успешно конкурируют с водорослями, забирая биогенные элементы как из толщи воды, так и дна, является сдерживающим фактором развития фитопланктонного сообщества. Подобная ситуация отмечена в верхневолжском Ивановском водохранилище, где эвтрофирование также идет по макрофитному типу (Пырина и Ляшенко [Pyrina and Lyashenko] 2005), и не выявлено направленных тенденций изменения характеристик фитопланктона (Mineeva 2019).

Таким образом, функционирование экосистемы Волгоградского водохранилища происходит в настоящее время в условиях трансформации климата, которая выражается в первую очередь в изменениях абиотических факторов – повышении температуры воды, снижении количества осадков и внутригодовом перераспределении водного стока. Усиление роли абиотической составляющей в изменениях биотической компоненты может служить новым

свидетельством смещения генезиса сукцессии экосистемы от автогенных форм к аллогенным в очередном витке циклических процессов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие экосистемы Волгоградского водохранилища в первые два десятилетия XXI века происходит в условиях глобальных макроклиматических процессов – повышения температурного фона, внутригодового перераспределения стока и уменьшения количества осадков. Скорость роста июльской температуры воды за период 2001–2021 гг. составила $\sim 0.1^{\circ}\text{C год}^{-1}$ и была почти в 2 раза выше, чем за весь период существования водоема. Доля водного стока в зимний период повысилась на 5%, а в период половодья, наоборот, снизилась с 35 до 25%.

Изменения гидрологических и климатических факторов привели к трансформации гидрохимического режима и биотической составляющей. В результате повышения температуры, снижения объема весеннего половодья и уменьшения количества атмосферных осадков трансформировались циклы биогенных элементов: отмечены отрицательные тренды соединений минерального азота – аммония и нитратов. В генезисе фосфатов уменьшается роль процессов внутри водоема и возрастает влияние гидрологических факторов.

Установлены отрицательные тренды БФ, а также диатомовых и зеленых водорослей. По сравнению с начальным периодом существования водохранилища изменилось соотношение таксономических групп фитопланктона – снизилась доля диатомовых при увеличении цианобактерий, криптофитовых и динофитовых водорослей. При этом доля *Cyanobacteria* увеличилась в общей БФ в последнее десятилетие XXI века по сравнению с 1968–1972 гг. с 17 до 35%. Уменьшились размерные характеристики микроводорослей, изменился ход сезонной динамики БФ от доминирования весеннего пика диатомовых водорослей к преобладанию летнего максимума цианобактерий.

Произошли изменения в соотношении TN/TP. По сравнению с 80–90-ми гг. прошлого столетия можно отметить снижение индекса TN/TP, что косвенно указывает на увеличение трофности и возможное лимитирование

развития водорослей азотом, при котором конкурентные преимущества имеют таксоны цианобактерий, которые способны к азотфиксации.

Значимые отрицательные тренды общей БФ и концентраций биогенных элементов, структурная перестройка альгоценоза и рост доли цианобактерий в начале XXI века свидетельствуют об ускорении сукцессионных процессов под влиянием макроклиматической трансформации. Снижение интенсивности процессов в пелагиали сопровождается повышением биологической активности сообществ бентали – ВВР. Таким образом, прогрессирующее зарастание акватории свидетельствует о продолжающемся эвтрофировании водоема по макрофитному типу.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность коллегам Саратовского филиала ФГБНУ «ВНИРО» И.Г. Филимоновой и Л.В. Гришиной за помощь в обработке гидрохимического материала, а также всем сотрудникам, принимавшим участие в отборе проб.

ЛИТЕРАТУРА

- A report on climate features on the territory of the Russian Federation in 2021.** 2022. Roshydromet, Moscow, 104 p. [In Russian].
- Abonyi A., Kiss K.T., Hidas A., Borics C., Varbiro G. and Acs E.** 2020. Cell size decrease and altered size structure of phytoplankton constrain ecosystem functioning in the Middle Danube River over multiple decades. *Ecosystems*, **23**(6): 1254–1264. <https://doi.org/10.1007/s10021-019-00467-6>
- Binzer A., Guill C., Rall B.C. and Brose U.** 2016. Interactive effects of warming, eutrophication and size structure: impacts on biodiversity and food-web structure. *Global Change Biology*, **22**(1): 220–227. <https://doi.org/10.1111/gcb.13086>
- Brito A.C., Moita T., Gameiro C., Silva T., Anselmo T. and Brotas V.** 2015. Changes in the phytoplankton composition in a temperate estuarine system (1960 to 2010). *Estuaries and Coasts*, **38**: 1678–1691. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9900-8>
- Cherenkova E.A. and Sidorova M.V.** 2021. On the impact of insufficient atmospheric moistening on the low annual discharge of large rivers in European Russia. *Water Resources*, **48**(3): 351–360. <https://doi.org/10.1134/S0097807821030064>

- Chorus I. and Spijkerman E.** 2021. What Colin Reynolds could tell us about nutrient limitation, N:P ratios and eutrophication control. *Hydrobiologia*, **848**: 95–111. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04377-w>
- Chou Q., Nielsen A., Andersen T.K., Hu F., Chen W., Cao T., Ni L., Søndergaard M., Johansson L.S., Jeppesen E. and Trolle D.** 2021. The impacts of extreme climate on summer-stratified temperate lakes: Lake Søholm, Denmark, as an example. *Hydrobiologia*, **848**: 3521–3537. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04607-9>
- Dalechina I.N. and Jayani E.A.** 2014. Dynamics of the species composition and quantitative indicators of phytoplankton in the reservoirs of the Lower Volga for 2003–2013. Materials of the international scientific conference, dedicated to the 100th anniversary of GosNIORKh (October 6–10, Saint-Petersburg): Fishery reservoirs of Russia: fundamental and applied research. GosNIORKh, Saint Petersburg: 287–292. [In Russian].
- Drizo A.** 2020. Phosphorus pollution control – policies and strategies. John Wiley & Sons, Hoboken, 155 p. <https://doi.org/10.1002/9781118825518>
- Environmental regulatory document Federal 14.1:2:3.1-95.** 2017. Method of measuring the mass concentration of ammonium ions in natural and wastewater by photometric method with Nessler reagent. Moscow, 19 p.
- Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.3-95.** 2011. Method of measuring the mass concentration of nitrite ions in drinking, surface and wastewater by photometric method with Griss reagent. Moscow, 22 p.
- Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.4-95.** 2011. Method of measuring the mass concentration of nitrate ions in drinking, surface and wastewater by photometric method with salicylic acid. Moscow, 15 p.
- Environmental regulatory document Federal 14.1:2:4.112-97.** 2011. Method of measuring the mass concentration of phosphate ions in drinking, surface and wastewater by photometric method with ammonium molybdate. Moscow, 16 p.
- Erratt K.J., Creed I.F. and Trick C.G.** 2018. Comparative effects of ammonium, nitrate and urea on growth and photosynthetic efficiency of three bloom-forming cyanobacteria. *Freshwater Biology*, **63**: 626–638. <https://doi.org/10.1111/fwb.13099>
- Gashkina N.A.** 2011. Zonal features of the distribution of biogenic elements and organic matter in small lakes. *Water Resources*, **38**(3): 352–371. <https://doi.org/10.1134/S0097807821030064>
- Gashkina N.A., Moiseenko T.I. and Kremleva T.A.** 2012. Features of distribution of biogenic elements and organic matter in small lakes and limitation of their trophic capacity on the European Territory of Russia

- and Western Siberia. *Bulletin of the Tyumen State University. Ecology and Nature Management*, **12**: 17–25. [In Russian].
- Gelca R., Hayhoe K., Scott-Fleming I., Crow C., Dawson D. and Patiño R. 2016.** Climate–water quality relationships in Texas reservoirs. *Hydrological Processes*, **30**: 12–29. <https://doi.org/10.1002/hyp.10545>
- Gerasimova N.A. 1996.** Phytoplankton of the Saratov and Volgograd reservoirs. IBIW publishing house, Tolyatti, 200 p. [In Russian].
- Golubkov V. and Golubkov S. 2020.** Eutrophication in the Neva estuary (Baltic Sea): response to temperature and precipitation patterns. *Marine and Freshwater Research*, **71**(6): 641–652. <https://doi.org/10.1071/MF18422>
- Henderson-Sellers B. and Markland H.R. 1990.** Dying lakes. Causes and control of anthropogenic eutrophication. Hydrometeoizdat, Leningrad, 279 p. [In Russian].
- Isles P.D.F., Jonsson A., Creed I.F. and Bergstrom A.-K. 2020.** Does browning affect the identity of limiting nutrients in lakes? *Aquatic Science*, **82**(2): 45. <https://doi.org/10.1007/s00027-020-00718-y>
- Kirpichnikova N.V., Lapina E.E. and Kudryashova V.V. 2020.** Long-term dynamics of nitrogen and phosphorus concentrations in subsoil water in Ivankovo reservoir drainage basin. *Water Resources*, **47**(5): 721–730. <https://doi.org/10.1134/S0097807820050103>
- Kitaev S.P. 2007.** Fundamentals of limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Karelian Research Center of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, 395 p. [In Russian].
- Konstantinov A.S. (Ed.). 1977.** Volgograd reservoir (population, biological production and self-purification). Saratov University Publishing House, Saratov, 222 p. [In Russian].
- Korneva L.G. 2022.** Dynamics and distribution of mixotrophic phytoflagellates in large plain reservoirs of the Volga basin. Materials of the IV All-Russian Conference with International Participation: Actual problems of planktology (September 22–30, 2022, Kaliningrad). KSTU, Kaliningrad: 107–110. [In Russian].
- Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M., Sigareva L.E., Sokolova E.A., Timofeeva N.A., Mitropol'skaya I.V. and Solovieva V.V. 2019.** The state and dynamics of biological communities in the Rybinsk Reservoir under climate changes. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, **12**(2): 160–179. [In Russian]. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0037>
- Korneva L.G., Solovieva V.V., Sidelev S.I., Chernova E.N. and Russkikh Ya.V. 2021.** Ecology and metabolic activity of cyanobacteria in large diverse plain reservoirs in the European part of Russia. *Issues of Modern Algology*, **2**(26): 29–37. [In Russian]. [https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2\(26\)-29-37](https://doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2(26)-29-37)
- Kotlyar S.G. 1985.** Evaluation criteria for water quality according to hydrochemical indicators. Collection of scientific papers GosNIORKh: *Chemistry and Toxicology of Wastewater*, **241**: 74–83. [In Russian].
- Kotlyar S.G., Lizina N.N., Mosiyash S.S. and Shashulovskaya E.A. 2004.** Ecosystem approach to the regulation of the content of biogenic elements in a reservoir. *Scientific Notebooks of FGNU GosNIORKh*, **9**: 1–36. [In Russian].
- Machado K.B., Vieira L.C.G. and Nabout J.C. 2019.** Predicting the dynamics of taxonomic and functional phytoplankton compositions in different global warming scenarios. *Hydrobiologia*, **830**: 115–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3858-7>
- Martynova M.V. 1984.** Nitrogen and phosphorus in bottom sediments of lakes and reservoirs. Nauka, Moscow, 159 p. [In Russian].
- Mineeva N.M. 2019.** Content of photosynthetic pigments in the Upper Volga reservoirs (2005–2016). *Inland Water Biology*, **12**(2): 161–169. <https://doi.org/10.1134/S199508291902010X>
- Mineeva N.M., Korneva L.G. and Solovieva V.V. 2016.** Influence of environmental factors on phytoplankton photosynthetic activity in the Volga River reservoirs. *Inland Water Biology*, **9**(3): 258–267. <https://doi.org/10.1134/S0097807821030064>
- Mineeva N.M., Poddubny S.A., Stepanova I.E. and Tsvetkov A.I. 2022.** Abiotic factors and their role in the development of phytoplankton in the reservoirs of the Middle Volga. *Inland Water Biology*, **6**: 640–651. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S1995082922060141>
- Mineeva N.M., Stepanova I.E. and Semadeni I.V. 2021.** Biogenic elements and their significance in the development of phytoplankton in reservoirs of the Upper Volga. *Inland Water Biology*, **14**(1): 32–42. <https://doi.org/10.1134/S0097807821030064>
- Nebol'sina T.K. (Ed.). 1980.** Fishery development and bioproduction possibilities of the Volgograd reservoir. Saratov University Publishing House, Saratov, 264 p. [In Russian].
- Pyrina I.L. and Lyashenko G.F. 2005.** Long-term dynamics of phytoplankton and higher aquatic vegetation productivity and their role in the production of organic matter in the overgrown Ivankovsky reservoir. *Inland Water Biology*, **3**: 48–56. [In Russian].
- Radbourne A.D., Elliott J.A., Maberly S.C., Ryves D.B. and Anderson N.J. 2019.** The impacts of changing nutrient load and climate on a deep, eutrophic, monomictic lake. *Freshwater Biology*, **64**: 1169–1182. <https://doi.org/10.1111/fwb.13293>
- Rizhinashvili A.L. 2022.** An outline of the theory of the functioning of aquatic ecosystems: nutrient limitation. *Biology Bulletin Reviews*, **12**: 596–608. <https://doi.org/10.1134/s2079086422060068>
- Rizhinashvili A.L. and Maksimova O.B. 2017.** Evaluation of the availability of primary production in a small lake and its trophic status. *Hydrobiological Journal*,

- 53(6): 31–42. [In Russian]. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v54.i2.30>
- Salmaso N., Boscaini A., Capelli C. and Cerasino L. 2018.** Ongoing ecological shifts in a large lake are driven by climate change and eutrophication: evidences from a three-decade study in Lake Garda. *Hydrobiologia*, **824**: 177–195. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3402-1>
- Scott J.T., McCarthy M.J. and Paerl H.W. 2019.** Nitrogen transformations differentially affect nutrient-limited primary production in lakes of varying trophic state. *Limnology and Oceanography Letters*, **4**(4): 96–104. <https://doi.org/10.1002/lo12.10109>
- Shashulovskaya E.A., Mosiyash S.A. and Dalechina I.N. 2021.** Long-term changes in the main indicators of the trophic state of the large plain reservoir under the influence of climatic transformation and successional processes. *Inland Water Biology*, **14**(6): 627–637. <https://doi.org/10.1134/S1995082921060110>
- Shashulovskaya E.A. 2022.** On the need for regional regulation of organic matter and biogenic elements in the Lower Volga reservoirs. *Water Industry of Russia: Problems, Technologies, Management*, **1**: 25–38. [In Russian]. https://doi.org/10.35567/19994508_2022_1_2
- Shashulovskaya E.A. and Mosiyash S.A. 2022.** Spatio-temporal variability of hydrochemical indicators of the Irikliinskii reservoir in modern conditions. *Izvestiya RAN. Geographic Series*, **5**: 697–714. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S2587556622050119>
- Shashulovskaya E.A., Mosiyash S.A., Dalechina I.N., Filimonova I.G., Grishina L.V., Kuzina E.G. and Shashulovskaya O.V. 2020.** 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). *Journal of Siberian Federal University. Biology*, **13**(4): 368–386. [In Russian]. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0334>
- Shashulovskaya E.A., Mosiyash S.A., Filimonova I.G., Grishina L.V. and Kuzina E.G. 2016.** Hydrochemical foundations of biological productivity in the closing reservoirs of the Volga cascade. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **320**(3): 367–376. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2016.320.3.367>
- Shashulovskiy V.A. and Mosiyash S.S. 2010.** The formation of biological resources of the Volgograd reservoir during the succession of its ecosystem. КМК, Moscow, 250 p. [In Russian].
- Shashulovskiy V.A., Mosiyash S.S., Ermolin V.P., Dalechina I.N., Jayani E.A., Mosiyash S.A., Sonina E.E., Filinova E.I. and Shashulovskaya E.A. 2014.** Development of the ecosystem and bioresource potential of the Volgograd reservoir at the beginning of the 21st century. *Fisheries*, **S**: 49–55. [In Russian].
- Smith V.H. 1982.** The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes: an empirical and theoretical analysis. *Limnology and Oceanography*, **23**: 1248–1255. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.6.1101>
- Stepanova I.E. 2021.** Analysis of the relationship between the degree of development of phytoplankton estimated by chlorophyll “a”, with the content of biogenic elements in the Rybinsk reservoir. *Izvestiya RAN. Biological Series*, **2**: 177–183. [In Russian]. <https://doi.org/10.31857/S0002332921020119>
- Vasiliev D.Yu., Vodopyanov V.V., Semenov V.A. and Chibilev A.A. 2020.** Analysis of trends in aridity changes for the Southern Urals region over the period 1960–2019 using various methods. *Doklady Earth Sciences*, **494**(1): 748–752. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S0097807821030064>
- Veraart A.J., De Klein J.J. and Scheffer M. 2011.** Warming can boost denitrification disproportionately due to altered oxygen dynamics. *PLoS One*, **6**(3): e18508. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018508>
- Winder M. and Sommer U. 2012.** Phytoplankton response to a changing climate. *Hydrobiologia*, **698**: 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>
- Zakonov V.V., Filippov O.V., Baranova M.S., Kochetkova A.I. and Zakonova A.V. 2021.** Spatial-temporal transformation of the soil complex of the Volga reservoirs. Message 8. Formation of the banks and bed of the Volgograd reservoir. *Water Economy of Russia: Problems, Technologies, Management*, **6**: 6–28. [In Russian]. <https://doi.org/10.35567/1999-4508-2021-6-1>
- Zhezherya V.A., Zhezherya T.P. and Linnik P.M. 2021.** Biogenic rivers near the waters of the Dnieper cascades after regulation of the Dnieper runoff. *Hydrobiological Journal*, **6**: 89–109. [In Ukrainian]. <https://doi.org/10.1615/hydrobj.v58.i2.70>
- Zohary T., Flaim G. and Sommer U. 2021.** Temperature and the size of freshwater phytoplankton. *Hydrobiologia*, **848**(1): 143–155. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04246-6>