

The structure of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir, Russia (2020–2025)

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Belyaeva P.G.

Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Perm, 614081, Russia

ABSTRACT. Using data from phytoplankton studies conducted in the Votkinsk Reservoir from July 2020 to 2025, its taxonomic composition, ecogeographic structure, and quantitative indicators were studied. The algal flora includes 379 intraspecific algal taxa from 9 divisions identified, with diatoms and green algae accounting for 61% of the algal flora. The annual list of planktonic algae included between 193 and 301 species and subspecies, with the main species composition remaining relatively constant over several years. In terms of ecogeography, the reservoir's phytoplankton algae are represented by typically planktonic species, widespread in water bodies worldwide, indifferent to water salinity, and found only in freshwater bodies with neutral waters. The average phytoplankton abundance was 59.6 ± 8.3 million cells/L and was determined by the development of cyanoprokaryotes, predominantly with small cell sizes. The average biomass was 8.89 ± 0.93 mg/L, consisting mainly of cyanoprokaryotes and diatoms. Over the study period, phytoplankton abundance and biomass fluctuated by two orders of magnitude and exhibited increasing trends. The dominant assemblage was formed by cyanoprokaryotes, primarily anheterocystous small-celled representatives of the genera *Aphanocapsa*, *Anathece* and *Planktolyngbya*, diatoms, cryptophytes, and dinoflagellates. In all years of the study, dominant species were *Aphanizomenon flos-aquae* and *Aulacoseira granulata*. Ongoing changes in phytoplankton, particularly the increased coenotic role of small-sized disazotrophic cyanoprokaryotes and dinophytes, indicate progressive eutrophication of the waters of the Kama Reach of the Votkinsk Reservoir due to the combined influence of anthropogenic factors and global warming. The community index Q and saprobity index characterize of the Votkinsk Reservoir as β -mesosaprobic, moderately polluted, corresponding to water quality class III.

Keywords: phytoplankton, Votkinsk Reservoir, ecological and geographical characteristics, community structure, dominant species, water quality

For citation: Belyaeva P.G. The structure of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir, Russia (2020–2025) // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - P. 221-240. DOI: 10.31951/2658-3518-2026-A-4-221

1. Introduction

Phytoplankton plays a crucial role in lentic ecosystems, serving as the primary source of primary production and energy. Light, nutrient cycling, energy flow, nutrient concentration, and water temperature determine the growth and composition of phytoplankton (Reynolds et al., 2002). The hydrodynamic characteristics of a water body can significantly influence conditions within the water column. Specifically, the transformation of river ecosystems due to hydrotechnical constructions alters the habitat conditions for aquatic organisms, leading to changes in phytoplankton and increased water productivity (Maavara et al., 2017).

In the Perm Krai, the Votkinsk Reservoir is one of the main sources of drinking and industrial water, as well as the primary receptor of wastewater from industrial enterprises and housing and communal services in the Perm-Krasnokamensk industrial complex. The water quality corresponds to class 3 (3a, 3b), categorized as polluted and heavily polluted, with a pollution index of 2.92–3.73 (State..., 2024).

The study of phytoplankton began as early as 1933-1934 in the unregulated Kama River. Systematic research on the structure and seasonal dynamics of phytoplankton commenced in 1938 (Shtina, 1941; Tauson, 1947). Data on the development of phytoplankton in the reservoir from the 1970s and 1980s to 2016 have

*Corresponding author. E-mail address: beliaeva@iegm.ru (P.G. Belyaeva)

Received: May 26, 2026;

Accepted after revised: July 28, 2026;

Available online: August 28, 2026

© Author(s) 2026. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



been presented in several studies (Tretiakova et al., 1988; Tretiakova, 1989; Belyaeva, 2017, 2018; 2022). The observed climate anomalies in the region (Third Assessment..., 2022) and water pollution are the causes of increased phytoplankton development, changes in species diversity and algae taxa ratios (Rühland et al., 2008; Sterner et al., 2020; Mineeva et al., 2024). In this connection, there is a need to study the transformation of phytoplankton of the Votkinsk Reservoir under the combined effects of climate and a complex of anthropogenic factors with an assessment of the role of autotrophs in the formation of the quality of the aquatic environment.

The goal is to study the spatiotemporal changes in the structure of phytoplankton of the Votkinsk Reservoir.

2. Materials and methods

The Votkinsk Reservoir was formed in 1962 on the Kama River as a result of the construction of the Votkinsk Hydroelectric Power Plant dam downstream from the mouth of the Saigatka River (Perm Krai). The reservoir is a narrow, highly winding water body, particularly in its central and upper sections. Based on its configuration and morphological features, it belongs to a simple valley type. The water surface area is 1120 km², and the volume is 9.36 km³. The length of the reservoir is 340 km, with a maximum width of 8.6 km and an average width of 2.7 km. The maximum depth is 22.8 m near the dam, and the average depth is 7.1 m. Shallows up to 2 m deep account for 14% of the total area at the normal pool level (NPL) of 89 m (Baltic System). The macrophyte coverage area is 7%. The water exchange coefficient is 5.8 year⁻¹ (Mikhalev et al., 2011). Only one reach, the Kama Reach, is identified within the reservoir. Based on its morphological and morphometric characteristics, the Votkinsk Reservoir is divided into 3 areas: upper, central, and lower (Matarzin and Matskevich, 1970).

A decrease in water mineralization is observed along the reservoir's longitudinal axis: from 380 mg/L near the city of Perm and in areas downstream of industrial discharges to approximately 200 mg/L in the central part and 130–160 mg/L in the dam area (Kitaev and Rochev, 2007). Water color is low, ranging from 33 to 49 degrees on the Cr–Co scale. Data from expeditions to the Votkinsk Reservoir conducted from July 2020 to 2025 at eight hydrobiological sites were used to analyze phytoplankton changes (Fig. 1). Phytoplankton samples of 1.0 L were collected at eight hydrobiological cross-sections (Fig. 1) in the surface (0.5–1.0 m) water layer. The collection and processing of quantitative phytoplankton samples were carried out according to standard hydrobiological methodologies (Methodology for Studying..., 1975). Abundance was counted in a 0.01 mL "Uchinskaya" chamber using a light microscope (ZEISS Axiostar Plus). Biomass was estimated by the cell-volume method, based on cell abundance and volume calculated using geometric similarity formulas. Species accounting for $\geq 10\%$ of the total phytoplankton biomass were classified as dominant. The

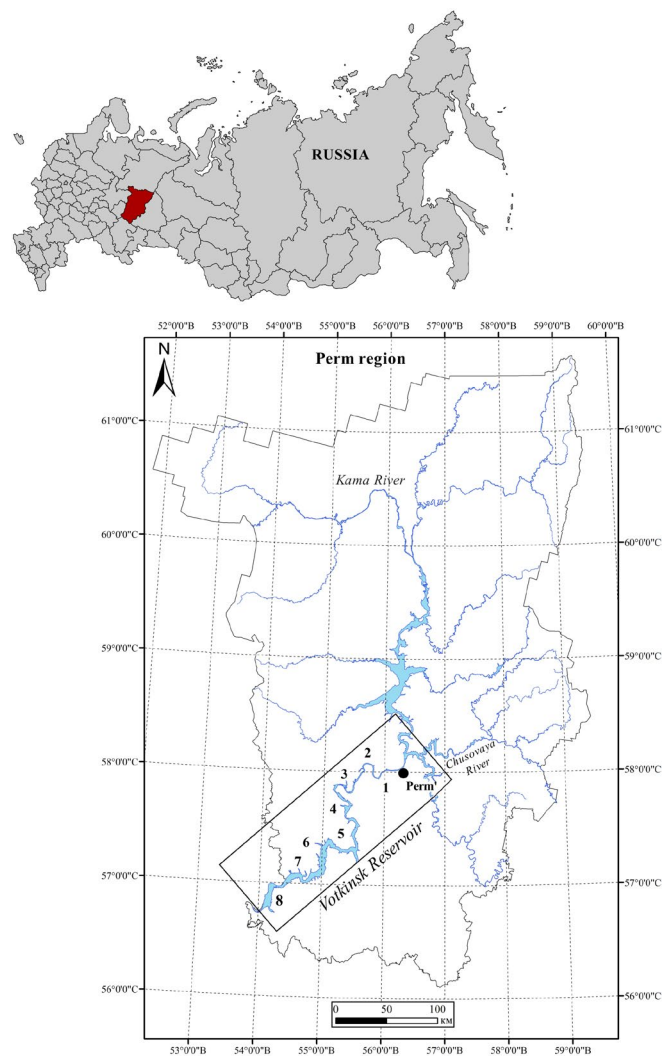


Fig.1. Map of the location of hydrobiological sections in the Votkinsk Reservoir.

identification of diatoms was performed in permanent mounts using light microscopy. To determine the taxonomic affiliation of the algae, foreign and domestic keys, systematic synopses, and monographs cited in Belyaeva (2024) were used. Species names were verified using an international database AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2022). The similarity analysis of the algae species composition among the studied river sections was performed using the Sørensen–Czekanowski indices (Megarran, 1992). They were calculated dominance frequency (DF), dominance order (Dt), and occurrence frequency (pF) (Gorbulin, 2012).

The ecological and geographical characterization of the algae was compiled according to the most widely recognized frameworks adopted in algal ecology and biogeography (Proshkina-Lavrenko, 1953; Sládeček, 1973; Davydova, 1985; Marvan et al., 2005). To assess water saprobity, the Pantle–Buck indicator organism method in Sládeček's modification was used (Pantle and Buck, 1955; Sládeček, 1973).

Water quality assessment was performed using the community index Q, calculated as: $Q = \sum P_i$ is the biomass share of the i-th functional group in the total phytoplankton biomass, and F– is the coefficient (factor F) established for the i-th functional group for a specific type of water body according to Padisák (Padisák et al.,

2006; Padisák et al., 2009). The Q index corresponded to ecological condition values on a scale from 0 to 5: 0–1 – poor, 1–2 – low, 2–3 – moderate, 3–4 – good, and 4–5 – high.

Relative water transparency was measured by the depth at which the Secchi disk disappeared from view. Dissolved oxygen concentration and water temperature were measured using a HANNA HI 9146-04 oximeter (HANNA Instruments Ltd, England), and water pH was measured using a HANNA HI 98130 multiparameter analyzer (HANNA Instruments Ltd, England). Average monthly temperatures and precipitation data were obtained from the open GIS portal Meteoservice (2026). Regression and non-parametric analyses, along with graphical representations, were performed using MS Excel 2010 and STATISTICA 10. Only those statistical relationships that were significant at $p < 0.05$ are presented.

3. Results

In the Votkinsk Reservoir transparency was 60–150 cm in the period 2020–2025. The pH level of the water changed within 7.8 to 8.6. Oxygen content 6.02–9.52 (average 7.99 ± 0.13) ppm. The years of research varied significantly in water level, precipitation and temperature regime (Table 1). Precipitation and water level were below the average perennial over the summer in 2023. July 2021 with the highest rainfall. In the summer season, the long-term average water temperature was 17.7 ± 0.2 °C with fluctuations of 16.9–18.6 °C. Warm (in terms of temperature over the summer) are 2021–2023. The average air temperature in July 2020 and 2023 was higher than the long-term average, in 2025 on 1.5 °C lower.

During the study period, 379 taxa of algae of rank below genus (354 species) were identified in the phytoplankton of the Votkinsk Reservoir, belonging to 167 genera, 89 families, 52 orders, 9 divisions, including: Bacillariophyta – 123, Chlorophyta – 111, Cyanoprokaryota – 59, Chrysophyta – 37, Euglenophyta – 22, Dinophyta – 10, Charophyta (ord. Desmidiaceae) – 10, Cryptophyta – 4, Xanthophyta – 2, Raphidophyta – 1. The list of algae included between 193 and 301 species and intraspecific taxa (IST) annually (Table 2). During the study period, the species richness of algae showed a negative trend; however, in the long-term observa-

tion series (since the study of the phytoplankton of the Kama Reservoir), the number of species and IST has been increasing (Fig. 2).

In the summer phytoplankton, the most diverse orders included Sphaeropleales (60), Chlorellales (30), Naviculales (26), Chroococcales (24), Euglenales (22), Nostocales (15), Bacillariales (12), Chrysosaccales (12), Stephanodiscales (12) and Fragilariiales (11), which together accounted for 56% of the overall diversity. Among families, the most diverse were Scenedesmaceae (28), Microcystaceae (21), Naviculaceae (17), Schroederiaceae (15), Euglenaceae (15), Aphanizomenonaceae (13), Oocystaceae (12), Stephanodiscaceae (12), Fragilariaceae (12), Bacillariaceae (12) and Chrysococcaceae (12), collectively forming 45% of systematic taxa below the genus rank. The species richness of Bacillariophyta was primarily composed of representatives from the genera *Navicula* Bory (13), *Nitzschia* Hassall (10), *Fragilaria* Lyngb. and *Aulacoseira* Thwaites (5 each), contributing to 32% of the diatom species richness; in Chlorophyta the most prevalent genera were *Scenedesmus* Meyen and *Desmodesmus* R. Chodat (7 each), *Monoraphidium* Komárková-Legnerová and *Chlamydomonas* Ehrenb. (5 each); in Chrysophyta – *Kephyrion* Pascher – had 8 species, while *Dinobryon* Ehrenb. and *Mallomonas* Perty each had 5; from Euglenophyta, the genus *Trachelomonas* Ehrenb. had 6 species, and from Cyanoprokaryota – *Dolichospermum* (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek had 8 species.

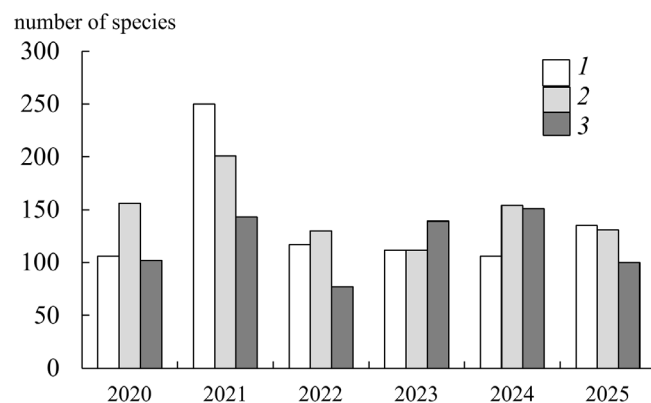


Fig. 2. Number of algae species in different areas of the Votkinsk Reservoir.

1 – upper area, 2 – central area, 3 – near-dam area.

Table 1. Climatic conditions of the Perm region and the water level regime of the Votkinsk reservoir

Parameter	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Average air temperature, °C Summer	16.9 (+0)	18.6 (+1.8)	18.1 (+1.4)	17.7 (+2.4)	17.5 (+0.4)	17.2 (+0.3)
July	21.1 (+2.4)	18.5 (-0.1)	20.1 (+1.5)	20.7 (+2.0)	18.6 (-0.3)	17.1 (-1.5)
Water temperature on sampling days, °C	23.8 ± 0.6	23.9 ± 0.5	24.2 ± 0.5	23.9 ± 0.2	25 ± 0.6	21.5 ± 0.3
Precipitation, mm Average Summer	63.7 (-22)	77.7 (-28)	29.7 (-37)	44.7 (-41)	98 (+9)	76 (-4)
July	36 (-33)	144 (+45)	8 (-54)	51 (-27)	85 (-12)	64 (-15)
Water level, m (Baltic system) Summer	88.7	88.3	88.7	87.4	88.7	88.5
July	88.6	88.3	88.8	87.4	88.8	88.5

Table 2. Taxonomic composition of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir from 2020 to 2025

Algae Department / Years of Research	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Cyanoprokaryota	21	58	40	30	38	32
Chrysophyta	18	32	40	20	28	23
Bacillariophyta	76	91	78	67	54	62
Xanthophyta	1	0	0	1	0	0
Cryptophyta	2	4	4	4	4	2
Dinophyta	7	10	9	7	5	7
Raphidophyta	1	1	1	1	1	1
Euglenophyta	16	14	18	9	4	10
Chlorophyta	60	86	73	54	78	69
Charophyta	4	5	5	0	4	5
Total	205	301	268	193	216	205

The minimum number of species and intraspecific taxa of algae was noted in the channel part of the dam area of the reservoir. In warm years with insignificant precipitation in July (2020, 2022 and 2024), the number of algae taxa is higher in the central area of the reservoir. In 2021, with increased precipitation in July, the maximum variety of algae was noted in the upper area of the reservoir and decreased to the dam. In low-water 2023, the richness of species is higher in the dam area (Fig. 2). The correlation of species richness and precipitation (for July) in the reservoir as a whole was 50% and is significant only in the upper area (84%; $p \leq 0.01$), Cyanoprokaryota and Chlorophyta had a high dependence on precipitation (Table 3). A significant increase in the number of algae taxa was found with an increase in the average summer temperature (0.91 and 0.72; $p \leq 0.05$ for Cyanoprokaryota and

phytoflagellates), there are no significant dependences of the number of species and IST on air temperature in July.

The coefficients of similarity (Chekanovskiy-Sørensen index) of the algofra of the reservoir in the interannual aspect are quite high, 78–84%. For different areas, the reservoirs are lower, accounting for 60–76% ($p < 0.05$). The composition of phytoplankton in the upper area of the Votkinsk reservoir is similar to that in the middle area by 76%, the difference with the lower area is more significantly 60%. Between reservoir areas, differences in phytoplankton composition are associated with different conditions of existence, in particular, with the influence of the flora of tributaries and bays, as well as with the washing of periphyton algae from underwater substrates in shallow waters.

Table 3. Correlation coefficients of structural characteristics of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir and some abiotic factors

Parameter	pH	Average air temperature (°C)		Precipitation (mm) Average		Water level (m), July
		Summer	July	Summer	July	
Total biomass, mg/l	0.33	0.50	-0.16	-0.21	0.51*	-0.78*
$B_{Bacillariophyta}$	-0.10	0.25	0.42	-0.59	-0.32	-0.74*
$B_{Chlorophyta}$	0.87*	-0.21	-0.75	0.77*	0.23	0.02
$B_{Cyanoprokaryota}$	0.19	0.50*	-0.16	-0.16	0.84	-0.64*
$B_{phytoflagellates}$	0.86*	0.14	-0.69*	0.69*	0.10	0.55
Total abundance, million cells/l	0.31	0.59*	-0.21	-0.11	0.85*	-0.54*
$N_{Bacillariophyta}$	0.20	0.35	0.18	-0.39	-0.16	-0.67*
$N_{Chlorophyta}$	0.76*	0.02	-0.37	0.57	0.12	-0.12
$N_{Cyanoprokaryota}$	0.29	0.58*	-0.21	-0.11	0.87*	-0.52*
$N_{phytoflagellates}$	0.07	0.04	-0.29	0.31	0.71*	0.33
Number of taxa	0.10	0.86*	-0.17	-0.28	0.50	0.25
Number $B_{Bacillariophyta}$	-0.46	0.61*	0.24	-0.66	0.38	0.09
Number $Chlorophyta$	0.56	0.62*	-0.60*	0.34	0.63*	0.49
Number $Cyanoprokaryota$	0.47	0.91*	-0.44*	-0.14	0.73	0.03
Number $phytoflagellates$	-0.19	0.72*	0.15	-0.48	-0.10	0.29

Note: B – biomass; N – abundance; * – differences are significant at $p \leq 0.05$.

The summer phytoplankton of the Votkinsk Reservoir is characterized by the predominance of planktonic (40%) and planktonic-benthic (37%) species, most of which are cosmopolitans (87%). In terms of pH preference, alkaliphiles (50%) and indifferents (41%) are more diversely represented; in relation to salinity, indifferents dominate (70%). The number of saprobity indicator species reached 65% of the total composition. Assessment of water saprobity by indicator species showed a predominance of β -mesosaprobies (28%) and α - β -mesosaprobies (22%).

Phytoplankton abundance from 2020 to 2025 varied by two orders of magnitude, ranging from 3.7 to 459.4 million cells/L (averaging 59.6 ± 8.3 million cells/L), and was generally determined by the massive development of Cyanoprokaryota (80%), predominantly those with small cell sizes. Cyanoprokaryota reached their maximum development in 2021 (characterized by heavy precipitation in July), while their minimum development occurred in 2022 during the driest July. Total phytoplankton biomass values over the years fluctuated from 0.18 to 42.21 mg/L (averaging 8.89 ± 0.93 mg/L) (Table 4). Cyanoprokaryota also made a significant contribution to the total phytoplankton biomass, with the exception of the warm and dry year of 2022, which saw a sharp decline in overall phytoplankton development and a dominance of Bacillariophyta in the biomass. A high proportion of diatoms was also noted under similar weather conditions in 2023.

The contribution of algal divisions (average values by areas) to the overall abundance and biomass of phytoplankton in different areas of the Votkinsk Reservoir is shown in Figure 3. Over the study period, a decrease in the proportion of Cyanoprokaryota (from 95% to 86%) was noted, while a positive trend in the contribution of Chlorophyta to phytoplankton abundance was detected.

An increase in the proportion of Chlorophyta (from 5% to 15% of the biomass) and phytoflagellates (from 6% to 17%) due to the development of dinoflagellates, cryptophytes, and, less frequently, golden algae, this is particularly evident in years with low precipitation and moderate temperatures in July. The contribution of Cyanoprokaryota to biomass formation remains

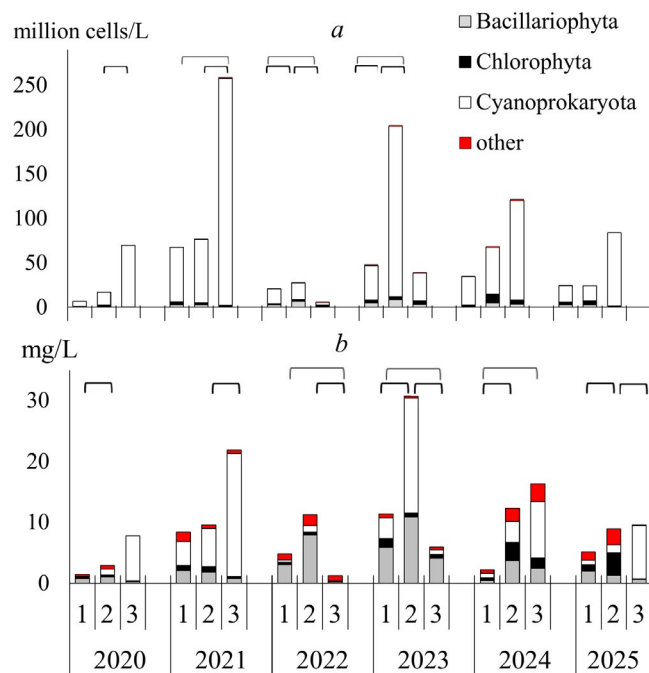


Fig.3. Contribution of algae divisions to the structure of phytoplankton of the Votkinsk Reservoir: (a) abundance, (b) biomass. 1 – upper area, 2 – central area, 3 – near-dam area.

significant, especially in the reservoir's near-dam area, except for the low-water year of 2023 (Fig. 3). When comparing areas of the reservoir based on the taxonomic structure of phytoplankton (the contribution of individual groups to overall quantitative indicators), reliable differences are observed for the upper area in 2023 and 2024; in other years, the differences between areas are not statistically significant ($p > 0.05$). No significant differences were found for different sections of the reservoir in terms of abundance.

For the phytoplankton, the mean values of abundance (62.4 ± 15.4 and 61.2 ± 15.2 million cells/L, respectively) and biomass (9.23 ± 1.36 and 8.30 ± 1.57 mg/L) in the shallow zone and the main channel area showed no significant differences.

Differences in weather conditions during the study years revealed significant positive correlations of phytoplankton abundance and biomass with July pre-

Table 4. Structural characteristics of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir

Parameter	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Total abundance, million cells/l	<u>1.8–228.3</u> 31.4 ± 14.4	<u>20.1–459.4</u> 125.2 ± 29.8	<u>3.7–33.1</u> 18.0 ± 2.3	<u>16.3–216.5</u> 79.4 ± 17.4	<u>3.8–220.7</u> 75.3 ± 17.1	<u>8.4–202.4</u> 41.7 ± 13.7
Total biomass, mg/l	<u>0.18–25.63</u> 4.04 ± 0.18	<u>4.53–42.21</u> 12.48 ± 2.23	<u>0.72–13.60</u> 5.39 ± 1.09	<u>3.81–34.00</u> 12.89 ± 2.61	<u>0.88–30.32</u> 10.30 ± 2.17	<u>1.37–22.83</u> 7.49 ± 1.49
Saprobicity index	<u>1.75–2.20</u> 2.01 ± 0.02	<u>1.90–2.19</u> 2.11 ± 0.02	<u>1.98–2.13</u> 2.06 ± 0.02	<u>1.61–2.15</u> 1.92 ± 0.04	<u>1.53–2.10</u> 1.95 ± 0.05	<u>1.84–2.18</u> 2.00 ± 0.04
Community Index Q	<u>0.86–3.10</u> 1.81 ± 0.24	<u>0.81–1.83</u> 1.26 ± 0.12	<u>2.01–3.13</u> 2.54 ± 0.13	<u>2.07–2.88</u> 2.36 ± 0.09	<u>1.00–1.67</u> 1.38 ± 0.10	<u>1.02–2.77</u> 1.79 ± 0.17
Shannon-Weaver Index	<u>0.50–4.93</u> 3.04 ± 0.15	<u>0.95–5.03</u> 3.05 ± 0.36	<u>2.54–4.70</u> 3.88 ± 0.18	<u>2.33–4.33</u> 3.18 ± 0.18	<u>2.72–4.76</u> 3.98 ± 0.19	<u>1.11–4.61</u> 3.24 ± 0.33

Note: in the numerator – min – max, in the denominator – mean values with standard error.

precipitation ($r^2=0.85$; $p \leq 0.01$ и 0.51 ; $p < 0.05$, respectively) and negative correlations with water level ($r^2=-0.54$; $p < 0.05$ и -0.78 ; $p < 0.05$, respectively). Differences were noted in how quantitative phytoplankton indicators responded to short-term versus summer-average temperature conditions (Table 2). The relationship between water temperature on sampling days and July air temperature, on the one hand, and the total phytoplankton abundance and biomass, on the other, was not significant, which is explained by the algae divisions responding in different directions. At the same time, a significant negative correlation was found between July temperature and the biomass of green algae and phytoflagellates. Average summer air temperatures warm the water and create optimal conditions for the growth of Cyanoprokaryota ($r=0.58$ for abundance and $r=0.50$ for biomass; $p \leq 0.05$). It is precisely the mass development of this group that determines the significant relationship between summer temperature and total abundance ($r=0.59$; $p < 0.05$) and the strong tendency toward a relationship with total biomass ($r=0.50$). A significant positive correlation was also noted between phytoplankton development and water pH, which was particularly high for Chlorophyta and phytoflagellates.

At the current stage of the reservoir's existence, the dominant complex included Cyanoprokaryota and Bacillariophyta, as well as Cryptophyta and Dinoflagellata (by biomass), which develop in the upper and central areas (Table 5). The maximum values of occurrence, order, and frequency of dominance were characteristic of *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Born. end Flah. ($pF=92.7$, $Dt=73.0$, $DF=69.2$). The phytoplankton of the Votkinsk Reservoir is characterized by the increasingly widespread distribution (across the entire water area) and development of non-heterocystous cyanoprokaryotes with high occurrence ($pF=70-90$): (*Aphanocapsa holsatica* (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek, *A. inserta* (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek, *Anathece clathrata* (West & G.S.West) Komárek, Kaštovský & Jezberová), *Planktolyngbya limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg, and species of the genera *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont and *Limnothrix* M.-E.Meffert). The dominant complex of species by biomass, as a rule, includes *A. flos-aquae* ($pF=93.4$, $Dt=75.0$, $DF=69.0$) and *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen ($pF=90.2$, $Dt=68.2$, $DF=86.8$) with the maximum values of occurrence, order, and frequency of dominance. Other dominant species are

Table 5. Dominant complex of phytoplankton of the Votkinsk Reservoir

Dominant species	1981-1982	2010-2016	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Cyanoprokaryota								
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	**	***	***	***	***	***	***	***
<i>Planktolyngbya limnetica</i>	-	**	*	**	*	*	*	**
<i>Microcystis</i> spp.	**	**	*	*	*	-	-	-
<i>Anathece clathrata</i>	-	***	*	*	*	*	*	*
<i>Aphanocapsa holsatica</i>	-	-	*	*	*	*	**	**
<i>Limnothrix planctonica</i> (Wołoszyńska) Meffert	-	**	-	*	**	*	-	-
Bacillariophyta								
<i>Aulacoseira granulata</i>	*	***	**	**	***	***	***	***
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen	*	*	-	*	-	*	*	-
<i>Actinocyclus normanii</i> (W.Gregory ex Greville) Hustedt	-	**	*	-	-	-	-	-
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen	*	**	-	*	-	-	-	-
<i>Skeletonema subsalsum</i> (A.Cleve) Bethge	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	**	**	-	-	-	-	-	-
Dinophyta								
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F.Müller) Ehrenberg	-	-	-	*	*	*	**	**
<i>Apocalathium aciculiferum</i> (Lemmermann) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado	-	-	-	*	*	-	-	*
Cryptophyta								
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg	*	-	-	*	**	*	**	**
<i>Komma caudata</i> (L.Geitler) D.R.A.Hill	-	-	-	*	*	-	*	-
Chlorophyta								
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Meneghini	*	-	-	-	-	-	*	-
<i>Lobomonas ampla</i> Pascher	-	-	-	-	-	-	*	*

Note: * 10–15%, ** 15–30%; *** > 30%, proportion of the species in the total abundance (N) or biomass (B)

characterized by low values of frequency and order of dominance, even with high occurrence.

Shannon indices of species diversity, calculated based on phytoplankton abundance (Hn) and biomass (Hb), varied widely (from 0.46 to 4.98 bits/specimen and from 0.49 to 5.02 bits/mg). The average long-term values of the index are quite high: 2.92 ± 0.14 and 3.34 ± 0.13 , respectively (Table 4). The highest frequency of relative occurrence for Hb and Hn was 3.1–3.6 (58%). The sharp decrease in Shannon index values (≤ 0.5) in the shallow waters of the lower part of the reservoir in 2020 was determined by the widespread development of several cyanoprokaryotes species, which form the basis of phytoplankton abundance and biomass (up to 75–90% of the total abundance) and indicated a simplification of the phytoplankton structure.

The Pantle-Bucca saprobity coefficients, reflecting the degree of organic pollution in water masses, ranged from 1.53 to 2.20 and characterized the waters during the summer season as β -mesosaprobic with a water quality class of III (moderately polluted). Differences between the saprobity indices at shallow and channel stations were not statistically significant.

In the phytoplankton, algae from codons H1, B, Y, Lo, G, MP, P, D, and C were most widely represented. The Q index values varied from 1.0 to 3.1 and were significantly lower in the near-dam area – 1.41 ± 0.26 , which was determined by the dominance of cyanoprokaryotes within the algal communities and indicated low water quality.

4. Discussion

The list of planktonic algae species before the regulation of the Kama River (in the area corresponding to the Votkinsk Reservoir) included 330 taxa of algae, predominantly diatoms (Tauson, 1947). In the 1980s, the phytoplankton of the Votkinsk Reservoir was found to contain 396 taxa of algae (considering the flora of the bays), with 301 taxa of algae below the genus level in the channel part. The species diversity of the algal flora was mainly composed of green algae (broadly defined) – 113 species and diatoms – 111 (Tretiakova et al., 1988; Tretiakova, 1989). During our study, from 2020 to 2023, diatoms predominated in terms of species count in the phytoplankton, while in 2024–2025, green algae were more abundant.

Throughout the study period (2020–2025), the average values of abundance and biomass for the phytoplankton of the Votkinsk Reservoir experienced significant fluctuations, showing a tendency to increase but not exceeding the values recorded for the phytoplankton of the Votkinsk Reservoir in previously studied periods (since 2008) (Belyaeva, 2017; 2018; 2022; Korneva et al., 2025). It has been previously shown that the abundance and biomass values in August are 1.5–2 times higher at shallow stations than riverbed stations of the reservoir for the phytoplankton of the Votkinsk Reservoir (Belyaeva, 2018; 2022). However, during the period from 2020 to 2025, the differences in the July phytoplankton turned out to be insignificant. Such

differences are likely explained by variations in temperature and hydrodynamics in different months, as according to S.P. Kitaev (1984), shallow areas are more heated and hydrologically isolated in August.

An increase in air and water temperatures, alongside changing precipitation patterns, drives the transformation of biological communities in reservoirs (Korneva et al., 2019). Specifically, it stimulates the growth of Chrysophyta and Dinophyta, making phytoflagellates a common component of reservoir communities (Korneva, 2022; Sakharova and Korneva, 2018). A clear dependence of phytoflagellate development on summer water temperatures has been established for the Volga reservoirs (Korneva, 2015). In the summer phytoplankton of the Votkinsk Reservoir, an increasing share of mixotrophic phytoflagellates has been observed over a number of years, driven by the development of large-celled Dinophyta and Cryptophyta. Against this background, an increase in total phytoplankton biomass is noted. Furthermore, according to many authors, the proliferation of phytoflagellates indicates the progressive eutrophication of a water body (Sládečková and Sládeček, 1993; Rosowski, 2003; Goryunova, 2006; Suikkanen et al., 2007; Korneva, 2009; Wells et al., 2015). At the current stage of the reservoir's existence, the dominant complex included both the species of cyanoprokaryotes and diatoms established in previous studies (Belyaeva, 2017; 2018; 2022), as well as new species. The latter include small-sized non-heterocystous cyanoprokaryotes (by abundance) and species of Cryptophyta and Dinophyta (by biomass) (Table 5). Such distribution and succession of cyanoprokaryotes species are observed in many reservoirs during their long-term existence, for example, in the basins of the Volga (Korneva, 2015), Irtysh (Succession..., 2009), Angara (Kozhova and Basharova, 1984), Yenisei (Kozhevnikova, 2001), and Ob (Bazhenova and Mikhailov, 2021) rivers, as well as in the Prospect reservoirs in Australia (Luong et al., 2024), Hongfeng in southwest China (Long et al., 2018), and Lac au Duc in western France (Le Moal et al., 2021). This typically occurs at the final stages of oligo-eutrophic succession and indicates an increase in the trophic status of the waters (Korneva, 2015; Korneva and Glushchenko, 2020). During certain periods of the reservoir's existence, the dominant complex also included invasive diatoms: in the 1980s, *Skeletonema subsalsum* (Tretiakova et al., 1988; Tretiakova, 1989), which currently occurs only occasionally; from 2004 to 2018, *Actinocyclus normanii* was a dominant species throughout the reservoir (Belyaeva, 2017; 2018; 2022), and during the period of our study it is found throughout the reservoir, but was rarely part of the dominant complex (upper area).

The Shannon index (H), reflecting the complexity of community structure, takes into account the total number and dominance of individual species. Our research has shown that the diversity index generally decreases in water areas during the “blooming” period, with significant dominance of one to three species of phytoplankton, which is characteristic of the reservoir's dam area. In shallow waters, the index is often higher than at channel stations, obviously due to the constant

washing out of benthic or periphytic species.

Our studies have shown the differences in the saprobity index in the Votkinsk Reservoir are not significant in both spatial and interannual aspects.

Similar conclusions regarding the absence of spatial and temporal differences using the widely used saprobiological analysis of surface waters in the state monitoring system have been reached by many algologists (Kulizin et al., 2020; Korneva and Solovyeva, 2021; Vodeneeva et al., 2022; Startseva et al., 2022; Sharagina et al., 2024). The approach using morpho-functional groups of phytoplankton and the community index Q showed changes both across the reservoir's areas and in the interannual aspect. There is a clear ecological degradation of the phytoplankton structure from the upper area to the dam area, with water quality classes rated as "poor" and "low," dominated by phytoplankton species, which was determined by hydrological conditions, particularly maximum depths, stagnant zones, and accumulation of biogens. In the interannual aspect, the index has a dependence on air temperature (0.54 average for summer and 0.56 for July) and on the amount of precipitation (-0.92 average for summer and -0.85 for July).

5. Conclusion

In the summer phytoplankton of the Votkinsk Reservoir (2020–2025), a total of 379 species and infra-specific taxa of algae from 9 divisions were recorded. The highest number of taxa below the genus level was noted in the Bacillariophyta (32% of the total flora). The contribution of Chlorophyta was 29%. However, in the past two years, green algae have dominated in terms of species richness, with diatoms taking the second position. The maximum species diversity of algae was characteristic of the central area of the reservoir. From an ecological and geographical perspective, the phytoplankton is represented by typical planktonic species that are widely distributed in global water bodies, indifferent to salinity, restricted to freshwater environments, and preferring neutral waters. During the study period, abundance and biomass values varied by two orders of magnitude. Interannually, a rising trend in increasing phytoplankton abundance and biomass was observed. A reduction in the proportion of Cyanoprokaryota and an increase in the proportion of green algae have been noted in the formation of phytoplankton abundance and biomass. Additionally, there has been an increase in the proportion of phytoplankton flagellates contributing to biomass formation. The composition of the dominant phytoplankton complex has changed over the years and has recently come to include cryptophytes and dinoflagellates (by biomass). The composition of the dominant phytoplankton complex varied by year, and has recently come to include Cryptophyta and Dinophyta (by biomass). The dominant complex is primarily formed by indicator species of anthropogenic eutrophication (*Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Microcystis*, *Aphanocapsa holsatica*, *Limnothrix planctonica*, *Aulacoseira granulata*, *A. ambigua*, *Pediastrum boryanum*), and there is also a mass development of

non-heterocystous cyanoprokaryotes (*Aphanocapsa holsatica*, *Anathece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*). The saprobic indices characterize the waters of the Votkinsk Reservoir as β -mesosaprobic throughout the entire area of water, which corresponds to a Class III water quality. However, despite the overall stability of the index, it evidently underestimates the actual degree of eutrophication in the reservoir, as which is confirmed by the quantitative development and composition of the dominant phytoplankton complex. The Q community index, using morphofunctional groups of phytoplankton, also classifies the waters as moderately polluted (Class III quality), but is more informative and reflects both spatial and interannual changes in water quality.

Acknowledgements

The author expresses deep gratitude to the head and staff of the Perm branch of the All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography for cooperation and collection of primary data.

Funding

This study was carried out as part of State Task no. 124020500028-4.

Conflict of interest

The authors declare no conflicts of interest.

References

- Bazhenova O.P., Mikhailov V.V. 2021. Phytoplankton As an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir. *Inland Water Biology* 14: 670–678. DOI: [10.1134/S1995082921050023](https://doi.org/10.1134/S1995082921050023)
- Belyaeva P.G. 2017. Phytoplankton structure of the Votkinsk Reservoir in 2010–2016. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologiya* [Bulletin of Perm University. Biology Series] 3: 257–262. (in Russian)
- Belyaeva P.G. 2018. Long-term dynamics of composition and distribution of phytoplankton in the Votkinsk Reservoir (the Kama River basin, Perm Krai). *Botanicheskii Zhurnal* [Botanical Journal] 103 (3): 297–312. (in Russian)
- Belyaeva P.G. 2022. Structure and functioning of algal-cenoses in aquatic ecosystems of the Perm Cis-Urals. Doctoral Dissertation in Biological Sciences, Borok, Russia. (in Russian)
- Belyaeva P.G. 2024. Composition and structure of phytoplankton in the Sylvensko-Chusovsky reach Kama Reservoir (Russia). *Tomsk State University Journal of Biology* 66: 193–212. DOI: [10.17223/19988591/66/10](https://doi.org/10.17223/19988591/66/10)
- Davydova N.N. 1985. Diatoms - indicators of natural conditions of water bodies in the Holocene. Leningrad: Nauka Publishers. (in Russian)
- Gorbunin O.S. 2012. Complexes of dominant phytoplankton forms in different types of water bodies. *Альгология* [Algology] 22 (3): 303–315. (in Russian)
- Goryunova S.V. 2006. Patterns of anthropogenic degradation of water bodies: Abstract of a Doctor of Biological Sciences dissertation. Moscow State University, Moscow, Russia. (in Russian)
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (accessed: 20.11.2025).

Kitaev A.B., Rochev A.V. 2007. Chemical composition of water in the Votkinsk Reservoir under modern anthropogenic load. *Geograficheskii vestnik [Geographical Bulletin]* 1–2 (5–6): 90–95. (in Russian)

Kitaev S.P. 1984. Ecological bases of bioproductivity of lakes of different natural zones. Moscow: Nauka Publ. (in Russian)

Korneva L.G. 2009. Formation of phytoplankton in the Volga basin reservoirs under the influence of natural and anthropogenic factors: Abstract of a PhD thesis. St. Petersburg: Institute of Limnology, Russian Academy of Sciences, Russia. (in Russian)

Korneva L.G. 2022. Dynamics and distribution of mixotrophic phytoflagellates in large lowland reservoirs of the Volga basin. In: Actual Problems of Planktonology. IV All-Russian Conference with International Participation. Abstracts of papers, Svetlogorsk, September 25–30, 2022. Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University, pp. 107–110. (in Russian)

Korneva L.G., Glushchenko G.Yu. 2020. Composition and Seasonal Succession of Phytoplankton of Taganrog Bay in the Sea of Azov and the Downstream Reaches of the Don River under a Changing Climate. *Inland Water Biology* 13: 23–30. DOI: [10.1134/S1995082920010071](https://doi.org/10.1134/S1995082920010071)

Korneva L.G., Lazareva V.I., Mineeva N.M. et al. 2019. The State and Dynamics of Biological Communities in the Rybinsk Reservoir under Climate Changes. *Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Seriya: Biologiya [Journal of Siberian Federal University. Biology]* 12 (2): 160–179. DOI: [10.17516/1997-1389-0037](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0037) (in Russian)

Korneva L.G., Solovyeva V.V. 2021. Dynamics of Morphofunctional Groups of Phytoplankton in the Rybinsk Reservoir and Assessment of the Reservoir Water Quality by the Community Index. *Water Resources* 48 (1): 65–72. DOI: [10.1134/S0097807821010206](https://doi.org/10.1134/S0097807821010206)

Korneva L.G., Solovyova V.V., Makarova O.S. 2025. Current state of phytoplankton in the Volga, Kama, Don, and Volga–Don canal reservoirs (summer 2015–2018) under conditions of a changing climate and continuing eutrophy. *Inland Water Biology* 18 (1): 26–44. DOI: [10.1134/s1995082925700026](https://doi.org/10.1134/s1995082925700026)

Korneva L.G. 2015. Phytoplankton of reservoirs of the Volga basin. Kostroma: Kostroma Printing House. (in Russian)

Kozhevnikova N.A. 2001. Species structure of phytoplankton in the Krasnoyarsk reservoir (1977–2000). In: Modern problems of hydrobiology of Siberia. Proc. of the Sci. Conf. Tomsk: Tomsk. Gos. Univ. Publ. (in Russian)

Kozhova O.M., Basharova N.I. 1984. Productivity of Angara reservoirs. *Biologicheskie resursy vnutrennikh vodoemov Sibiri i Dal'nego Vostoka*. Moscow: Nauka Publ. (in Russian)

Kulizin P.V., Vodeneva E.L., Okhapkin A.G. 2020. Experience of using functional classification of phytoplankton for assessing the water quality of some left-bank tributaries of the Volga River (the Cheboksary Reservoir basin). *Printsipy ekologii [Principles of Ecology]* 9 (2): 48–59. DOI: [10.15393/j1.art.2020.9582](https://doi.org/10.15393/j1.art.2020.9582) (in Russian)

Le Moal M., Pannard A., Brient L. et al. 2021. Is the Cyanobacterial Bloom Composition Shifting Due to Climate Forcing or Nutrient Changes? Example of a Shallow Eutrophic Reservoir. *Toxins (Basel)* 13 (5): 351. DOI: [10.3390/toxins13050351](https://doi.org/10.3390/toxins13050351)

Long S., Hamilton P.B., Yang Y. et al. 2018. Multi-year succession of cyanobacteria blooms in a highland reservoir with changing nutrient status, Guizhou Province, China. *Journal of Limnology* 77 (2): 232–246. DOI: [10.4081/jlimnol.2018.1636](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1636)

Luong H.A., Rohlf A.M., Facey J.A. et al. 2024. Long-term study of phytoplankton dynamics in a supply reservoir

reveals signs of trophic state shift linked to changes in hydrodynamics associated with flow management and extreme events. *Water Research* 256: 121547. DOI: [10.1016/j.watres.2024.121547](https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.121547)

Maavara T., Lauerwald R., Regnier P. et al. 2017. Global perturbation of organic carbon cycling by river damming. *Nature Communications* 8: 15347. DOI: [10.1038/ncomms15347](https://doi.org/10.1038/ncomms15347)

Marvan P., Marsalek B., Hetesa J. et al. 2005. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 – discussion material for assessment of trophic status of water bodies. Association Flos Aquae. Supplement. Centre for Cyanobacteria and Their Toxins. URL: <http://www.sinice.cz/res/file/scientific/trophicstatus-list.pdf> (accessed: 20.11.2025)

Matarzin Yu.M., Matskevich I.K. 1970. Issues of reservoir morphometry and regionalization. In: Issues of Reservoir Formation and Their Impact on Nature and Economy. Iss. 1. Perm: Perm State University, pp. 27–45. (in Russian)

Megarran E. 1992. Ecological diversity and its measurement. Moscow: Mir Publ. (in Russian)

Meteoservice. Weather in Perm: weather archive. 2026. [Electronic resource]. URL: meteoservice.ru (accessed: 27.02.2026)

Methodology of studying biogeocenoses of inland water bodies. 1975. Moscow: Nauka. (in Russian)

Mikhalev V.V., Matskevich I.K., Beloborodov A.V. 2011. Contemporary morphometry of the Votkinsk reservoir. *Vodnoe khozyaistvo Rossii: problemy, tekhnologii, upravlenie [Water Sector of Russia: Problems, Technologies, Management]* 1: 23–32. DOI: [10.35567/1999-4508-2011-1-2](https://doi.org/10.35567/1999-4508-2011-1-2) (in Russian)

Mineeva N.M., Lazareva V.I., Poddubnyi S.A. et al. 2024. Structure and Functioning of Plankton Communities in the Rybinsk Reservoir under the Conditions of Climate Change. *Inland Water Biology* 17 (1): 114–129. DOI: [10.1134/S1995082924010127](https://doi.org/10.1134/S1995082924010127)

Padisák J., Borics G., Grigorszky I. et al. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* 553: 1–14.

Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 1 (621): 1–19. DOI: [10.1007/s10750-008-9645-0](https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0)

Pantle R., Buck H. 1955. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gasund Wasserfach* 96 (18): 604–618. (in German)

Proshkina-Lavrenko A.I. 1953. Diatoms - indicators of water salinity. In: Diatom Collection. Leningrad: Leningrad State University Publishers, pp. 186–205. (in Russian)

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417–428. DOI: [10.1093/plankt/24.5.417](https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417)

Rosowski J. 2003. Photosynthetic euglenoids. *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Elsevier Sc.: Acad. Press.

Rühland K., Paterson A.M., Smol J.P. 2008. Hemispheric scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes. *Global Change Biology* 14 (11): 2740–2754. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x)

Sakharova E.G., Korneva L.G. 2018. Phytoplankton in the Littoral and Pelagial Zones of the Rybinsk Reservoir in Years with Different Temperature and Water-Level Regimes. *Inland Water Biology* 11 (1): 6–12. DOI: [10.1134/S1995082918010157](https://doi.org/10.1134/S1995082918010157)

Sharagina E.M., Kulizin P.V., Startseva N.A. et al. 2024. Dominant species and functional complexes of phytoplankton of some unique karst lakes of the Middle Volga basin. *Limnology and Freshwater Biology* 3: 195–220. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-3-195](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-3-195)

Shtina E.A. 1941. Seasonal changes in the phytoplankton of the Kama River near the town of Okhansk according to observations in 1939 and 1940. *Izvestiya Biologicheskogo NII pri Permskom gosudarstvennom universitete* [Bulletin of the Biological Research Institute at Perm State University] 12 (2): 35–52. (in Russian)

Sládeček V. 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View. *Archiv für Hydrobiologie: Beihefte. Ergebnisse der Limnologie. Heft 7.* (in German)

Sládečková A., Sládeček V. 1993. Bioindication within the aquatic environment. *Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica* 7 (1–2): 3.

Startseva N.A., Gavrilko D.E., Erina O.N. et al. 2022. Rapid assessment of water quality in the mouth area of the Kazanka River (Kazan) based on algological indicators. Actual problems of planktonology: IV All-Russian conference with international participation. Abstracts of reports, Svetlogorsk, September 25–30, 2022. Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University, pp. 197–200. (in Russian)

State annual report “State and protection of the environment of Perm Krai” for 2024 / Ministry of Natural Resources of Perm Krai. URL: <https://priroda.permkrai.ru/dokumenty/360883/> (accessed: 27.02.2026).

Sterner R.W., Rein K.L., Lafrancois et al. 2020. A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior. *Limnology and Oceanography* 65 (12): 2984–2998. DOI: [10.1102/lno.11569](https://doi.org/10.1102/lno.11569)

Succession of biocenoses of the Bukhtarma Reservoir. 2009. Omsk: Omsk State Agrarian University. (in Russian)

Suikkanen S., Laamanen M., Huttunen M. 2007. Long-term changes in summer phytoplankton communities of the open northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71(3–4): 580–592. DOI: [10.1016/j.ecss.2006.09.004](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.09.004)

Tauson A.O. 1947. Aquatic resources of the Molotov region. Molotov. (in Russian)

Third Assessment Report on Climate Change and Their Consequences on the Territory of the Russian Federation. General Summary. 2022. St. Petersburg: Science-Intensive Technologies. (in Russian)

Tretiakova S.A. 1989. Phytoplankton of the Kama Reservoir. Collection of Scientific. tr. Ural Branch of the Academy of Sciences of the USSR «Hydrobiological characteristic of Ural reservoirs». Sverdlovsk, pp. 58–69. (in Russian)

Tretiakova S.A., Golovacheva S.I., Batova E.M. 1988. Phytoplankton. In: Biology of the Votkinsk Reservoir. Irkutsk, 26 – 36, pp. 153 – 157. (in Russian)

Vodeneva E.L., Kulizin P.V., Sharagina E.M. et al. 2022. Species and functional diversity of phytoplankton in the estuarine areas of the Cheboksary Reservoir tributaries (Nizhny Novgorod region) In: Actual Problems of Planktonology: IV All-Russian Conference with International Participation. Abstracts, Svetlogorsk, September 25–30, 2022. Kaliningrad: Kaliningrad State Technical University. pp. 39–42. (in Russian)

Wells M.L., Trainer V.L., Smayda T.J. et al. 2015. Harmful algal blooms and climate change: Learning from the past and present to forecast the future. *Harmful Algae* 1 (49): 68-93. DOI: [10.1016/j.hal.2015.07.009](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.07.009)

Структура фитопланктона Воткинского водохранилища (Россия) в 2020 – 2025 годах



Беляева П.Г.

«Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» филиал ПФИЦ УрО РАН, Пермь, 614081, Россия

АННОТАЦИЯ. По материалам исследований фитопланктона Воткинского водохранилища в июле 2020–2025 г. изучены его таксономический состав, эколого-географическая структура и количественные показатели. Идентифицировано 379 видов и внутривидовых таксонов водорослей из 9 отделов, основу видового богатства создают диатомовые и зеленые водоросли (61% альгофлоры). Список водорослей планктона ежегодно включал от 193 до 301 видов и внутривидовых таксонов, основной состав видов на протяжении ряда лет оставался достаточно постоянным. В эколого-географическом аспекте альгофлора фитопланктона водохранилища представлена типично планктонными видами, широко распространенными в водоемах земного шара, индифферентными к солености воды, обитающими только в пресных водоемах с нейтральными водами. Средняя численность фитопланктона составила 59.6 ± 8.3 млн кл./л и определялась развитием цианопрокариот. Значения средней биомассы – 8.89 ± 0.93 мг/л, ее основу составляли цианопрокариоты и диатомовые водоросли. За период исследования для фитопланктона отмечены колебания значений численности и биомассы на 2 порядка, а также их тренды к увеличению. Доминантный комплекс сформирован цианопрокариотами, преимущественно безгетероцистными мелкоклеточными представителями родов *Aphanocapsa*, *Anathece*, *Planktolyngbya*, а также диатомовыми, криптофитовыми и динофитовыми водорослями. Во все годы исследования основными доминантными видами являлись *Aphanizomenon flos-aquae* и *Aulacoseira granulata*. Происходящие изменения в фитопланктоне, в частности усиление ценотической роли мелкоразмерных диазотрофных цианопрокариот и динофитовых водорослей, свидетельствуют о прогрессирующей эвтрофикации вод Камского плеса Воткинского водохранилища при совместном влиянии антропогенных факторов и потепления климата. Индекс сообщества Q и индекс сапробности характеризуют воды Воткинского водохранилища как β -мезосапробные, умеренно загрязненные, что соответствует III классу качества вод.

Ключевые слова: фитопланктон, Воткинское водохранилище, эколого-географическая характеристика, структура сообщества, доминантные виды, качество воды

Для цитирования: Беляева П.Г. Структура фитопланктона Воткинского водохранилища (Россия) в 2020 – 2025 годах // Limnology and Freshwater Biology. 2026. - № 4. - С. 221-240. DOI: [10.31951/2658-3518-2026-A-4-221](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2026-A-4-221)

1. Введение

Фитопланктон играет важную роль в лентических экосистемах, являясь основным источником первичной продукции и энергии. Свет, круговорот веществ и поток энергии, концентрация питательных веществ и температура воды определяют рост фитопланктона и его состав (Reynolds et al., 2002). Гидродинамические особенности водоема могут сильно влиять на условия в водной толще, в част-

ности, трансформация речных экосистем, происходящая вследствие гидростроительства, заключается в изменении условий обитания гидробионтов, и также приводит к изменению фитопланктона и росту продуктивности вод (Maavara et al., 2017).

На территории Пермского края Воткинское водохранилище является одним из основных источников питьевого и промышленного водоснабжения, также и основной приемник сточных вод промышленных предприятий и предприятий жилищно-ком-

*Автор для переписки. Адрес e-mail: beliaeva@iegm.ru (П.Г. Беляева)

Поступила: 26 мая 2026;

Принята после доработки: 28 июля 2026;

Опубликована online: 28 августа 2026

© Автор(ы) 2026. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



мунального хозяйства Пермско–Краснокамского промышленного комплекса. Вода соответствует 3 классу качества (За, 3б) разряду загрязненная и очень загрязненная – УКИЗВ 2.92 – 3.73 (Государственный..., 2024).

Изучение фитопланктона на акватории соответствующей Воткинскому водохранилищу было начато еще в не зарегулированной реке Кама в 1933–1934 гг., с 1938 г. было начато систематическое изучение структуры и сезонной динамики фитопланктона (Штина, 1941; Таусон, 1947). Данные о развитии фитопланктона в водохранилище в 1970–1980-х до 2016 г. представлены в ряде работ (Третьякова и др., 1988; Третьякова, 1989; Беляева, 2017; 2018; 2022).

Наблюдаемые климатические аномалии в регионе (Третий оценочный..., 2022) и загрязнение вод становятся причинами увеличения степени развития фитопланктона, изменений видового разнообразия и соотношения таксонов водорослей (Rühland et al., 2008; Sterner et al., 2020; Mineeva et al., 2024). В связи с чем, возникает необходимость изучения трансформации фитопланктона Воткинского водохранилища при совместном влиянии климата и комплекса антропогенных факторов с оценкой роли автотрофов в формировании качества водной среды. Цель – изучение пространственно-временных изменений структуры фитопланктона Воткинского водохранилища.

2. Материалы и методы

Воткинское водохранилище образовано в 1962 г. на р. Каме в результате сооружения плотины Воткинской ГЭС ниже устья р. Сайгатки (Пермский край). Водохранилище представляет собой узкий водоем со значительной извилистостью, особенно в центральной и верхней частях, по своим очертаниям и морфологическим особенностям относится к простому долинному типу. Площадь водного зеркала 1120 км², объем 9,36 км³. Длина водохранилища 340 км, наибольшая ширина 8,6 км, средняя – 2,7 км. Максимальная глубина 22,8 м у плотины, средняя – 7,1 м. Площадь мелководий до 2 м составляет 14% общей площади при НПУ (нормальный подпорный уровень) 89 м (БС). Площадь зарастаний – 7%. Коэффициент водообмена 5,8 год⁻¹ (Михалев и др., 2011). В водохранилище выделяется только один плес – Камский. По особенностям морфологии и морфометрии Воткинское водохранилище разделено на 3 района: верхний, центральный, нижний (Матарзин и Мацкевич, 1970).

По длине водохранилища наблюдается уменьшение минерализации вод от 380 мг/л в районе г. Перми и в створах ниже промышленных выбросов, в среднем районе ~ 200 мг/л, в приплотинном – 130–160 мг/л (Китаев и Рочев, 2007). Цветность низкая 33–49 град по хром-кобальтовой шкале.

Для анализа изменений фитопланктона использованы данные экспедиций по Воткинскому водохранилищу, проведенные в июле 2020–2025 гг. Пробы фитопланктона объемом 1,0 л отбирали

на восьми гидробиологических створах (Рис. 1), в поверхностном (0,5–1,0 м) слое воды. Отбор и обработку количественных проб фитопланктона, осуществляли по общепринятым в гидробиологии методикам (Методика изучения..., 1975). Учет численности проводили в камере «Учинская» объемом 0,01 мл с использованием светового микроскопа (ZEISS Axiostar Plus). Биомассу оценивали счетно-массовым методом, исходя из численности и объема клеток, определенного по формулам геометрического подобия (Методика изучения..., 1975). К доминирующим относили виды, достигающие ≥ 10% суммарной биомассы или численности фитопланктона. Идентификацию диатомовых водорослей проводили в постоянных препаратах с применением световой микроскопии. Для определения таксономической принадлежности водорослей использовали зарубежные и отечественные определители, сводки систематического характера и монографии в работе П.Г. Беляевой (2024). Видовые названия уточняли с использованием международной базы данных AlgaeBase (Guiry and Guiry, 2025). Анализ сходства (различия) видового состава водорослей исследованных участков реки проведен с использованием индексов Сёренсена-Чекановского (Мэгарран, 1992).

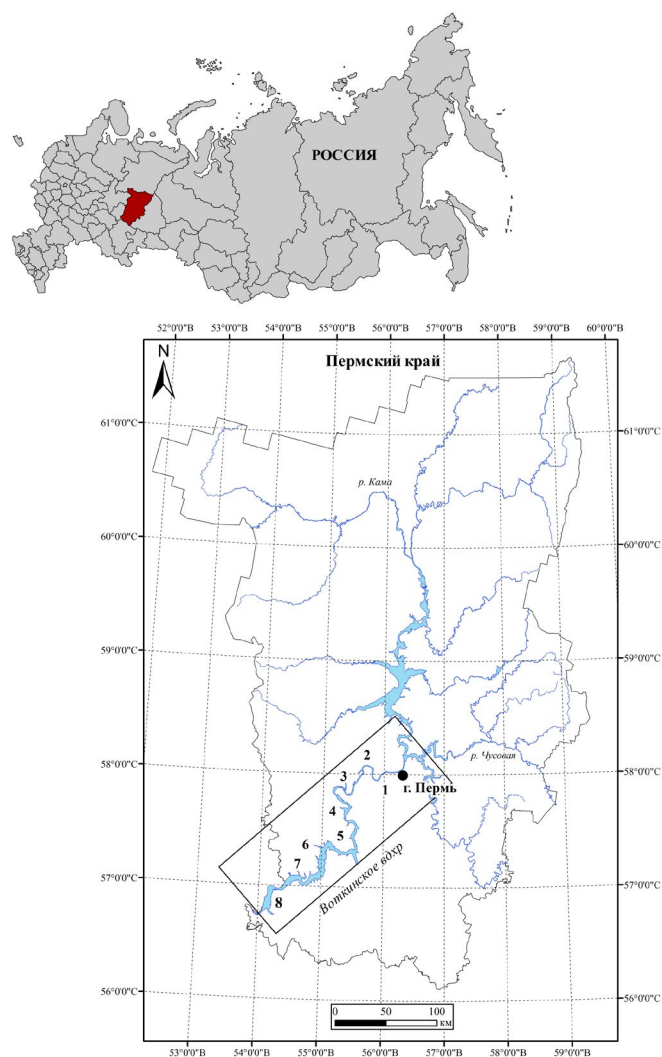


Рис.1. Карта-схема расположения гидробиологических створов в Воткинском водохранилище.

Для оценки роли отдельных таксонов в формировании альгоценозов вычисляли частоту встречаемости (pF), частоту доминирования (DF), порядок доминирования $Dt = DF/pF \cdot 100\%$, средневзвешенное относительное обилие видов по численности (N%) и биомассе (B%). Частоту встречаемости вида определяли как отношение числа станций, на которых отмечен вид, к общему числу станций, принимаемому за 100%; частоту доминирования – как отношение числа станций, на которых вид доминирует по биомассе или численности к общему числу станций, принимаемому за 100% (Горбулин, 2012).

Эколого-географическая характеристика водорослей составлена по наиболее разработанным системам, принятым в экологии и биогеографии водорослей (Прошкина-Лавренко, 1953; Sládeček, 1973; Давыдова, 1985; Marvan et al., 2005). Для оценки сапробности воды использовали метод индикаторных организмов Пантле и Букк в модификации Сладечека (Pantle and Buck, 1955; Sládeček, 1973). Оценку качества воды проводили с помощью индекса сообществ Q: где P_i – доля биомассы i -й функциональной группы в общей биомассе фитопланктона; F – коэффициент (фактор F), установленный для i -й функциональной группы для определенного типа водоема по Падисак (Padisák et al., 2006; Padisák et al., 2009). Индекс Q соответствовал значениям экологического состояния согласно шкале от 0 до 5: 0–1 – плохое, 1–2 – низкое, 2–3 – умеренное, 3–4 – хорошее и 4–5 – высокое.

Относительную прозрачность воды измеряли по глубине исчезновения из вида диска Секки. Концентрацию растворенного кислорода и температуру воды измеряли с помощью оксиметра HANNA HI 9146-04 (HANNA Instruments Ltd, England), pH воды – многопараметрическим анализатором HANNA HI 98130 (HANNA Instruments Ltd, England). Средние значения температур по месяцам, данные по атмосферным осадкам получены из открытого ГИС-портала Метеосервис (2026).

Регрессионный, непараметрический анализы и графические построения выполнены с применением программ MS Excel 2010 и STATISTICA. Представлены только те статистические связи, которые были достоверны при $p < 0,05$.

3. Результаты исследования

В Воткинском водохранилище в период 2020–2025 гг. прозрачность воды составляла 60–150 см. Уровень pH воды изменялся в пределах 7,8–8,6. Содержание кислорода 6,02–9,52 (среднее $7,99 \pm 0,13$) мг/л. Годы исследований значительно различались по водности, количеству атмосферных осадков и температурному режиму (Таблица 1). Количество осадков и водность были ниже средних многолетних за лето в 2023 г. Июль 2021 г. с самым большим количеством осадков. В летний сезон среднемноголетнее значение температуры воды составило $17,7 \pm 0,2^\circ\text{C}$ при колебаниях $16,9$ – $18,6^\circ\text{C}$. К теплым (по температуре за лето) отнесены 2021–2023 гг. Средняя температура воздуха в июле 2020 и 2023 гг. была выше средней многолетней, в 2025 г. – на $1,5^\circ\text{C}$ ниже.

За период исследования в фитопланктоне Воткинского водохранилища выявлено 379 таксонов водорослей рангом ниже рода (354 вида), относящихся к 167 родам, 89 семействам, 52 порядкам, 9 отделам, в том числе: Bacillariophyta – 123, Chlorophyta – 111, Cyanoprokaryota – 59, Chrysophyta – 37, Euglenophyta – 22, Dinophyta – 10, Charophyta (пор. Desmidiaceae) – 10, Cryptophyta – 4, Xanthophyta – 2, Raphidophyta – 1. Список водорослей включал ежегодно от 193 до 301 видов и внутривидовых таксонов (BBT) (Таблица 2). В период исследования богатство видов водорослей имеет отрицательный тренд, однако, в многолетнем ряду наблюдений (с момента изучения фитопланктона Камского плеса) – число видов и BBT возрастает (Рис. 2).

В летнем фитопланктоне по богатству видов выделялись порядки Sphaeropleales (60), Chlorellales (30), Naviculales (26), Chroococcales (24), Euglenales (22), Nostocales (15), Bacillariales (12), Chrysosaccales (12), Stephanodiscales (12) и Fragilariales (11), в которых сосредоточено 56% общего разнообразия. Среди семейств наиболее разнообразны Scenedesmaceae (28), Microcystaceae (21), Naviculaceae (17), Schroederiaceae (15), Euglenaceae (15), Aphanizomenonaceae (13), Oocystaceae (12), Stephanodiscaceae (12), Fragilariaceae (12), Bacillariaceae (12) и Chrysococcaceae (12), вместе

Таблица 1. Климатические условия Пермского края и уровенный режим Воткинского водохранилища

Показатель	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Средняя температура воздуха, °C лето	16,9 (+0)	18,6 (+1,8)	18,1 (+1,4)	17,7 (+2,4)	17,5 (+0,4)	17,2 (+0,3)
июль	21,1 (+2,4)	18,5 (-0,1)	20,1 (+1,5)	20,7 (+2,0)	18,6 (-0,3)	17,1 (-1,5)
Температура воды в дни отбора проб, °C	$23,8 \pm 0,6$	$23,9 \pm 0,5$	$24,2 \pm 0,5$	$23,9 \pm 0,2$	$25 \pm 0,6$	$21,5 \pm 0,3$
Количество осадков, мм лето	63,7 (-22)	77,7 (-28)	29,7 (-37)	44,7 (-41)	98 (+9)	76 (-4)
июль	36 (-33)	144 (+45)	8 (-54)	51 (-27)	85 (-12)	64 (-15)
Уровень воды, м (балтийская система) лето	88,7	88,3	88,7	87,4	88,7	88,5
июль	88,6	88,3	88,8	87,4	88,8	88,5

Примечание: в скобках «+» показывает превышение нормы, «-» понижение от нормы

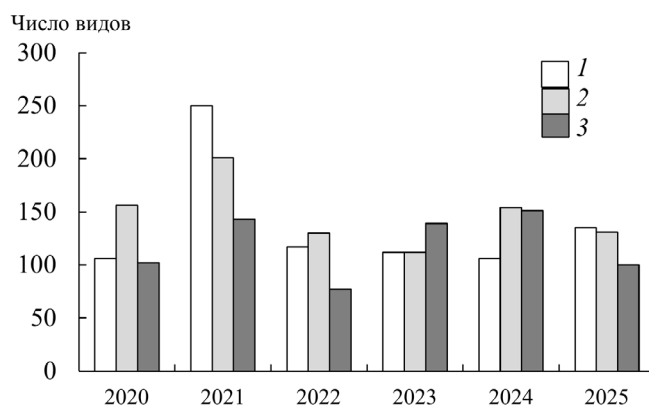
Таблица 2. Таксономический состав фитопланктона Воткинского водохранилища в 2020–2025 гг.

Отдел водорослей / годы исследований	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Cyanoprokaryota	21	58	40	30	38	32
Chrysophyta	18	32	40	20	28	23
Bacillariophyta	76	91	78	67	54	62
Xanthophyta	1	0	0	1	0	0
Cryptophyta	2	4	4	4	4	2
Dinophyta	7	10	9	7	5	7
Raphidophyta	1	1	1	1	1	1
Euglenophyta	16	14	18	9	4	10
Chlorophyta	60	86	73	54	78	69
Charophyta	4	5	5	0	4	5
Всего	205	301	268	193	216	205

они формируют 45% систематических таксонов рангом ниже рода. Основу видового богатства водорослей Bacillariophyta составляли представители родов *Navicula* Bory (13), *Nitzschia* Hassall (10), *Fragilaria* Lyngb. и *Aulacoseira* Thwaites (по 5 представителей), формирующие 32% богатства видов диатомей; из Chlorophyta по числу видов преобладали *Scenedesmus* Meyen и *Desmodesmus* R. Chodat (по 7 представителей), *Monoraphidium* Komárková-Legnerová и *Chlamydomonas* Ehrenb. (по 5 представителей); из Chrysophyta – *Kephyrion* Pascher – 8 видов, *Dinobryon* Ehrenb. и *Mallomonas* Perty – по 5; из Euglenophyta род *Trachelomonas* Ehrenb. (6) и Cyanoprokaryota – *Dolichospermum* (Bornet & Flahault) P. Wacklin, L. Hoffmann & Komárek (8).

Минимальное количество видов и внутривидовых таксонов водорослей было отмечено в русловой части приплотинного района водохранилища. Исключением стал маловодный 2023 г., когда богатство видов здесь было выше. В теплые годы с незначительным количеством осадков в июле (2020, 2022 и 2024 гг.) число таксонов водорослей выше в центральном районе водохранилища. В 2021 г., с повышенным количеством осадков в июле, максимальное разнообразие водорослей отмечено в верхнем районе водохранилища и снижалось к плотине (Рис. 2). Корреляции богатства видов и количества осадков (за июль) в целом по водохранилищу составила 50% и значима только в верхнем районе (84%; $p \leq 0,01$), высокую зависимость от осадков имели цианопрокариоты (ЦП) и зеленые водоросли (Таблица 3). Достоверное увеличение числа таксонов водорослей установлено с ростом средней летней температуры (0,91 и 0,72; $p \leq 0,05$ для ЦП и фитофлагеллят) значимые зависимости числа видов и ВВТ от температуры воздуха за июль – отсутствуют.

Коэффициенты сходства (индекс Чекановского–Серенсена) альгофлоры водохранилища в межгодовом аспекте достаточно высоки, 78–84%. Для разных районов водохранилища ниже, и составляли 60–76% ($p < 0,05$). Состав фитопланктона верхнего района Воткинского водохранилища сходен с таковым в среднем районе на 76%, отличие

**Рис. 2.** Количество видов водорослей в разных районах Воткинского водохранилища

1 – верхний, 2 – центральный, 3 – приплотинный район.

с нижним районом более значительно 60%. Между районами водохранилищ отличия состава фитопланктона связаны с разными условиями существования, в частности с влиянием флоры притоков и заливов, также со смывом водорослей перифитона с подводных субстратов на мелководьях.

Для летнего фитопланктона Воткинского водохранилища характерно преобладание планктонных (40%) и планктонно-бентосных (37%) видов, большинство из которых являются космополитами (87%). По отношению к pH среды более разнообразно представлены алкалофилы (50%) и индифференты (41%), по отношению к солености – индифференты (70%). Число видов-индикаторов сапробности достигало 65% общего состава. Оценка сапробности вод по индикаторным видам показала преобладание β -мезосапробов (28%) и α - β -мезосапробов (22%).

Численность фитопланктона с 2020 по 2025 гг. изменялась на 2 порядка, от 3,7 до 459,4 млн кл./л (средняя $59,6 \pm 8,3$ млн кл./л) и определялась, как правило, массовым развитием ЦП (80%) преимущественно с мелкими размерами клеток. ЦП достигали максимального развития в 2021 г. (с большим количеством осадков в июле), а минимум их развития приходился на 2022 г. с самым сухим

Таблица 3. Коэффициенты корреляции структурных характеристик фитопланктона Воткинского водохранилища и некоторых абиотических факторов

Показатель	pH	Средняя температура воздуха (°C)		Количество осадков (мм)		Уровень воды (м)
		лето	июль	лето	июль	
Биомасса, мг/л	0.33	0.50	-0.16	-0.21	0.51*	-0.78*
<i>B</i> _{Bacillariophyta}	-0.10	0.25	0.42	-0.59	-0.32	-0.74*
<i>B</i> _{Chlorophyta}	0.87*	-0.21	-0.75*	0.77*	0.23	0.02
<i>B</i> _{Cyanoprokaryota}	0.19	0.50*	-0.16	-0.16	0.84	-0.64*
<i>B</i> _{phytoflagellates}	0.86*	0.14	-0.69*	0.69*	0.10	0.55
Численность млн кл./л	0.31	0.59*	-0.21	-0.11	0.85*	-0.54*
<i>N</i> _{Bacillariophyta}	0.20	0.35	0.18	-0.39	-0.16	-0.67*
<i>N</i> _{Chlorophyta}	0.76*	0.02	-0.37	0.57	0.12	-0.12
<i>N</i> _{Cyanoprokaryota}	0.29	0.58*	-0.21	-0.11	0.87*	-0.52*
<i>N</i> _{phytoflagellates}	0.07	0.04	-0.29	0.31	0.71*	0.33
Число таксонов	0.10	0.86*	-0.17	-0.28	0.50	0.25
Число _{Bacillariophyta}	-0.46	0.61*	0.24	-0.66	0.38	0.09
Число _{Chlorophyta}	0.56	0.62*	-0.60*	0.34	0.63*	0.49
Число _{Cyanoprokaryota}	0.47	0.91*	-0.44*	-0.14	0.73	0.03
Число _{phytoflagellates}	-0.19	0.72*	0.15	-0.48	-0.10	0.29

Примечание. *B* – биомасса; *N* – численность; * – достоверно при $p \leq 0.05$.

июлем. Значения общей биомассы фитопланктона на протяжении ряда лет варьировали от 0,18 до 42,21 мг/л (средняя $8,89 \pm 0,93$ мг/л) (Таблица 4). Весомый вклад в формирование общей биомассы фитопланктона вносили также ЦП, исключением стал теплый с недостатком осадков 2022 г., когда наблюдался резкий спад в развитии фитопланктона в целом и преобладание по биомассе диатомовых водорослей. Высокая доля диатомовых водорослей отмечена и в сходном по погодным условиям 2023 г.

Вклад отделов водорослей (средние значения по районам) в формирование общих значений численности и биомассы фитопланктона в разных районах Воткинского водохранилища представлен на рисунке 3. В период исследования отмечено снижение доли ЦП (с 95% до 86%) и выявлен положительный тренд доли зеленых водорослей в формировании численности фитопланктона. В формировании биомассы происходит увеличение доли зеленых водорослей (с 5% до 15% биомассы) и фитофлагеллят (с 6% до 17%) за счет развития динофитовых, криптофитовых и реже золотистых водорослей, это особенно четко проявляется в годы с низким количеством осадков и невысокой температуре за июль. Доля ЦП в формировании биомассы остаются значительной, особенно в приплотинном районе за исключением маловодного 2023 г. (Рис. 3). При сравнении районов водохранилища на основе таксономической структуры фитопланктона (вклада отдельных групп в общие количественные показатели) статистически значимы различия верхнего района с ниже расположенными в 2023 и 2024 гг., в другие годы различия между районами не достоверны ($p > 0,05$).

Для фитопланктона в мелководной зоне и русловой части значения средней численности ($62,4 \pm 15,4$ и $61,2 \pm 15,2$ соответственно) и биомассы ($9,23 \pm 1,36$ и $8,30 \pm 1,57$) не имели достоверных различий.

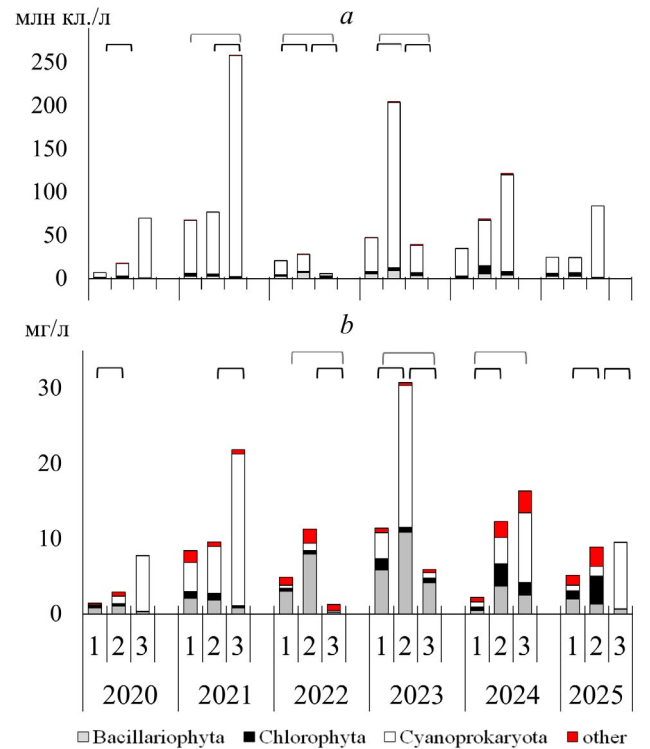


Рис.3. Вклад основных отделов водорослей в структуру фитопланктона Воткинского водохранилища. Примечание: а – численность, б – биомасса, 1 – верхний, 2 – центральный и 3 – приплотинный районы водохранилища.

Таблица 4. Основные структурные характеристики фитопланктона Воткинского водохранилища

Показатели	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Численность, млн кл./л	<u>1.8–228.3</u> 31.4 ± 14.4	<u>20.1–459.4</u> 125.2 ± 29.8	<u>3.7–33.1</u> 18.0 ± 2.3	<u>16.3–216.5</u> 79.4 ± 17.4	<u>3.8–220.7</u> 75.3 ± 17.1	<u>8.4–202.4</u> 41.7 ± 13.7
Биомасса, мг/л	<u>0.18–25.63</u> 4.04 ± 0.18	<u>4.53–42.21</u> 12.48 ± 2.23	<u>0.72–13.60</u> 5.39 ± 1.09	<u>3.81–34.00</u> 12.89 ± 2.61	<u>0.88–30.32</u> 10.30 ± 2.17	<u>1.37–22.83</u> 7.49 ± 1.49
Индекс сапробности	<u>1.75–2.20</u> 2.01 ± 0.02	<u>1.90–2.19</u> 2.11 ± 0.02	<u>1.98–2.13</u> 2.06 ± 0.02	<u>1.61–2.15</u> 1.92 ± 0.04	<u>1.53–2.10</u> 1.95 ± 0.05	<u>1.84–2.18</u> 2.00 ± 0.04
Индекс сообщества Q	<u>0.86–3.10</u> 1.81 ± 0.24	<u>0.81–1.83</u> 1.26 ± 0.12	<u>2.01–3.13</u> 2.54 ± 0.13	<u>2.07–2.88</u> 2.36 ± 0.09	<u>1.00–1.67</u> 1.38 ± 0.10	<u>1.02–2.77</u> 1.79 ± 0.17
Индекс Шеннона-Уивера	<u>0.50–4.93</u> 3.04 ± 0.15	<u>0.95–5.03</u> 3.05 ± 0.36	<u>2.54–4.70</u> 3.88 ± 0.18	<u>2.33–4.33</u> 3.18 ± 0.18	<u>2.72–4.76</u> 3.98 ± 0.19	<u>1.11–4.61</u> 3.24 ± 0.33

Примечание: в числителе – *min* – *max*, в знаменателе – средние величины со стандартной ошибкой.

Различия погодных условий в годы исследований позволили выявить значимые положительные зависимости численности и биомассы фитопланктона от количества атмосферных осадков за июль ($r=0,85$; $p \leq 0,01$ и $0,51$; $p < 0,05$ соответственно) и отрицательные с водностью ($r=-0,54$; $p < 0,05$ и $-0,78$; $p < 0,05$ соответственно). Отмечены различия в отклике количественных показателей фитопланктона на кратковременные и средние за лето температурные условия (Таблица 2). Связь с температурой воды в дни отбора проб и температурой воздуха за июль с общими значениями численности и биомассы фитопланктона не значима, что определяется разнонаправленной реакцией отделов водорослей. При этом отмечена достоверная отрицательная корреляция температуры июля с биомассой зеленых водорослей и фитофлагеллят. Средние за лето температуры воздуха (интегральные) отражают прогрев воды и при котором оптимальные условия для вегетации ЦП ($r=0,58$ по численности и $r=0,50$ по биомассе; $p \leq 0,05$). Именно массовое развитие данного отдела определяет значимую связь летней температуры с общей численностью ($r=0,59$; $p < 0,05$) и высокую тенденцию к связи с общей биомассой ($r=0,50$). Также отмечена достоверная положительная зависимость развития фитопланктона от pH воды, особенно высокая для зеленых хлорококковых водорослей и фитофлагеллят.

В период исследования водоема в доминантный комплекс входили ЦП и диатомовые водоросли, а также криптофитовые и динофитовые водоросли (по биомассе), которые получали развитие в верхнем и центральном районах (Таблица 5). Максимальные показатели встречаемости, порядка и частоты доминирования были характерны для *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Born. end Flah. ($pF=92,7$, $Dt=73,0$, $DF=69,2$). Для фитопланктона Воткинского водохранилища характерно все большее распространение (по всей акватории) и развитие безгетероцистных ЦП с высокой встречаемостью ($pF=70–90$): (*Aphanocapsa holsatica* (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek, *A. inserta* (Lemmermann) G.Cronberg & Komárek, *Anathece clathrate* (West & G.S.West) Komárek, Kaštovský & Jezberová), *Planktolyngbya limnetica* (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg, виды родов *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont

и *Limnothrix* M.-E.Meffert). В доминантный комплекс видов по биомассе, как правило, входят *A. flos-aquae* ($pF=93,4$, $Dt=75,0$, $DF=69,0$) и *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen ($pF=90,2$, $Dt=68,2$, $DF=86,8$) с максимальными показателями встречаемости, порядка и частоты доминирования. Другие доминантные виды характеризуются низкими показателями частоты и порядка доминирования даже при высокой встречаемости.

Индексы видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности (Hп) и биомассе (Hб) фитопланктона широко варьировали (от 0,46 до 4,98 бит/экз. и от 0,49 до 5,02 бит/мг). Среднемноголетние значения индекса достаточно велики, соответственно $2,92 \pm 0,14$ и $3,34 \pm 0,13$ (Таблица 4). Наибольшая частота относительной встречаемости для Hб и Hп составила 3,1–3,6 (58%). Резкое снижение значений индекса Шеннона ($\leq 0,5$) в мелководьях нижнего района водохранилища в 2020 г. определялось массовым развитием нескольких видов ЦП, формирующих основу численности и биомассы фитопланктона (до 75–90% общей численности) и указывало на упрощение структуры фитопланктона.

Коэффициенты сапробности Пантле-Букка, отражающие степень органического загрязнения водных масс, изменялись в диапазоне от 1,53 до 2,20 и характеризовали воды в летний сезон как β-мезосапробные с III классом качества воды – умеренно загрязненная. Между индексами сапробности на мелководьях и русловых станциях различия статистически не значимы.

В фитопланктоне, на основе функциональной классификации, наиболее широко были представлены водоросли из групп H1, B, Y, Lo, G, MP, P, D и C. Значения индекса Q варьировали от 1,0 до 3,1 и были значительно ниже в приплотинном – $1,41 \pm 0,26$, что определялось доминированием в составе альгоценозов цианопрокариот и свидетельствовало о низком качестве вод.

4. Обсуждение результатов

Список видов водорослей планктона до зарегулирования р. Кама (на соответствующей Воткинскому водохранилищу акватории) включал

Таблица 5. Доминантный комплекс фитопланктона Воткинского водохранилища

Доминантные виды	1981-1982	2010-2016	2020	2021	2022	2023	2024	2025
Cyanoprokaryota								
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (N, B)	**	***	***	***	***	***	***	***
<i>Planktolyngbya limnetica</i> (N)	-	**	*	**	*	*	*	**
<i>Microcystis</i> spp. (N)	**	**	*	*	*	-	-	-
<i>Anathece clathrata</i> (N)	-	***	*	*	*	*	*	*
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (N)	-	-	*	*	*	**	***	**
<i>Limnothrix planctonica</i> (Wołoszyńska) Meffert (N)	-	**	-	*	**	*	-	-
Bacillariophyta								
<i>Aulacoseira granulata</i>	*	***	**	**	***	***	***	***
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen (B)	*	*	-	*	-	*	*	-
<i>Actinocyclus normanii</i> (W. Greg. ex Greville) Hustedt (B)	-	***	**	*	*	*	-	-
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenb.) Simonsen (N, B)	**	**	-	*	-	-	-	-
<i>Skeletonema subsalsum</i> (A.Cleve) Bethge (N, B)	**	-	-	-	-	-	-	-
<i>Asterionella formosa</i> Hassall (B)	**	**	-	-	-	-	-	-
Dinophyta								
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F.Müller) Ehrenb. (B)	-	-	-	*	*	*	**	**
<i>Apocalathium aciculiferum</i> (Lemm.) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup et Calado (B)	-	-	-	*	*	-	-	*
Cryptophyta								
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenb. (B)	*	-	-	*	**	*	**	**
<i>Komma caudata</i> (L.Geitler) D.R.A.Hill (B)	-	-	-	*	*	-	*	-
Chlorophyta								
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Menegh. (N, B)	*	-	-	-	-	*	*	-
<i>Lobomonas ampla</i> Pascher (B)	-	-	-	-	-	-	*	*

Примечание: * 10–15%, ** 15–30%; *** >30%, доля вида в общей численности (N) или биомассе (B)

330 таксонов водорослей, с преобладанием диатомовых (Таусон, 1947). В 1980х годах в фитопланктоне Воткинского водохранилища определено 396 таксонов водорослей (с учетом флоры заливов), в русловой части – 301 таксон водорослей рангом ниже рода. Основу видового разнообразия альгофлоры формировали зеленые водоросли (в широком понимании) – 113 видов и ВВТ и диатомовые – 111 (Третьякова и др., 1988; Третьякова, 1989). В период нашего исследования в фитопланктоне в 2020–2023 гг. по числу видов преобладали диатомовые водоросли, а в 2024–2025 гг. зеленые водоросли.

В течение исследуемого периода (2020–2025 гг.) для фитопланктона Воткинского водохранилища средние значения численности и биомассы подвергались значительным колебаниям, имели тенденцию к увеличению, но не выходили за пределы значений, зарегистрированных для фитопланктона Воткинского водохранилища для ранее изученных периодов (с 2008 г.) (Беляева, 2017; 2018; 2022; Korneva et al., 2025). Для фитопланктона Воткинского водохранилища ранее было показано, что значения численности и биомассы в августе в 1,5–2 раза выше на мелководных станциях, чем на русловых (Беляева, 2018; 2022), однако в период

2020–2025 гг. для июльского фитопланктона различия оказались недостоверными. Такие различия, скорее всего, объясняются особенностями температуры и гидродинамики в разные месяцы, так согласно С.П. Китаеву (1984) в августе мелководья являются более прогретыми и гидрологически изолированными.

Увеличение температуры воздуха, воды и атмосферных осадков способствуют трансформации биологических сообществ водохранилищ (Корнева и др., 2019), в частности стимулирует рост золотистых и динофитовых водорослей, в результате чего фитофлагелляты становятся обычным компонентом сообществ водохранилищ (Sakharova and Korneva, 2018; Корнева, 2022). Для Волжских водохранилищ выявлена зависимость развития фитофлагеллят с температурой воды в летний период (Корнева, 2015). Для летнего фитопланктона Воткинского водохранилища на протяжении ряда лет отмечено увеличение доли миксотрофных фитофлагеллят, что определяется развитием крупноклеточных представителей динофитовых и криптофитовых водорослей. На фоне этого отмечается увеличение биомассы фитопланктона. Также, по мнению многих авторов, развитие фитофлагеллят свидетельствует о прогрессирующем эвтрофировании водо-

ема (Sládečková and Sládeček, 1993; Rosowski, 2003; Горюнова, 2006; Suikkanen et al., 2007; Корнева, 2009; Wells et al., 2015).

На современном этапе существования водоема в доминирующий комплекс входили как виды-доминанты ЦП и диатомовых водорослей, установленные в предшествующих исследованиях (Беляева, 2017; 2018; 2022), так и новые виды, например, мелко-размерные безгетероцистные ЦП по численности и виды криптофитовых и динофитовых (по биомассе) (Таблица 5). Подобное распространение и смена видов ЦП наблюдается во многих водохранилищах в процессе их многолетнего существования, например, в бассейнах рек Волги (Корнева, 2015), Иртыша (Сукцессии..., 2009), Ангары (Кожова и Башарова, 1984), Енисея (Кожевникова, 2001), Оби (Bazhenova and Mikhailov, 2021), в водохранилищах Проспект в Австралии (Luong et al., 2024), Хунфэн на юго-западе Китая (Long et al., 2018), Лак-о-Дюк на западе Франции (Le Moal et al., 2021). Обычно это происходит на заключительных стадиях олиго-эвтрофной сукцессии и свидетельствует об увеличении трофического статуса вод (Корнева, 2015; Korneva and Glushchenko, 2020). В определенные периоды в доминантный комплекс входили инвазивные диатомовые водоросли: в 1980х гг. – *Skeletonema subsalsum* (Третьякова и др., 1988; Третьякова, 1989), сейчас это вид с единичной встречаемостью; с 2004 по 2018 гг. *Actinocyclus normanii* доминантный вид по всей акватории водохранилища (Беляева, 2017; 2018; 2022), в период нашего исследования встречается по всей акватории водохранилища, но редко входит в доминантный комплекс (верхний район).

Индекс Шеннона (H), отражающий степень сложности структуры сообщества, учитывает общее количество и степень доминирования отдельных видов. Наши исследования показали, что индекс разнообразия, как правило, снижался на участках акватории в период «цветения» воды, при значительном доминировании одного–трех видов ЦП, что характерно для приплотинного района водохранилища. На мелководьях индекс часто выше, чем на русловых станциях, очевидно за счет постоянного смыва бентосных или перифитонных видов.

Проведенные нами исследования показали отсутствие пространственных и временных различий широко используемого в системе государственного мониторинга поверхностных вод сапробиологического анализа вод, подобные выводы сделаны многими альгологами (Кулизин и др., 2020; Korneva and Solovyeva, 2021; Воденеева и др., 2022; Старцева и др., 2022; Sharagina et al., 2024). Различия индекса сапробности в Воткинском водохранилище недостоверно как в пространственном, так и в межгодовом аспектах. Подход с использованием морфофункциональных групп фитопланктона и индекса сообщества Q, показал его изменения, как по районам водохранилища, так и в межгодовом аспекте. Наблюдается четкая экологическая деградация структуры фитопланктона от верхнего района (индекс Q $2,19 \pm 0,20$), с классом качества вод «умеренное», к приплотинному (индекс Q $1,33 \pm 0,22$) с

классом качества вод «низкое», при доминировании в составе альгоценозов ЦП, что определялось гидрологическими условиями, в частности, максимальными глубинами, застойными зонами и аккумуляцией биогенов. В межгодовом аспекте индекс имеет зависимость от температуры воздуха (0,54 средняя за лето и 0,56 за июль) и с количеством осадков (-0,92 среднее за лето -0,85 июль).

5. Заключение

В составе летнего фитопланктона Воткинского водохранилища (2020–2025 гг.) зарегистрировано 379 видов и ВВТ водорослей из 9 отделов. Наибольшее число таксонов рангом ниже рода отмечено в отделе диатомовых водорослей (32% альгофлоры). Вклад зеленых водорослей составил 29%. Однако в последние два года по богатству видов преобладают зеленые водоросли, диатомовые занимают вторую позицию. Максимальное видовое разнообразие водорослей характерно для центрального района водохранилища. В эколого-географическом аспекте фитопланктон представлен типично планктонными видами, широко распространенными в водоемах земного шара, индифферентными к солености воды, обитающими только в пресных водоемах и предпочитающими нейтральные воды. За период исследования значения численности и биомассы изменялись на 2 порядка. В межгодовом аспекте для фитопланктона отмечен тренд увеличения общих численности и биомассы. Выявлено снижение доли ЦП и увеличение доли зеленых водорослей в формировании численности и биомассы фитопланктона. В формировании биомассы кроме этого, отмечено увеличение доли фитофлагеллят. Состав доминантного комплекса фитопланктона изменялся по годам, и в последнее время стал включать криптофитовые и динофитовые водоросли (по биомассе). Основу доминантного комплекса формируют преимущественно виды-индикаторы антропогенного эвтрофирования (*Aphanizomenon flos-aquae*, виды рода *Microcystis*, *Aphanocapsa holsatica*, *Limnithrix planctonica*, *Aulacoseira granulata*, *A. ambigua*, *Pediastrum boryanum*), также наблюдается массовое развитие безгетероцистных цианопрокариот (*Aphanocapsa holsatica*, *Anathece clathrata*, *Planktolyngbya limnetica*).

Индексы сапробности характеризуют воды Воткинского водохранилища как β -мезосапробные по всей акватории, что соответствует III классу качества вод. Однако, несмотря на общую стабильность индекса, очевидно, недооценивает реальную степень эвтрофирования водохранилища, выявленную по количественному развитию и составу доминантного комплекса фитопланктона. Индекс сообщества Q, с использованием морфофункциональных групп фитопланктона, также характеризует воды как умеренно загрязненные (III класс качества), но при этом является более информативным и отражает как пространственные, так и межгодовые изменения качества воды.

Благодарности

Автор выражает глубокую благодарность руководителю и коллективу Пермского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии за сотрудничество и сбор первичных данных.

Работа выполнена в соответствии с Государственным заданием № 124020500028-4.

Конфликт интересов

Автор заявляет об отсутствии конфликтов интересов.

Список литературы

Беляева П.Г. 2017. Структура фитопланктона Воткинского водохранилища в 2010–2016 гг. Вестник Пермского университета. Биология 3: 257–262.

Беляева П.Г. 2018. Многолетняя динамика состава и распределения фитопланктона Воткинского водохранилища (бассейн Камы, Пермский край). Ботанический журнал 103 (3): 297–312.

Беляева П.Г. 2022. Структура и функционирование альгоценозов водных экосистем Пермского Предуралья. Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук. Борок, Россия.

Беляева П.Г. 2024. Состав и структура фитопланктона Сылвенско-Чусовского плеса Камского водохранилища (Россия). Вестник Томского государственного университета. Биология 66: 193–212. DOI: [10.17223/19988591/66/10](https://doi.org/10.17223/19988591/66/10)

Воденеева Е.Л., Кулизин П.В., Шарагина Е.М. и др. 2022. Видовое и функциональное разнообразие фитопланктона в устьевых участках притоков Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область). В: Актуальные проблемы планктонологии: IV Всероссийская конференция с международным участием. Тезисы докладов, Светлогорск, 25–30 сентября 2022 года. Калининград: Калининградский государственный технический университет, С. 39–42.

Горбулин О.С. 2012. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов. Альгология 22 (3): 303–315.

Горюнова С.В. 2006. Закономерности процесса антропогенной деградации водных объектов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ, Россия.

Государственный ежегодный доклад «Состояние и охрана окружающей среды Пермского края» за 2024 год. Минприроды Пермского края. 2024. URL: <https://priroda.permkrai.ru/dokumenty/360883/> (дата обращения: 27.02.2026).

Давыдова Н.Н. 1985. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоемов в голоцене. Ленинград.

Китаев А.Б., Рочев А.В. 2007. Химический состав воды Воткинского водохранилища в условиях современной техногенной нагрузки. Географический вестник 1–2 (5–6): 90–95.

Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. Москва: Наука.

Кожевникова Н.А. 2001. Видовая структура фитопланктона Красноярского водохранилища (1977–2000 гг.). В: Современные проблемы гидробиологии Сибири: Всероссийская конференция. Тезисы докладов. Томск, 14–16 ноября 2001 г. Томск: Томский государственный университет.

Кожова О.М., Башарова Н.И. 1984. Продуктивность ангарских водохранилищ. Биологические ресурсы внутренних водоемов Сибири и Дальнего Востока. Москва: Наука.

Корнева Л.Г. 2009. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Институт озерадения РАН, Россия.

Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.

Корнева Л.Г. 2022. Динамика и распределение миксотрофных фитофлагеллят в крупных равнинных водохранилищах бассейна Волги. В: Актуальные проблемы планктонологии. IV Всероссийская конференция с международным участием. Тезисы докладов, Светлогорск, 25–30 сентября 2022 года. Калининград: Калининградский государственный технический университет, С. 107–110.

Корнева Л.Г., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2019. Состояние и динамика биологических сообществ Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата. Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология 12 (2): 160–179. DOI: [10.17516/1997-1389-0037](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0037)

Кулизин П.В., Воденеева Е.Л., Охупкин А.Г. 2020. Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища). Принципы экологии 9 (2): 48–59. DOI: [10.15393/j1.art.2020.9582](https://doi.org/10.15393/j1.art.2020.9582)

Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. 1970. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ. В: Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Вып. 1. Пермь: Пермский государственный ун-т., С. 27–45.

Метеосервис. [Электронный ресурс]. 2026. URL: <https://www.meteoservice.ru> (дата обращения 11.02.2026)

Методика изучения биогеоценозов. 1975. Москва: Наука.

Михалев В.В., Мацкевич И.К., Белобородов А.В. 2011. Современная морфометрия Воткинского водохранилища. Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление 1: 23–32. DOI: [10.35567/1999-4508-2011-1-2](https://doi.org/10.35567/1999-4508-2011-1-2)

Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. Москва: Мир.

Прощкина-Лавренко А.И. 1953. Диатомовые водоросли – показатели солёности воды. В: Диатомовый сборник. Ленинград, С. 186–205.

Старцева Н.А., Гаврилко Д.Е., Ерина О.Н. и др. 2022. Экспресс-оценка качества воды устьевого участка Р. Казанка (г. Казань) по альгологическим показателям. В: Актуальные проблемы планктонологии: IV Всероссийская конференция с международным участием. Тезисы докладов, Светлогорск, 25–30 сентября 2022 года. Калининград: Калининградский государственный технический университет, С. 197–200.

Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища. 2009. Омск: Омский государственный аграрный ун-т.

Таусон А.О. 1947. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов.

Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2022. СПб.: Наукоемкие технологии.

Третьякова С.А. 1989. Фитопланктон Камских водохранилищ. В: Гидробиологическая характеристика водоемов Урала. Свердловск, С. 58–69.

Третьякова С.А., Головачева С.И., Батова Е.М. 1988. Фитопланктон. В: Биология Воткинского водохранилища. Иркутск. С. 26–36, 153–157.

Штина Э.А. 1941. Сезонные изменения фитопланктона реки Камы у г. Оханска по наблюдениям 1939 и 1940 гг. В: Известия Биологического НИИ при Пермском государственном университете 12 (2): 35-52.

Bazhenova O.P., Mikhailov V.V. 2021. Phytoplankton As an Indicator of the Modern Ecological State of the Novosibirsk Reservoir. *Inland Water Biology* 14: 670–678. DOI: [10.1134/S1995082921050023](https://doi.org/10.1134/S1995082921050023)

Guiry M.D., Guiry G.M. 2025. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения 20.11.2025).

Korneva L.G., Glushchenko G.Yu. 2020. Composition and Seasonal Succession of Phytoplankton of Taganrog Bay in the Sea of Azov and the Downstream Reaches of the Don River under a Changing Climate. *Inland Water Biology* 13: 23–30. DOI: [10.1134/S1995082920010071](https://doi.org/10.1134/S1995082920010071)

Korneva L.G., Solovyeva V.V. 2021. Dynamics of Morphofunctional Groups of Phytoplankton in the Rybinsk Reservoir and Assessment of the Reservoir Water Quality by the Community Index. *Water Resources* 48 (1): 65–72. DOI: [10.1134/S0097807821010206](https://doi.org/10.1134/S0097807821010206)

Korneva L.G., Solovyova V.V., Makarova O.S. 2025. Current state of phytoplankton in the Volga, Kama, Don, and Volga–Don canal reservoirs (summer 2015–2018) under conditions of a changing climate and continuing eutrophy. *Inland Water Biology* 18 (1): 26-44. DOI: [10.1134/s1995082925700026](https://doi.org/10.1134/s1995082925700026)

Le Moal M., Pannard A., Brient L. et al. 2021. Is the Cyanobacterial Bloom Composition Shifting Due to Climate Forcing or Nutrient Changes? Example of a Shallow Eutrophic Reservoir. *Toxins (Basel)* 13 (5): 351. DOI: [10.3390/toxins13050351](https://doi.org/10.3390/toxins13050351)

Long S., Hamilton P.B., Yang Y. et al. 2018. Multi-year succession of cyanobacteria blooms in a highland reservoir with changing nutrient status, Guizhou Province, China. *Journal of Limnology* 77 (2): 232–246. DOI: [10.4081/jlimnol.2018.1636](https://doi.org/10.4081/jlimnol.2018.1636)

Luong H.A., Rohlf A.M., Facey J.A. et al. 2024. Long-term study of phytoplankton dynamics in a supply reservoir reveals signs of trophic state shift linked to changes in hydrodynamics associated with flow management and extreme events. *Water Research* 256: 121547. DOI: [10.1016/j.watres.2024.121547](https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.121547)

Maavara T., Lauerwald R., Regnier P. et al. 2017. Global perturbation of organic carbon cycling by river damming. *Nature Communications* 8: 15347. DOI: [10.1038/ncomms15347](https://doi.org/10.1038/ncomms15347)

Marvan P., Marsalek B., Hetes J. et al. 2005. Comments on the revised tables of algal (and other botanical) water quality indicators listed in CSN 75 7716 – discussion material for assessment of trophic status of water bodies. Association Flos Aquae. Supplement. Centre for Cyanobacteria and Their Toxins. URL: <http://www.sinice.cz/res/file/scientific/trophicstatus-list.pdf> (дата обращения 20.11.2025).

Mineeva N.M., Lazareva V.I., Poddubnyi S.A. et al. 2024. Structure and Functioning of Plankton Communities in the Rybinsk Reservoir under the Conditions of Climate Change. *Inland Water Biology* 17 (1): 114–129. DOI: [10.1134/S1995082924010127](https://doi.org/10.1134/S1995082924010127)

Padisák J., Borics G., Grigorszky I. et al. 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* 553: 1–14.

Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 1 (621): 1–19. DOI: [10.1007/s10750-008-9645-0](https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0)

Pantle R., Buck H. 1955. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. *Gasund Wasserfach* 96 (18): 604–618. (in German)

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417–428. DOI: [10.1093/plankt/24.5.417](https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417)

Rosowski J. 2003. Photosynthetic euglenoids. *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification*. Elsevier Sc.: Acad. Press.

Rühland K., Paterson A.M., Smol J.P. 2008. Hemispheric scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes. *Global Change Biology* 14 (11): 2740–2754. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01670.x)

Sakharova E.G., Korneva L.G. 2018. Phytoplankton in the Littoral and Pelagial Zones of the Rybinsk Reservoir in Years with Different Temperature and Water-Level Regimes. *Inland Water Biology* 11 (1): 6–12. DOI: [10.1134/S1995082918010157](https://doi.org/10.1134/S1995082918010157)

Sharagina E.M., Kulizin P.V., Startseva N.A. et al. 2024. Dominant species and functional complexes of phytoplankton of some unique karst lakes of the Middle Volga basin. *Limnology and Freshwater Biology* 3: 195–220. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-3-195](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-3-195)

Sládeček V. 1973. System of Water Quality from the Biological Point of View. *Archiv für Hydrobiologie: Beihefte. Ergebnisse der Limnologie*. Heft 7. (in German)

Sládečková A., Sládeček V. 1993. Bioindication within the aquatic environment. *Acta Universitatis Carolinae. Environmentalica* 7 (1–2): 3.

Sterner R.W., Rein K.L., Lafrancois et al. 2020. A first assessment of cyanobacterial blooms in oligotrophic Lake Superior. *Limnology and Oceanography* 65 (12): 2984–2998. DOI: [10.1102/lno.11569](https://doi.org/10.1102/lno.11569)

Suikkanen S., Laamanen M., Huttunen M. 2007. Long-term changes in summer phytoplankton communities of the open northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 71(3–4): 580–592. DOI: [10.1016/j.ecss.2006.09.004](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.09.004)

Wells M.L., Trainer V.L., Smayda T.J. et al. 2015. Harmful algal blooms and climate change: Learning from the past and present to forecast the future. *Harmful Algae* 1 (49):68-93. DOI: [10.1016/j.hal.2015.07.009](https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.07.009)