

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**
Казанский (Приволжский) федеральный университет

АКАДЕМИЯ НАУК РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН
Институт проблем экологии и недропользования

Л.Ю. Халиуллина, В.А. Яковлев

**ФИТОПЛАНКТОН МЕЛКОВОДИЙ
В ВЕРХОВЬЯХ
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Казань, 2015

УДК 581.526.325.2

ББК 28

Ф 64

Рецензент:

кандидат биологических наук О.В. ПАЛАГУШКИНА

Халиуллина Л.Ю., Яковлев В.А. Фитопланктон мелководий в верховьях Куйбышевского водохранилища. – Казань: Изд-во Академии наук РТ, 2015. – 171 с.

ISBN 978-5-9690-0270-8

Библиография содержит 256 назв., 31 ил., 23 табл.

Khaliullina L.Yu., Yakovlev V.A. Phytoplankton of shoals in upper reaches of the Kuibyshev reservoir. – Kazan, Academy of Science of Republic of the Tatarstan Press, 2015. – 171 p.

Bibliography 256 references. Illustrations 31 figures. Tables 23.

ISBN 978-5-9690-0270-8

© Л.Ю. Халиуллина, В.А. Яковлев, 2015

© Институт проблем экологии
и недропользования АН РТ, 2015

© Издательство АН РТ, 2015

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	5
ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ, УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ, СИМВОЛОВ, ЕДИНИЦ И ТЕРМИНОВ	7
1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩА	8
2. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	13
2.1. Сезонная и многолетняя динамика фитопланктона	14
2.2. Фитопланктон мелководий равнинных водохранилищ	20
2.3. Экологические группы водорослей мелководий	24
2.4. Влияние абиотических факторов	29
2.5. Роль зарослей макрофитов для фитопланктона	30
2.6. Влияние антропогенных факторов	34
3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	39
3.1. Описание района	39
3.2. Гидрохимический режим участков	42
3.3. Отбор и камеральная обработка проб	46
3.4. Индексы и статистическая обработка данных	48
4. СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНЫХ МЕЛКОВОДИЙ	50
4.1. Состав и эколого-флористическая характеристика	50
4.2. Особенности формирования структуры фитопланктона в различных биотопах мелководий	52
5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ МЕЛКОВОДИЙ	75
5.1. Особенности сезонной динамики уровня воды в 2002 и 2004 гг.	76
5.2. Погодные условия в 2002 и 2004 гг.	77
5.3. Динамика видового разнообразия, численности и биомассы фитопланктона в 2002 г.	78
5.4. Особенности сезонной динамики видового разнообразия, численности и биомассы фитопланктона в 2004 г.	97
5.5. Сравнительный анализ особенностей сезонной динамики фитопланктона в различных биотопах мелководий	101
6. СЕЗОННАЯ, МЕЖГОДОВАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА МЕЛКОВОДИЙ В СВЯЗИ С РЕЖИМОМ УРОВНЯ	107

6.1. Особенности гидрометеорологических условий в водохранилище (в период исследования)	107
6.2. Сезонная динамика фитопланктона	112
6.3. Межгодовая динамика фитопланктона	116
6.4. Многолетняя динамика сине-зеленых водорослей	122
6.5. Проблемы регулирования численности водорослей в условиях равнинных водохранилищ	127
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	129
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:	133
ПРИЛОЖЕНИЕ	151

ВВЕДЕНИЕ

Прогрессирующее эвтрофирование и ухудшение качества воды в равнинных водохранилищах с первых лет их существования, а также периодическое и стихийное колебание уровня воды – экологические и экономические проблемы, требующие решения (Авакян и др., 1987; Авакян, 1990, 2002; Авакян, Ривьер, 2000; Вода ..., 2001; Куйбышевское ..., 2008 и др.). Значительные сезонные и межгодовые колебания уровня воды приводят к изменению морфологических, гидрологических, биолого-продукционных и других параметров водохранилищ. Наибольшему воздействию подвергаются мелководья, сезонное осушение которых приводит к временной трансформации водной экосистемы в наземную.

Одним из основных показателей, определяющих трофическое состояние и биологическую продуктивность водных объектов, является структурная организация планктонных водорослей. Решение проблемы «цветения» воды в результате массового развития отдельных видов планктонных цианобактерий и эукариотических микроводорослей, остается на протяжении последних десятилетий одной из актуальнейших фундаментальных и прикладных задач современной пресноводной гидробиологии (Гусева, 1952; Сиренко, 1972; Сиренко, Гавриленко, 1978; Девяткин и др., 2000 а, б; Гладышев, 2001 и др.).

Значительная часть информации, обобщающей почти столетний этап исследований волжского фитопланктона, представлена в серии монографий (Лаврентьева, 1977; Экология ..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994; 2001; Охапкин, 1994; Герасимова, 1996; Охапкин и др., 1997 и др.). Многие исследователи сходятся во мнении, что уменьшить отрицательные последствия эвтрофирования в виде «цветения» воды можно изменением некоторых гидрологических и физических характеристик водоема, в частности, проточности и скорости течения, турбулентности, водообмена, мутности, температуры воды. К числу реально осуществимых при наличии соответствующих условий факторов регулирования «цветения» воды можно отнести усиление проточности и увеличение водообмена, а также усиление разбавления за счет притока обедненных биогенными элементами вод (Сиренко, Гавриленко, 1978; Девяткин, 2000а; Nacanson, Boulion, 2002). Однако в связи с дефицитом воды для водных объектов в ряде регионов метод регулирования интенсивности «цветения» с помощью усиления проточности и увеличения водообмена нереален. Вероятно, решение этой проблемы возможно лишь после того, как будут определены механизмы и факторы, обуславливающие массовое развитие

водорослей. Сезонные изменения продуктивности планктонных водорослей водохранилищ, как и других водоемов, можно объяснить динамикой погодных и гидрологических условий (Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990). Причины межгодовых вариаций продуктивности фитопланктона в один и тот же биологический сезон разных лет остаются пока недостаточно раскрытыми.

Авторы выражают глубокую благодарность И.И. Халиуллину и А.Н. Салахутдинову. Искренне признательны своим коллегам, администрации Института проблем экологии и недропользования Академии наук Республики Татарстан. Появление данной книги стало возможным благодаря поддержке и терпению наших семей.

ПЕРЕЧЕНЬ СОКРАЩЕНИЙ, УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ, СИМВОЛОВ, ЕДИНИЦ И ТЕРМИНОВ

B — биомасса планктонных водорослей;

H_B — индекс видового разнообразия Шеннона по биомассе планктонных водорослей (бит/экз.);

H_N — индекс видового разнообразия Шеннона по численности планктонных водорослей (бит/экз.);

ITS — индекс трофности;

N — численность планктонных водорослей;

S — индекс сапробности Пантле и Букка в модификации Сладечека.

БО — бихроматная окисляемость;

БПК — биологическое потребление кислорода;

ВКГПБЗ — Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник;

ИЗВ — индекс загрязненности вод;

ИЦЗ — индекс ценотической значимости;

КС — коэффициент структурированности, мг/л;

м, БС — м, отметка уровня воды по Балтийской системы высот;

НПУ — нормальный подпорный уровень (53 м БС);

ОВ — органическое вещество;

ПДК — предельно допустимая концентрация;

ПО — перманганатная окисляемость.

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩА

Куйбышевское водохранилище представляет собой шестую ступень Волжского каскада, заполнение которого происходило с 1955 по 1957 гг. после перекрытия р. Волга гидротехническими сооружениями в районе Жигулевских гор. Водохранилище по площади занимает первое место в Европе и второе – в мире среди всех водохранилищ, созданных в речных долинах. Расположен водоем в пределах двух природных зон: лесной (в подзоне хвойно-широколиственных лесов) и лесостепной зоны (рис. 1).

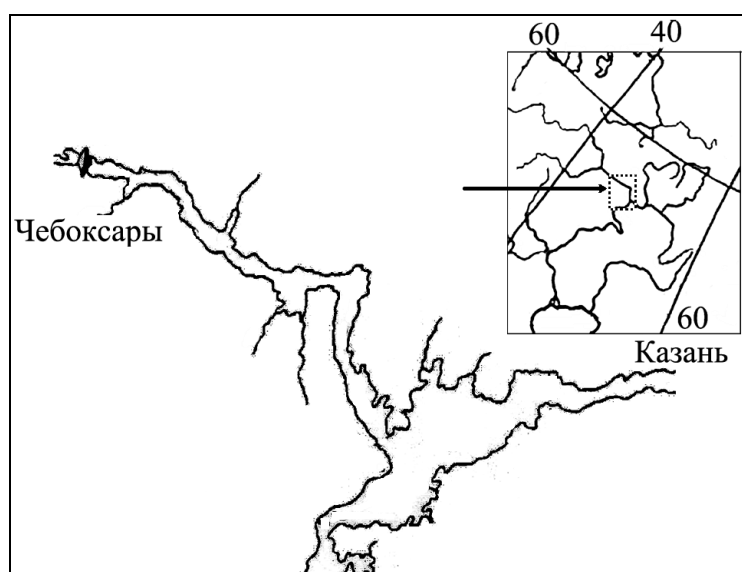


Рис. 1. Верхние плесы Куйбышевского водохранилища.

Водохранилище включает ряд озеровидных расширений, сообщающихся между собой протоками. Протяженность акватории по судовому ходу – 510 км (Куйбышевское ..., 2008). Площадь водного зеркала при НПУ (53 м) – 5900 км², полный объем – 57.3 км³, полезный – 33.9 км³. Средняя глубина водоема – 9.7 м, а максимальные глубины (>41 м) отмечены в приплотинной части водохранилища.

Процесс осадкообразования в водохранилище приводит, в конечном счете, к выравниванию первоначально затопленного рельефа и постепенному занесению и заилению дна. Вся левобережная зона представляет собой заиленную почву, по правому берегу и на русловой части идет чередование песчаного и суглинистого грунта. Отдельные его участки отличаются друг от друга условиями существования гидробионтов (Лукин, Курбангалиева, 1965). В практике водохозяйственной деятельности в акватории Куйбышевского

водохранилища принята и широко используется классификация с выделением 8 плесов (Куйбышевское ..., 2008). Площадь мелководий (глубины < 2 м при НПУ) оценивается разными авторами от 10.5 до 15.0% общей площади.

Формирование основной водной массы Куйбышевского водохранилища прослежено в 1965–1968 гг. Ю.И. Гориним (1968). Из-за более раннего половодья весенняя волжская водная масса заполняет Волжско-Камский и почти весь Тетюшенский плесы, затем в нее вклиниваются воды Камского плеса. Они, оттесняя зимние камские и волжские воды к западу, распространяются вдоль мелководного левого берега обоих плесов. Фронтальная зона весенних волжской и камской водных масс четко прослеживается даже визуалью, а их различный генезис отражается в физических и химических свойствах воды. Камские воды менее прозрачные, ветровое перемешивание расширяет их фронтальную зону с волжской водной массой до глубины 2–4 м, однако ко дну фронт становится все более четким.

В волжских водохранилищах определяющими являются стоковые и летом ветровые течения. В Куйбышевском водохранилище постоянно существуют стоковые течения со средней скоростью 2–10 см/с. В озеровидных плесах возникают крупные вихревые циркуляции площадью до нескольких десятков квадратных километров. Меньшее значение имеют компенсационные течения, сейши, а также течения, формируемые внутренними волнами при резком изменении расходов воды через гидроузел. В зимний период режим течений полностью определяется попусками воды. Остальные виды течений носят временный характер и связаны с прохождением различного вида волн и изменением скорости ветра. Заметные колебания скоростей течения обусловлены также обратными волнами, вызванными неравномерной работой ГЭС, прямыми волнами, возникающими в нижних бьефах Горьковской и Нижнекамской ГЭС, ветровыми и сгонно-нагонными явлениями. Высота максимальной ветровой волны на главном судовом ходе водохранилища может достигать 3.4 м. В целом в безледный период преобладают волнения с высотой волн < 0.5 м.

Водные массы водохранилища, сформировавшиеся в одинаковых физико-географических условиях, обладают относительно устойчивыми физическими и химическими характеристиками. Они существенно отличаются от водных масс, возникающих в процессе смешения и трансформации непосредственно в водоеме. Со временем при перемещении из одного района в другой первоначальные свойства водной

массы изменяются. Интенсивность трансформации зависит от турбулентного обмена, обусловленного стоковыми течениями, и воздействия ветра, температуры воздуха, радиационного баланса (Горин, 1968; Вода ..., 2001).

Термический режим водохранилища характеризуется относительно однородной температурой в поверхностном и в глубоких слоях. Гомотермия наблюдается весной и осенью (Куйбышевское ..., 2008). Максимальные значения температуры воды (20–22°C) наблюдаются в июле. Первые ледяные образования появляются в начале и середине ноября, обычно в мелководных заливах. Толщина льда варьирует от 30 до 60 см.

Одна из особенностей Куйбышевского водохранилища – сезонное колебание уровня воды. Среднегодовая величина этого показателя находится в пределах 4.5–5.3 м (Куйбышевское ..., 1983). Годовой ход уровня воды Куйбышевского водохранилища обуславливается главным образом величиной притока и стока воды из водохранилища. В условиях сезонного регулирования водохранилище ежегодно в течение весеннего половодья наполняется до максимальных отметок и к следующему половодью вода сбрасывается. Обычно после весеннего наполнения в течение 2–3 мес. уровень удерживается на отметке, близкой к НПУ, затем, ускоряясь, понижается к началу ледостава до отметок 48–49 м. Сработка уровня сопровождается большими изменениями параметров водохранилища. При больших годовых колебаниях уровня (до 6 м) площадь зеркала изменяется в широких пределах (от 3.0 до 6.5 тыс. км²), что вызывает изменения береговой линии. Максимальные уровни обычно превышают НПУ на 0.8 м (Вода ..., 2001).

За начало весеннего наполнения принята дата, после которой уровень в результате поступления весенних вод начинает расти. Подъем уровня весной начинается во второй половине марта – начале апреля и заканчивается во второй половине апреля – начале мая. За весенний период водохранилище наполняется до отметки, близкой к НПУ.

Лето и осень – период стабилизации уровня – характеризуется незначительными изменениями уровня режима. Для этого периода характерны резкие колебания уровня, не связанные с изменением запаса воды водохранилища, а обусловленные стонно-нагонными явлениями. Наибольшая амплитуда колебания уровня воды в этот период может достигать 2.5 м.

Гидрологический режим сработки приходится на начало октября, а в отдельные годы – конец июля – начало августа (Гидрометеорологический

..., 1978). Таким образом, в годовом ходе уровня Куйбышевского водохранилища можно выделить три периода:

- 1) весеннее наполнение (повышение на 4–9 м);
- 2) летне-осеннее относительно стабильное положение уровня вблизи НПУ (колебания на 0.5–0.6 м);
- 3) осенне-зимняя сработка (постепенное понижение на 6.5 м).

Современные данные по химическому составу водных масс различных участков верхней части водохранилища можно обнаружить в работах (Вода ..., 2001; Экологические ..., 2001; Степанова и др., 2004; Куйбышевское ..., 2008).

По химическому составу водные массы неоднородны, что определяется разнокачественностью поступающей воды, величиной стока, степенью сработки объема, внутриводоемными процессами и подтоком грунтовых вод. Большое значение имеет также характер антропогенного воздействия и загрязнение. Химический состав воды определяется, прежде всего, химизмом волжских и камских вод, различающихся по соотношению ионов и минерализации. Если в ионном составе камских вод часто преобладают сульфаты, а минерализация колеблется от 168 до 674 мг/л, то волжские воды являются гидрокарбонатными кальциевыми и имеют меньшую минерализацию. В целом вода водохранилища относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе, второму и третьему типам и неоднородна по минерализации.

К 1960 г., когда завершились процессы, связанные с вымыванием веществ из затопленных угодий и биохимическим разложением погруженных растений, сформировался относительно стабильный химический режим воды водохранилища. На современном этапе Куйбышевское водохранилище относится к типу эвтрофных гидрокарбонатно-кальциевых водоемов. Минерализация воды колеблется в пределах 250–380 мг/л, жесткость – от 2 до 5 мг-экв/л, содержание кальция, магния и хлоридов не превышает установленных норм, активная реакция среды в норме (рН 6.5–8.5).

Поскольку водохранилище занимает промежуточное положение в системе Волжского каскада, для него характерен трансграничный перенос загрязняющих веществ с вышерасположенных участков Волги и Камы. При этом часть из них аккумулируется и трансформируется в водохранилище, а часть переносится в нижние участки. Значительный вклад в загрязнение приносят также крупные притоки, речной транспорт, локальные промышленные, сельскохозяйственные и коммунально-бытовые стоки и т. п.

Кислородный режим водоема в 1990-е гг. в целом был удовлетворительным. Содержание O_2 летом и осенью превышало 100%. Отмечалось превышение ПДК по аммонийному азоту (от 1.5 до 24 ПДК). Воды имели повышенную перманганатную окисляемость (10–20 мг O_2 /л). В 1994–1997 гг. загрязненность легкоокисляемыми органическими веществами (по БПК) стабилизировалась на уровне, незначительно превышающем ПДК. Среднегодовые концентрации аммонийного и нитритного азота, сульфатов и железа общего были на уровне ПДК, максимальные – на уровне 1–8 ПДК (Водные ..., 1997).

Основными загрязняющими веществами Куйбышевского водохранилища являются также нефтепродукты, фенолы и тяжелые металлы. По сравнению с началом 90-х гг., среднегодовые концентрации фенолов, нефтепродуктов, фосфора, хлорорганических пестицидов не изменились: фенолы – 2–4 ПДК (максимальные концентрации – 14 ПДК), нефтепродукты – 1–2 ПДК (максимальные – 6 ПДК), хлорорганические пестициды – на уровне 3 условных ПДК. В воде и донных отложениях выявлены значительные концентрации тяжелых металлов. Так, на участке от Волжского плеса до Камского Устья отмечено превышение ПДК по никелю (1.2 раза), цинку (1.9–6.5), меди (1.9–7.8) и железу (1.0–12.4). На этом же участке было зафиксировано высокое содержание свинца, кадмия, кобальта, никеля, меди и железа в донных отложениях (Мингазова и др., 1991). В 2001 гг. наблюдались превышения ПДК по железу и марганцу (3–4 ПДК), никелю (1–2); цинку, свинцу, кадмию и ртути (1–1.5), фенолу (1.5–2 ПДК) (Степанова и др., 2004).

В целом вода водохранилища, согласно оценке, выполненной в середине 90-х гг. по таким показателям, как кислород, БПК, основные загрязняющие вещества, а также на основе индекса загрязненности вод (ИЗВ), классифицируется по качеству как «умеренно загрязненная» (III класс качества вод, ИЗВ = 1–2.5). Эти результаты соответствуют оценке, выполненной по гидробиологическим показателям, согласно которой в толще вода относится к III, в придонных слоях – к III и IV классам. Однако постоянное и повсеместное превышение ПДК по ряду веществ указывает на неблагоприятное качество воды водохранилища, несмотря на относительную стабилизацию и улучшение некоторых показателей (Водные ..., 1997).

2. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИЗУЧЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Огромное значение планктонных водорослей – фитопланктона как основного продуцента ОВ в водоемах обуславливает целесообразность его тщательного изучения с целью оценки современного состояния и прогнозирования возможных изменений водных экосистем в будущем. Сведения о видовом составе фитопланктона в средней части р. Волга РТ до ее зарегулирования немногочисленны (Бенинг, 1924; Venning, 1928; Киселев, 1948; Кузнецова, 1961; Экология..., 1989 и др.). Интенсивность альгологических работ резко возросла в 1955–1959 гг. — в период заполнения и начальной стадии формирования Куйбышевского водохранилища (Мороховец, 1959; Приймаченко, 1959, 1960, 1966 а, 1966 б; Стройкина, 1960, 1962 а, б, в, 1963; Кузмичев, Стройкина, 1965; Миргородченко, 1968, 1970, 1972, 1974; Кузьмин, 1974; Михеева, Бусько, 1975; Волга..., 1978; Лаврентьева, 1974 а, 1974 б, 1977; Богданов, Миргородченко, 1980; Экология ..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994, 2001; Паутова и др., 2001; Минеева, 2004 и др.).

Основными направлениями исследований волжского фитопланктона на этом этапе стали выяснение закономерностей изменения состава и структурных показателей сообществ планктонных водорослей. Изучался видовой состав водорослей, его динамика в многолетнем аспекте, состав доминирующих форм и его экологические особенности, сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы фитопланктона, распределение водорослей по акватории водохранилищ, сукцессия фитопланктона в связи с факторами загрязнения и эвтрофирования волжских водохранилищ. Активно исследовались процессы продуцирования фитопланктоном ОВ, содержание хлорофилла и других фотосинтетических пигментов для установления функциональной роли водорослей в экосистемах водохранилищ. Результаты этих исследований отражены в более сотни публикаций, в том числе сборниках и монографиях (Паутова, Номоконова, 1994; 2001; Охалкин, 1994, 2001; Герасимова, 1996; Охалкин и др., 1997; Корнева и др., 1999 и др.). Наиболее изученным остается фитопланктон верхневолжских водохранилищ (Современная..., 2000; Экологические..., 2001; Современное..., 2002 и др.).

Многолетние исследования Волжского фитопланктона позволили установить его значение в экосистеме водохранилищ как одного из

основных факторов формирования качества воды. Огромные негативные последствия развития водорослей многих систематических групп до степени «цветения» воды были известны уже с 1940–1960-х гг. 20 века и отражены в специальной литературе (Сиренко, Гавриленко, 1978 и др.). Кислородный режим, уровень продуктивности, в т. ч. и рыбной, содержание ОВ в воде и донных отложениях, мутность и количество взвешенного вещества, токсическое влияние на гидробионтов, а также на человека через питьевую воду, сапробиологические характеристики водоема и другие важнейшие экологические показатели определяются развитием планктонных водорослей (Охалкин, 2000).

Создание каскада водохранилищ значительно усугубило экологические проблемы в их бассейнах, связанные именно с интенсивным развитием планктонных водорослей. Незначительные размеры, большая скорость размножения, устойчивость к внешним воздействиям, в т. ч. и токсической природы, богатый видовой состав водорослей, определяют крайнюю лабильность этой группы водных организмов, что вызывает огромные трудности в их исследовании, особенно в выявлении причин динамики их численности, а также попыток регуляции состава и обилия со стороны человека.

При наблюдениях фитопланктона водохранилищ также используется определение содержания хлорофилла «*a*», которое позволяет выражать биомассу водорослей и широко используется для оценки обилия фитопланктона. Сведения о содержании хлорофилла «*a*» в фитопланктоне р. Волги скудны. Измерения его концентрации были начаты в 1958 г. (Пырина, 1966). Затем с 1985 г. они стали режимными на Куйбышевском водохранилище. Особое внимание уделялось изучению пространственно-временной изменчивости содержания пигмента в водохранилище (Паутова, Номоконова, 1994). В 1988–1989 гг. основные исследования были сосредоточены в приплотинном плесе, где пробы отбирали еженедельно в течение всего года (Экология ..., 1989). В 2004 г. была опубликована монография Н.М. Минеевой (2004), в основу которой были положены материалы, полученные во время комплексных экспедиций ИБВВ РАН по водохранилищам Волги в период с 1976 по 2001 гг.

2.1. Сезонная и многолетняя динамика фитопланктона

Одним из важнейших результатов изучения волжского фитопланктона стало заключение о смене доминантного комплекса форм водорослей с начала 20-го века к 1990-м гг. и представление об увеличении общей его продуктивности в связи с эвтрофированием и

загрязнением р. Волга, а также зарегулированием стока реки. Хозяйственная деятельность человека на ее водосборе негативно отразилась не только на качестве воды, но и на биологических сообществах. «Цветение» воды стало повсеместным явлением для волжских вод со всеми вытекающими из него последствиями, хорошо известными из литературы. Ретроспективный анализ динамики загрязнения волжских вод органическими соединениями, легко усваиваемых бактериями, или так называемой сапробности, выявил постепенный и неуклонный рост этого показателя с начала прошлого века (Охапкин, Кузьмин, 1978 а, б), когда волжские воды еще характеризовались как чистые олигосапробные по всему ее течению до β - α -мезосапробных в настоящее время.

До зарегулирования в фитопланктоне рек Волга и Кама преобладали диатомовые водоросли родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Asterionella*. Нередко отмечалось «цветение» воды в результате массового развития сине-зеленых и зеленых водорослей (*Microcystis* spp., *Voronichinia naegeliana*, *Coelosphaerium* spp., *Gloecapsa limnetica*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena* spp.).

Зарегулирование стока и образование Куйбышевского водохранилища стало основной причиной коренных изменений в составе фитопланктона, который в образовавшемся водохранилище первоначально имел смешанный характер. По количеству видов в них преобладали потамофильные формы водорослей. Обилие и видовое разнообразие лимнофильных форм — типичных видов для зарегулированных рек — с каждым годом возрастало. Формирование видового состава и структуры фитопланктона в водохранилище закончились к 1959 г. Основной комплекс водорослей тогда включал относительно массовые и широко распространенные виды: *Aulacoseira islandica*, *A. italica*, *Stephanodiscus astrea*, *S. hantzschii*, *Cyclotella* spp., *Anabaena flos-aquae*, *An. scheremetievi*, *Microcystis aeruginosa*, *V. naegeliana* и др. Новых видов, не существовавших ранее в Волге, не было отмечено, но в водохранилище значительно увеличилась роль сине-зеленых водорослей при снижении доли динофлагеллят и мелкоклеточных видов диатомовых водорослей.

За более чем 50-летнее существование в фитопланктоне водохранилища уже выявлено более 1300 видов, разновидностей и форм водорослей (Экология..., 1989). По составу преобладают диатомовые (33%) и зеленые (31%), в основном хлорококковые водоросли. Другие группы менее разнообразны: эвгленовые — 11%, сине-зеленые — 10%,

золотистые – 6%, динофитовые и желтозеленые – 4%. Диатомовые водоросли доминируют как по численности, так и по биомассе; им существенно уступают сине-зеленые и зеленые водоросли (табл. 1).

Таблица 1. Средняя численность (млн. кл./л) и биомасса (г/м³) основных групп водорослей в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища (май–октябрь 1975–1990 гг.; по: Экология..., 1989)

Показатели	Диатомовые	Зеленые	Сине-зеленые	Динофитовые
Численность	11.6±1.4	1.5±0.2	3.3±0.7	0.04±0.01
Биомасса	8.5±1.1	0.5±0.1	0.5±0.1	0.25±0.06

Общая биомасса фитопланктона в Куйбышевском водохранилище может составлять 2 кг/м³ и приближаться при определенных условиях к 90 кг/м³.

Биологическая зима в Куйбышевском водохранилище начинается с конца ноября, когда устанавливается ледовый покров, и продолжается до конца апреля–начала мая, когда этот покров разрушается и начинается ледоход. Облученность под заснеженным льдом – до 7 Вт/м², прозрачность воды – < 1.5 м, температура – около 0.1 °С (Экология..., 1989). В марте–апреле начинается заполнение водохранилища. В паводковых водах повышено содержание биогенных элементов и понижена насыщенность воды кислородом. Таяние снега на поверхности льда и соответственно увеличение проникающей под лед радиации обычно происходит в апреле. Из-за высоких скоростей течения (до 100 см/с) и сильной мутности (прозрачность воды снижается до 0.2 м) численность фитопланктона к этому моменту не увеличивается. С падением скорости течения повышается прозрачность воды, уменьшается содержание биогенных элементов в результате процессов седиментации, усиления прогрева водных масс и увеличения численности отдельных представителей родов *Stephanodiscus*, *Melosira*, *Cyclotella*. Фитопланктон вступает в весеннюю стадию развития.

При дальнейшем прогревании водных масс в условиях периодически возникающей термической стратификации численность видов, интенсивно развивавшихся ранее, снижается, хотя в планктоне они продолжают регистрироваться, иногда и в большом количестве. Среди доминирующих форм отмечаются диатомовые *Asterionella formosa*, *Diatoma elongatum* и зеленые водоросли. Такое состояние фитопланктона

характерно для июня, но в годы с аномально ранней и теплой весной и при раннем окончании паводка регистрируется уже в мае, например, как это было в 1975 и 1977 гг. (Экология ..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994).

По мере повышения температуры воды к 20°C к видам, преобладающим по численности, присоединяются сине-зеленые водоросли родов *Aphanizomenon*, *Anabaena* и *Microcystis*, начинается раннелетняя стадия развития. В одни годы такой переход наблюдается уже в середине июня (в 1975, 1983 и 1984 гг.), в другие — позднее. Он начинается раньше в водах собственно водохранилища, чем в водах Камы и Волги. С июля сине-зеленые водоросли в плесах Ундорско-Приплотинного района доминируют и по биомассе. Летом температура воды стабильно выше 20°C, термическая стратификация (устанавливаемая в штилевых условиях) часто сменяется гомотермией (при штормах), способствуя пополнению водной массы биогенными элементами.

Характерная особенность осеннего сезона (октябрь–ноябрь) — периодическая вспышка развития диатомовых водорослей до уровня «цветения» воды. В годы слабого развития диатомей среди видов, доминирующих в фитопланктоне собственно водохранилища, сине-зеленые могут отмечаться вплоть до ледостава.

При резких изменениях численности и биомассы фитопланктона существенной разницы в составе доминирующих видов на разных горизонтах водного столба не наблюдается. Очевидно, такая ситуация характерна для водоемов с неустойчивой стратификацией водных масс, к каким относится Куйбышевское водохранилище. При развитии сине-зеленых водорослей в нижних горизонтах преобладание по биомассе (но не по численности) может переходить к диатомовым. Однако причина заключается не в увеличении количества диатомовых водорослей в придонном слое, а в резком уменьшении количества сине-зеленых. Реже отмечаются случаи, когда по вертикали один фитоценоз сменяется другим, что типично для стратифицированных водоемов (Лаврентьева, 1977).

Сезонная смена планктонных фитоценозов в Куйбышевском водохранилище в общих чертах укладывается в классическую схему, специфичной для эвтрофных водоемов умеренных широт (Reynolds, 1984; по: Экология..., 1989). Для зимнего фитопланктона под заснеженным льдом характерно присутствие диатомовых водорослей, из сине-зеленых — видов рода *Oscillatoria* с относительно малой требовательностью к

освещенности, а также золотистых водорослей. Однако численность и биомасса их при низкой подледной облученности незначительны. Среди доминантов весеннего комплекса фитопланктона Куйбышевского водохранилища в 60-е гг. обычно называли виды родов *Aulacoseira*, *Melosira*, *Cyclotella*, *Asterionella*, *Tabellaria*, *Fragillaria*. Рейнольдс (Reynolds, 1984; по: Экология..., 1989) считает, что комплекс видов *Asterionella* и *Fragillaria*, характеризующихся более низкой требовательностью к освещенности, при увеличении проникающей радиации сменяется комплексом *Aulacoseira*, *Melosira* и *Synedra*. При прочих равных условиях состав весеннего фитопланктона, по мнению автора, зависит от соотношения кремния и фосфора, при уменьшении которого численность *A. formosa* снижается, а обилие видов рода *Stephanodiscus*, прежде всего видов и форм, объединяемых в настоящее время как *S. hantzschii*, возрастает.

По данным работ за период 1975–1984 гг. (Экология..., 1989) в Куйбышевском водохранилище весной развивался комплекс видов родов *Aulacoseira*, *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*. На стадии поздней весны отмечалось преимущественное развитие представителей тех же родов в сочетании с *A. formosa*, *D. elongatum*, зелеными водорослями, а в 1980-е гг. – и динофитовыми. Роль одноклеточной водоросли *Asterionella* была меньше, чем мелкоклеточных видов рода; отношение Si:P по данным 1985 г. в среднем изменялось от 1.5 до 2.0. Представители родов *Tabellaria* и *Fragillaria* в число доминирующих практически не входили.

По Рейнольдсу (Reynolds, 1984; по: Экология..., 1989), весной в олиготрофных водах наряду с диатомовыми развиваются золотистые (виды родов *Dinobryon*, *Synura*), в мезотрофных и умеренно эвтрофированных – мелкие хлорофитовые (*Chlorella*, *Ankistrodesmus*), в эвтрофных – *Scenedesmus*, *Oocystis*, *Tetrastrum*, начинают развитие летние формы родов *Eudorina*, *Pandorina*, *Coelastrum*, *Anabaena*, *Aphanizomenon*.

В летнем фитопланктоне при термической стратификации ведущими становятся зеленые (*Eudorina*, *Pandorina* из вольвоксовых, *Tetrastrum* из хлорококковых), хризофитовые, криптофитовые (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*), сине-зеленые (*Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Coelosphaerium*) и крупные одноклеточные динофлагелляты (*Peridinium*, *Ceratium*). Хризофитовые, колониальные зеленые и динофлагелляты доминируют при низком содержании фосфора, а *Volvocales* и *Nostocales* – в эвтрофных водоемах (Reynolds, 1984; по: Экология..., 1989). Их количественное соотношение автор связывает с уровнем содержания азота и фосфора. В олиготрофных водах динофлагелляты развиваются так же,

как при уменьшении содержания фосфора в водоемах умеренно эвтрофных и дефицитных по азоту. В стратифицированных водоемах, в условиях лимитирования по азоту и фосфору, продолжают доминировать колониальные *Volvocales* или *Chlorococcales*, при уменьшении содержания биогенных элементов развиваются азотфиксаторы (*Nostocales*) — представители *Anabaena*, *Aphanizomenon*. Их может дополнять или заменять *M. aeruginosa*, особенно в условиях пополнения биогенных веществ в эпилимнионе. В Куйбышевском водохранилище развиваются преимущественно *A. flos-aquae* и *M. aeruginosa*.

В октябре–ноябре, особенно в периоды устойчивых антициклонов, типичные осенние фитоценозы развиваются только на поздних стадиях дестратификации. По Рейнольдсу (Reynolds, 1984; по: Экология..., 1989), это обычно виды весеннего планктона, в менее эвтрофных водах — представители родов *Asterionella*, *Tabellaria*, *Cyclotella*, *A. italica*, в более эвтрофных — *Aulacoseira granulata*, *S. astrea*. В Куйбышевском водохранилище — это виды родов *Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira*, *Cyclotella*, до уровня «цветения» воды развивается *A. islandica*.

На современном этапе существования Куйбышевского водохранилища продуктивность фитопланктона самая высокая в верховьях заливов (Черемшанский залив) и в районах сброса сточных вод крупных населенных пунктов. По основному транзиту вод самые существенные изменения количества пигментов наблюдаются чаще летом (Экология..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994; Минеева, 2004).

При стабильном общем характере сезонной сукцессии доминирующих видов водорослей в Куйбышевском водохранилище продуктивность фитопланктона варьирует по годам (Паутова, Номоконова, 1994). Ранней весной среднее количество хлорофилла «а» у поверхности воды варьирует в разные годы от 6 до 74.7 мг/м³, а поздней весной — от 7.3 до 17.6 мг/м³. Летом вариабельность средних по годам меньше — от 29.1 до 52.2 мг/м³. С началом охлаждения водоема содержание хлорофилла «а» уменьшается, а межгодовая изменчивость средних его концентраций увеличивается: 10.6–16.4 мг/м³ ранней и 3.2–10.8 мг/м³ поздней осенью. В зависимости от уровня развития водорослей весной и поздней осенью в одни годы на кривой динамики содержания хлорофилла «а», соединяющей наибольшие концентрации в разные сезоны, может быть один, два и три максимума совпадающих с максимальной биомассы фитопланктона.

Динамика продуктивности фитопланктона в период открытой воды имеет циклический характер, отражая последовательность нарушения и

восстановления состояния равновесия между фитопланктонным сообществом и пелагической средой. В каждом цикле увеличение количества хлорофилла «а», а иногда и последующее его снижение развивается по экспоненте. Таких циклов в Куйбышевском водохранилище насчитывается до 7. Однако не все они ежегодно формируются, отражая особенности взаимодействия планктонных водорослей и условий их развития в разные годы. Для сезонной динамики содержания хлорофилла «а» в разных водохранилищах Волги характерна большая степень сходства. Сезонные изменения содержания хлорофилла «а» можно объяснить динамикой погодных и гидрологических условий, причины же межгодовых вариаций продуктивности фитопланктона Куйбышевского водохранилища, как и других водоемов, остаются пока недостаточно ясными (Паутова, Номоконова, 1994).

На основе исследований комплекса структурных и функциональных характеристик фитопланктона можно считать, что воды акватории Куйбышевского водохранилища в пределах РТ в настоящее время относятся к мезосапробному типу и мезотрофной зоне (Паутова, Номоконова, 1994).

2.2. Фитопланктон мелководий равнинных водохранилищ

Характерная особенность равнинных водохранилищ — наличие обширной мелководной зоны, богатой островами, заливами и протоками, обсыхающими при летне-осенней и зимней сработке уровня. Куйбышевское водохранилище по абсолютным размерам площадей мелководий занимает первое место среди водохранилищ бывшего СССР (Буторин, 1984). Около 10–16% площади водохранилища (100 тыс. га) приходится на мелководья глубиной до 2-х м (Куйбышевское ..., 2008). Площадь суммарной территории с глубиной до 5 м при НПУ 53 м, т. е. вся ежегодно обсыхаемая при зимней сработке площадь составляет около 226 тыс. га, или 38.3% всего водохранилища (Лукин, 1961; Вендров, Дьяконов, 1976; Вода ..., 2001).

Мелководья водохранилищ можно рассматривать как особый тип местообитания, свойственного только искусственным водоемам, поскольку именно здесь существуют специфические условия, отличающиеся как от незатопляемой суши, так и от естественных водоемов, как например, озера. Здесь, на границе раздела двух сред «вода-суша», т.е. в экотонных зонах, образуются сложные многовидовые экологические комплексы, исторически адаптированные к весенним паводкам и быстрому спаду воды. Наряду с разнообразием биотических

структур специфичностью прибрежной зоны является наличие различного рода биоценологических механизмов, определяющих направленность сукцессии — от водных экосистем к наземным. На ход сукцессий сообществ мелководий водохранилищ решающее влияние оказывает фитоценологическая среда, проявляющаяся, прежде всего, в гидрохимическом режиме (Зимбалевская и др., 1987).

Мелководья водохранилищ Волги классифицированы с выделением двух основных типов: защищенные (заливы, заостровные участки) и незащищенные, находящиеся под воздействием ветровых волнений (Кожевников, 1974).

Фитопланктон мелководной зоны развивается под воздействием комплекса своеобразных внешних условий. К факторам, благоприятствующим его развитию, относится более интенсивный прогрев водной среды и повышенное содержание биогенных элементов. Обратное воздействие оказывают динамическая нестабильность и высокое содержание взвешенного вещества, за счет чего снижается прозрачность воды, ухудшаются принципиально важные для фотосинтеза условия подводного светового режима. Литоральная зона служит барьером для поступления аллохтонных, биогенных и загрязняющих веществ. Эффективность ее функционирования определяется размерами, а также направленностью и интенсивностью физико-химических и биологических процессов.

Результаты исследований фитопланктона мелководий волжских водохранилищ, полученные Г.М. Лаврентьевой (1977) в рейсовых обследованиях в 1973–1975 гг., показали, что развитие планктонных водорослей здесь характеризуется многими общими чертами, определяющими их состояние в целом, с едиными закономерностями распределения по типам мелководий. Ею также была выявлена разнокачественность состава фитопланктона русловой и мелководной частей в целом и в различных типах мелководий. Видовой состав массовых видов фитопланктона мелководий весной практически не отличается от такового в русле. Для летнего планктона характерно наибольшее разнообразие видового состава в защищенных мелководьях, в особенности в заливах. В целом число видов, формирующих летний фитопланктон мелководной зоны, приблизительно в два раза выше, чем в русле. Качественный состав осеннего фитопланктона мелководий и русла практически одинаков (Герасимова, 1974, 1976; Лаврентьева, 1974 а, 1974 б; Миргородченко, 1974; Лаврентьева, 1977). Авторами было рассмотрено количественное развитие фитопланктона мелководий в целом и в

сезонном аспекте, которое обуславливается особенностями водного режима этого биотопа. Ранней весной большая часть мелководий оказывается осушенной, поэтому при наступлении половодья уровень развития фитопланктона мелководий соответствует таковому в русле. В конце весны биомасса водорослей на мелководьях, сформированная в основном диатомовыми, близка по величине или даже несколько превышает показатель фитопланктона русла. В июле-августе развитие водорослей в мелководной зоне достигает максимума, и их биомасса в 2–3 раза выше этого показателя фитопланктона русловых участков. Летом наиболее полно выявляется различие в количественном развитии фитопланктона мелководий различного типа, что обусловлено как гидрологическими факторами (наличие или отсутствие течения, подверженность ветровому воздействию), так и в очень большой степени – гидрхимическими факторами. Мелководья в целом находятся в лучшем положении по сравнению с руслом в отношении обеспеченности биогенными элементами, поступающими с водосборной площади. Кроме того, вследствие малых глубин в этой зоне облегчен обмен водных масс между дном и поверхностью. Однако в этом биотопе резко сказывается и отрицательное влияние стоков и волн (Лаврентьева, 1977; Корнева, 1983)

Осенью биомасса фитопланктона открытых мелководий меньше, чем в русле. Таким образом, для мелководий характерен значительно более высокий уровень развития фитопланктона (в 2–3 раза) по сравнению с руслом в летнее время. Весной и осенью эти различия сглаживаются. При развитии сине-зеленых водорослей в благоприятных гидрометеорологических условиях наиболее «урожайными» оказываются открытые участки мелководий. Однако обычно наиболее продуктивны защищенные мелководья, занимающие гораздо меньшую площадь (Герасимова, 1974, 1976; Лаврентьева, 1974 а, 1974 б; Миргородченко, 1974; Лаврентьева, 1977).

В целом развитие фитопланктона на мелководьях, максимум которого приходится на лето, определяется в первую очередь степенью защищенности биотопа от волновых и ветровых воздействий. В незащищенных мелководьях биомасса фитопланктона в период частых на водохранилище ветров и волнений воды оказывается меньше, чем на русле, в защищенных — в 2–3 раза выше. Также на мелководьях состав биомассы фитопланктона и уровень ее развития зависят от характера водного питания (Лаврентьева, 1977).

Рядом авторов (Корнева и др., 1999) были проведены гидробиологические исследования прибрежной мелководной зоны

Рыбинского водохранилища, которая занимает при НПУ 30–44% площади в речных и 14% в главном плесе. Границей этой зоны в водохранилище принято считать 2 метровую изобату или глубину распространения высшей водной растительности (Мордухай-Болтовской, 1976). Данные по составу и продуктивности планктонных фитоценозов мелководной зоны Рыбинского водохранилища, полученные в разные годы, составляют довольно продолжительный, хотя и прерывистый ряд (Приймаченко, 1959; Сорокин, 1968, 1971; Старикова, Сорокин 1971; Башкатова, 1976; Елизарова, Сигарева, 1976; Пырина и др., 1976; Девяткин, 1983; Корнева, 1983, 1993; Минеева, 1986; Елизарова, 1982, 1988).

Состав фитопланктона мелководий и глубоководной части Рыбинского водохранилища характеризуется высокой степенью сходства (Башкатова, 1976; Корнева, 1983; Елизарова, 1988). Весной и осенью основу биомассы составляют диатомовые водоросли. В середине лета к ним присоединяются сине-зеленые, но их массовое развитие наблюдается лишь эпизодически. Для сезонного хода биомассы характерно наличие весеннего, летнего и осеннего максимумов, а в наблюдениях 1975 г. выявлены ее ежемесячные подъемы. В разгар лета на отдельных участках отмечена высокая биомасса зеленых водорослей (Корнева, 1993). Повышенное содержание фитопланктона в литоральной зоне обусловлено сочетанием нагонных явлений с факторами, стимулирующими развитие водорослей — высокой обеспеченностью клеток биогенным питанием и более интенсивным прогревом водной толщи. Распределение водорослей в толще воды чаще носит равномерный характер. Вертикальное расслоение усиливается летом, когда при устойчивой штилевой погоде отмечается скопление у поверхности сине-зеленых водорослей.

В целом, в Рыбинском водохранилище прибрежные мелководья характеризуются более высокими показателями обилия и интенсивности фотосинтеза по сравнению с русловыми участками. Так, среднее за сезон содержание хлорофилла в прибрежье Волжского плеса (22–38 мкг/л) было выше, чем на русловой станции в 1.5–2.5 раза, а интенсивность фотосинтеза (2.1–2.6 мг O_2 /л-сут) — на 10–30% выше в 1992 г. и вдвое - в 1993 г. В разгар летней вегетации фитопланктона (июль 1989 г.) различия концентраций хлорофилла составляли до 20–60% (в 2–3 раза). Устойчивое повышение численности фитопланктона на мелководных участках, не наблюдавшееся в начале 70-х гг., свидетельствует о заметном повышении уровня трофии прибрежной зоны и дает основание полагать, что мелководьям принадлежит существенная роль в эвтрофировании водохранилища. Фитопланктон прибрежных мелководий Рыбинского

водохранилища, развивающийся в условиях низкой прозрачности, повышенной гидродинамической активности и высокого содержания биогенных элементов, характеризуется более высокими показателями обилия и интенсивностью фотосинтеза по сравнению с пелагической частью. Глубоководная и мелководная зоны существенно различаются по соотношению продукционно-деструкционных процессов в столбе воды. В пелагиали из-за больших глубин и ограниченности мощности фотической зоны деструкция преобладает над продукцией. В литорали автотрофные процессы преобладают над гетеротрофными (Корнева и др., 1999).

2.3. Экологические группы водорослей мелководий

Термин «литоральная микрораствительность», или «водоросли литоральной зоны», охватывает несколько групп (сообществ) водорослей, которые различаются по видовому составу, условиям произрастания, динамике развития и т. д. Этот термин включает в себя водоросли истинного фитопланктона, эпипелона, эпилитона, эпифитона и свободно плавающие нити или скопления нитчатых водорослей. Эпипелон — водоросли в зоне контакта «вода–дно». Этот ковер водорослей отрывается от дна и дрейфует на поверхности воды в зависимости от силы и направления ветра. Видовой состав этого фрагмента бывшего фитобентосного сообщества состоит главным образом из трех таксономических групп: сине-зеленых (разные виды *Oscillatoria*), диатомовых и эвгленовых. Эпилитон — сообщество водорослей на каменистых субстратах (многочисленные диатомовые, позднее сменяющиеся нитчатыми зелеными водорослями). Эпифитон — водоросли на живых или отмерших высших водных растениях. Часты также свободно плавающие водоросли без органов прикрепления: хлорококковые, диатомовые, которые иногда по численности и биомассе могут превышать прикрепленные водоросли. Обычно эпифиты лучше развиваются на мертвых частях растений. Диатомовое обрастание может встречаться и в довольно густых зарослях макрофитов, выдерживая значительное затенение (Водоросли ..., 1977).

При определении значимости каждого из них наиболее сложно оценить роль перифитона, поскольку он включает в себя как эпифитон, так и нитчатые водоросли, слегка прикрепленные или даже свободно плавающие среди макрофитов. Известно, что многие водоросли в течение своей жизни имеют различные циклы существования: они бывают то прикрепленными к субстрату, то свободно плавающими (Комаркова и др., 1983). Видовой состав фитопланктона зарослей макрофитов и сезонная

динамика его развития в значительной мере зависят от развития погруженных макрофитов и нитчатых водорослей. Весенний максимум ограничен коротким периодом времени сразу же после таяния льда (Losos, Hetesa, 1971).

При выделении из общего числа планктонных и бентосных форм водорослей типично перифитонных видов следует руководствоваться обычно присущими последним признаками гетерополярности, часто сопровождающимися у подвижных форм сокращением двигательной активности. Деление водорослей на планктонные, бентосные и перифитонные весьма условно, так же, как порой условны границы между этими экологическими группировками водорослей, в особенности между двумя последними (Девяткин, Митропольская, 1979). Следует также отметить, что многие виды водорослей обладают широкой экологической валентностью и могут входить в состав других экологических группировок водорослей, например, планктона (виды *Mougeotia*), а также образовывать прикрепленные или свободноплавающие скопления, которые Раунд (Round, 1964) предлагает называть метафитом. Таким образом, при сложившейся в отечественной литературе традиции разделения всего разнообразия микроскопических водорослей на планктонные и бентосные, включая в число последних также и виды, характерные для обрастаний (Голлербах, Полянский, 1951) из общего числа бентосных форм их большинство может быть отделено от планктонных лишь на основании двух характерных только для них признаков: способности к движению с помощью слизистых образований и гетерополярности в строении клеток или колоний. Гетерополярные жгутиконосцы — исключение из правила (Девяткин, Митропольская, 1979).

Одно из основных направлений экологических исследований в последние десятилетия — изучение механизмов формирования и поддержания видовой структуры сообществ (Sommer, 1989; Cornel, Lawton, 1992). Установлено (Patrick, 1975), что на ранних этапах развития соотношение видов в сообществе определяется обилием их во внешней среде (в региональном пуле) и скоростью расселения. По завершении первичной колонизации большинство доступных для заселения участков местообитания оказывается занято. Видовая структура такого «насыщенного сообщества» зависит не столько от поступления организмов извне, сколько от скорости роста популяций образующих его видов.

Согласно интерактивной гипотезе формирования видовой структуры, популяционную динамику в зрелом (насыщенном) сообществе обычно рассматривают как результат внутренних взаимоотношений (Drake, 1991), в частности межвидовой конкуренции за ресурсы (Hansson, 1992; Forrester et al., 1999; Sommer, 1999 а, 1999 б). Альтернативная точка зрения состоит в том, что большинство сообществ не достигает насыщения, а следовательно, их видовая структура зависит исключительно от внешних факторов, «отбирающих» из регионального пула только те виды, которые имеют реальную возможность для сосуществования при данных условиях (Strong, 1983; Keddy, Weiher, 1999). На этом предположении основана неинтерактивная гипотеза формирования сообществ (Cornell, Lawton, 1992).

В насыщенном сообществе, структура которого формируется в результате межвидовой конкуренции, видовое разнообразие должно находиться в определенной взаимосвязи с биомассой (Sommer, 1989). Положительная корреляция между биомассой и числом видов возможна только на ранних стадиях сукцессии или после сильных нарушений, когда организмы, поступающие извне, заселяют практически свободное местообитание (Cornell, Orias, 1964; MacArthur, 1965). По мере развития (или восстановления) сообщества как плотность организмов, так и их разнообразие увеличиваются до тех пор, пока число видов не достигнет некоторого предела насыщения (Cornell, Lawton, 1992). При дальнейшем росте биомассы усиливаются конкурентные взаимоотношения между популяциями, что приводит к исключению ряда видов и, следовательно, к общему уменьшению разнообразия (Ghilarov, Timonin, 1972). Таким образом, следствием влияния межвидовой конкуренции на формирование сообщества должно быть уменьшение видового разнообразия как при крайне высоких, так и при низких значениях биомассы (Paine, 1966).

Для перифитона функцию внешнего источника пропагул выполняет фитопланктон, так как колонизация подводных поверхностей происходит при оседании на них свободно плавающих организмов (Дуплаков, 1925, 1928; McCormic, Stevenson, 1991; Лукин, 2002). В то же время существует и обратное влияние перифитона на фитопланктон за счет поступления в толщу воды прикрепленных организмов, смытых с субстрата течением. В результате взаимного обмена организмами между фитопланктоном и перифитоном увеличивается сходство видовой структуры обоих сообществ (Лукин, 2002, 2003).

Видовая структура перифитона поддерживается благодаря развитию уже существующих организмов, а также постоянному поступлению новых

колониистов из толщи воды (Fagestrom, 1997). Оседающие пропагулы частично компенсируют исключение неконкурентоспособных видов и таким образом поддерживают разнообразие сообщества перифитона. На ранних этапах сезонной сукцессии в перифитоне интенсивно развиваются нитчатые и стебельковые формы колониальных диатомовых (представители родов *Tabellaria*, *Fragillaria*, *Aulacoseira*, *Gomphonema*). Фрагменты их колоний и отдельные клетки, смываемые с субстрата течением, в массе встречаются в планктоне.

В конце лета и осенью уменьшается интенсивность обменных процессов, так как доминирующие в это время в планктоне формы цианобактерий имеют низкий удельный вес и сравнительно трудно оседают, а корковые и плотно прилегающие к субстрату перифитонные водоросли редко встречаются в планктоне из-за их устойчивости к смыву течением. В последней фазе сезонной сукцессии, когда в перифитоне доминируют плотно прилегающие к субстрату колонии цианобактерий и одноклеточные диатомеи, обмен организмами между субстратом и толщей воды ослабевает и перестает оказывать эффект на состав сообществ. Чем и объясняется тот факт, что осеннему увеличению биомассы фитопланктона, как правило, соответствуют низкие значения видового разнообразия. В конце июля – начале августа в период максимальной плотности фитофагов (личинок хирономид) отмечено уменьшение доли типичных перифитонных форм и увеличение доли осевших из толщи воды планктонных водорослей. Минимальные значения индекса сходства характерны для средней плотности личинок хирономид, а при низкой и высокой – они возрастают (Лукин, 2002).

Воздействие данных факторов на сообщества водорослей рассматривали многие авторы (Sommer, 1989, 1999 a, 1999 b; Hansson, 1992; Forrester et al., 1999 и др.). Чаще всего объектом изучения была видовая структура сообщества, и лишь в немногих работах анализировался состав жизненных форм (McCormic, Stevenson, 1991; Sommer, 1999 a). Известно, что те или иные виды нередко получают преимущество в конкуренции за пространство исключительно благодаря своей жизненной форме и способе колонизации субстрата (McCormic, Stevenson, 1991).

Определение сходства фитоперифитона и фитопланктона на каждом этапе сезонной сукцессии позволяет выделить влияние взаимного миграционного обмена на формирование структуры этих сообществ. С увеличением времени существования сообщества фитоперифитона наблюдается тенденция к уменьшению сходства его структуры с

фитопланктоном. При этом всю первую половину лета наблюдаются относительно высокие значения индекса сходства. В конце июня происходит резкое снижение сходства обоих сообществ, значения которого лишь в конце июля немного увеличиваются.

На протяжении первой фазы сукцессии господствуют цепевидные и нитчатые диатомовые и зеленые водоросли, имеющие преимущество в конкуренции за свет в условиях ограниченного пространства. Их успех может быть обусловлен действием «механизма активной толерантности» (McCormic, Stevenson, 1991), так как развитие форм, растущих перпендикулярно субстрату, уменьшает количество света, проникающего к нижнему ярусу сообщества (Празукин, Хайлов, 1998), и, следовательно, ингибирует рост образующих его организмов.

Следующая фаза сукцессии фитопланктона литорали, переход к которой наблюдается в последней декаде июня, характеризуется уменьшением доли нитчатых водорослей и интенсивным развитием подстилающего слоя, образованного плотно прилегающими к субстрату корковыми и пальмелевидными формами. Тот факт, что данное изменение структуры сообщества происходит одновременно с ростом численности личинок хирономид, дает основания предполагать, что переход на новый этап сукцессии вызван усилением пресса фитофагов, к которому особенно чувствительны водоросли основного слоя фитоперифитона (Sommer, 1999 a).

На следующем этапе сукцессии «цветение» цианобактерий в фитопланктоне наблюдается одновременно с общим снижением численности фитоперифитона, что, по мнению Хансона (Hansson, 1992), обусловлено интенсивным потреблением ресурсов минерального питания и заметным ослаблением освещенности. При этом особенно быстро падает численность хлорококковых водорослей. Со временем они начинают играть важную роль в фитоперифитоне, а сходство видового состава фитопланктона и фитоперифитона возрастает. Так как в условиях интенсивного пресса фитофагов усиливается влияние оседания планктонных организмов на формирование фитоперифитона, то замещение протококковых водорослей слабо оседающими цианобактериями (*Microcystis*, *Aphanotese* и др.), наблюдаемое в августе, обуславливает очередное снижение сходства обоих сообществ (Лукин, 2002).

2.4. Влияние абиотических факторов

Распределение гидробионтов между побережьем и открытой частью водохранилища во многом определяется абиотическими условиями. Изрезанность береговой линии, наличие островов, заливов и притоков создают защищенные от ветров господствующих направлений участки побережья, где может произрастать водная и воздушно-водная растительность. Здесь вода лучше прогревается, а растительность служит дополнительным источником органики. Многочисленные исследования фито- и зоопланктона – кормовой базы молодежи большинства видов рыб указывают на то, что обилие и разнообразие планктонных организмов выше на защищенных от ветрового волнения биотопах прибрежной экологической зоны. Например, особенно обилен зоопланктон закрытых участков с растительностью. Численность зоопланктона закрытых биотопов с растительностью может превышать таковую открытых ветровому волнению пляжей, где развитие планктона угнетается механическим действием волн, в сотни раз. Оптимальны для развития планктона побережья с погруженной водной растительностью с широкими листовыми пластинками, а также где среди растительности есть участки открытой воды. Для зарослей воздушно-водной растительности отмечается снижение численности зоопланктона и молодежи рыб. В плотных зарослях молодежь рыб может отсутствовать вовсе (Мордухай-Болтовской, 1976).

Как известно, температура — важный абиотический фактор, определяющий все стороны жизнедеятельности гидробионтов. Температура воды рассматривается как лимитирующий фактор для всего уровня метаболизма, а также как сигнальный и контролирующий процесс роста и чередования сезонных жизненных циклов гидробионтов (Одум, 1975).

Для всех мелководий характерна незначительная тепловая инерция их водных масс, что приводит к резким перепадам температур в сезонном и суточном аспекте. Температура воды мелководных участков водохранилищ может резко повышаться или понижаться вслед за изменением погодных условий. Водная масса русловой части более инертна, и сезонные изменения температуры воды там происходят плавно. Мелководные участкигреваются интенсивнее, чем пелагиаль, и средняя температура воды соответственно выше на 1–1.5 °С (Корнева и др., 1999).

В Куйбышевском водохранилище прогрев воды на мелководье весной начинается на 5–10 суток раньше, чем в открытой части (Лукин,

Курбангалиева, 1965). Разница температуры поверхностных слоев в разных районах может достигать 10 °С (Водохранилища ..., 1975). В летний период достаточно четко выражена прямая стратификация и перепад температуры у поверхности и дна. В прибрежной полосе зона температурного скачка менее стабильна и зависит от метеоусловий. Она может разрушаться в результате действия ветров и изменений режима подогрева. Даже короткие периоды относительно устойчивого существования температурного скачка вдоль береговой линии на мелководье свидетельствуют о периодической изоляции водообмена прибрежья и открытых участков (Горин, 1968; Бакастов, 1976).

К характерным особенностям мелководий, особенно на защищенных участках, относится также более низкая прозрачность воды при повышенном содержании взвешенного вещества и биогенных элементов. Фитопланктон литорали так же, как и пелагической зоны, развивается в условиях достаточной обеспеченности минеральным питанием, о чем свидетельствуют невысокие коэффициенты корреляции концентрации хлорофилла с содержанием различных форм азота и фосфора. Более существенным представляется влияние световых условий, которые в значительной степени зависят от присутствия взвешенного вещества. Повышенное содержание последнего значительно ухудшает гидрооптические характеристики, что находит конкретное выражение в снижении глубины фотосинтезирующего слоя (Корнева и др., 1999).

В развитии фитопланктона водохранилищ важную роль играет также динамика водных масс (Pridmore et. al, 1985), неодинаковая потребность в биогенных элементах экологических группировок (Петрова, 1990) и видов водорослей (Sakamoto, 1966; Сиренко, 1972; Петрова, 1982; Smith, 1982; Корнева и др., 1999). Для фитопланктона Рыбинского водохранилища последнее было показано в ходе эксперимента (Елизарова, Королева, 1990). В летний период фитопланктон в большей степени зависит от содержания общего азота и в меньшей степени от общего фосфора (Минеева, 1993).

2.5. Роль зарослей макрофитов для фитопланктона

Значительная часть берегов Куйбышевского водохранилища занята зарослями макрофитов, роль которых в формировании общей продуктивности экосистемы водохранилища весьма существенна. На мелководьях создаются особые условия для формирования и дальнейшего развития высшей водной растительности, которая является основным компонентом биоценозов мелководий и выполняет здесь ряд важных

функций (главный продуцент первичного ОВ, убежище и объект питания для разных групп животных, субстрат для нереста фитофильных рыб, естественный биофильтр между водосбором и водоемом и др.). Растительность играет ведущую роль в процессах самоочищения водоемов, в очистке воды от промышленных и бытовых загрязнений, а также приостанавливает волновую абразию берегов (Мережко, 1973; Довбня, 1979; Фрейндлинг, 1982; Кокин, 1982; Матвеев и др., 2004; Папченков, 2008; Распопов, 2008 и др.). В определенных условиях водная растительность может развиваться чрезмерно и способствовать заболачиванию отдельных участков водохранилищ, снижая их хозяйственную и рекреационную ценность. Все сказанное позволяет рассматривать такие мелководья водохранилищ как особый тип экосистем.

Формирование растительности зависит от степени защищенности от волнений, а также от конфигурации берегов и определяется, главным образом, уровнем режимом, прежде всего, сроками наполнения водохранилищ, продолжительностью сохранения уровня на максимальной отметке наполнения, величиной, интенсивностью и особенностями летне-осеннего понижения уровня. Уровень режим определяет развитие зарослей воздушно-водной и погруженной растительности, и его роль в этом процессе хорошо изучена (Потапов, 1958; Гусева, Экзерцев, 1966; Кутова, 1973, 1974 а, 1974 б; Корелякова, 1977 и др.). В наибольшей степени зарастанию подвержены устьевые участки рек, заостровные мелководья и глухие заливы, в наименьшей – открытые участки литорали (Экологические ..., 2001).

По данным И.Д. Голубевой с соавторами (1990 а, б), в Куйбышевском водохранилище общая площадь, занятая высшей водной растительностью, составляет 7900 га (7.9% от площади мелководий), в том числе в пределах Республики Татарстан более 6400 га. Наиболее крупные массивы зарослей сосредоточены в Свяжском, Мешинском, Черемшанском заливах. Выявлено более 35 видов высших водных растений, которые образуют более 36 растительных группировок (Голубева, Шпак, 1980; Голубева и др., 1988, 1990 а, 1990 б). Размеры площади зарослей макрофитов зависят от уровня режима водохранилища: в маловодные годы она бывает наименьшей за счет сокращения зоны произрастания погруженных растений. Главный ценозообразователь на мелководьях при различных уровнях воды – рогоз узколистный (*Typha angustifolia*), который произрастает с первых лет образования Куйбышевского водохранилища, поселяясь в самых

различных участках его акватории. Рогоз образует от 3 до 14 ассоциаций, в зависимости от уровня воды в водохранилище (Экологические ..., 2001).

Каждому местообитанию в условиях определенной географической зоны свойственна вполне определенная группировка растительности и сопровождающее эту группировку население — микроорганизмы, планктон, бентос, перифитон, минеры и т.д. Все организмы данного местообитания находятся в непрерывном взаимодействии друг с другом и со средой (почвенной, водной и воздушной), все они составляют одно сложное целое — биогеоценоз, ведущей частью которого является группировка растительности (Раменский, 1971).

Макрофиты выполняют функции «механического фильтра», задерживающего взвешенные в воде вещества минерального и органического происхождения, осаждая их на своей поверхности (Ивлев, 1950; Корелякова, 1977; Рошкован, 1977). Создавая весьма значительную первичную продукцию, высшие водные растения существенно влияют на гидрохимический режим поверхностных вод, активно участвуя в круговороте веществ гидробиоценозов. Они оказывают большое влияние на численность, биомассу и видовой состав фитопланктона. Многими исследователями отмечены альгицидные свойства высших водных растений, препятствующих развитию сине-зеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды (Гуревич, 1973; Коган и др., 1976). На массовое развитие сине-зеленых водорослей отрицательно влияет кислородное пересыщение, создаваемое в зарослях высших водных растений (Ивлев, 1950; Смирнова-Гараева, 1980).

Значение высшей водной растительности в формировании гидробиологического режима водохранилищ волжского каскада различно. Роль гидрофильной растительности и литоральных зон в круговороте веществ волжских водохранилищ, таких как Ивановское, Угличское, Горьковское, Волгоградское, Саратовское, Воткинское, Рыбинское и Куйбышевское к настоящему времени довольно подробно исследована (Экзерцев, Добвня, 1974; Экология ..., 1989; Герасимова, 1996; Охалкин и др., 1997; Корнева и др., 1999; Алексеевна, Преснова, 2004). В наибольшей мере она проявляется в Ивановском и Саратовском водохранилищах, где макрофиты занимают соответственно 65.4 и 109.9 км² или 17–20 и 5–6% площади водоемов. Степень зарастания остальных водохранилищ менее значительна и составляет 1–3 % площади водоемов (Ляхов, Мордухай-Болтовской, 1976). Формирование флоры Саратовского водохранилища, образованного в 1968 г., протекает весьма активно (Экзерцев, 1975) в связи с относительно благоприятными

морфологическими и гидрологическими условиями, к которым, прежде всего, следует отнести постоянный уровень воды (в пределах НПУ) и наличие мелководий, защищенных от волнового воздействия.

Биотоп рогоза узколистного представлен в Саратовском водохранилище мощным сплошным поясом, простирающимся вдоль побережья. Заросли рогоза отличаются наиболее разнообразным составом альгофлоры и фауны, который включает 64 вида водорослей и свыше 84 видов беспозвоночных. Этот фитоценоз выделяется среди других достаточно высокой численностью альгофлоры (1087 тыс. клеток на 1м²) и беспозвоночных (более 22 тыс. экз./кг растительности). Основу количественных показателей составляют диатомовые, зеленые водоросли, ветвистоусые и веслоногие ракообразные, олигохеты, моллюски, личинки хирономид, пиявки (Попченко и др., 1981).

В толще воды между стеблями рогоза распространены планктонные водоросли (*Melosira varians*, *A. islandica*, *A. granulata*), коловратки (роды *Keratella*, *Brachionus*, *Polyarthra*) и ракообразные (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia affinis*, *Acanthocyclops vernalis*). Население перифитона рогоза весьма богато и своеобразно. Среди улотрикса, покрывающего зеленым ковром стебли, развиваются зеленые, сине-зеленые, диатомовые водоросли. Наибольший удельный вес в альгофлоре обрастаний рогоза (>70 % численности) занимают *Phormidium foveolarum*, *Oscillatoria limosa*, *Achnanthes lanceolata*, (Попченко и др., 1981).

Отмечено (Экзерцев, 1975; Попченко и др., 1981; Герасимова, 1996), что комплексы альгофлоры и фауны исследованных фитоценозов имеют определенные различия как по составу входящих в них видов, так и по плотности населения. Высокими количественными показателями развития фауны выделяются заросли рогоза, рдеста, роголистника с сальвинией и ряской. Остальные биотопы в 5–15 раз менее продуктивны. Основная доля биомассы перифитона образуется в центральной части (по ее поперечному сечению) прибрежной полосы зарослей высшей водной растительности. Эта зона является наиболее активным производителем и аккумулятором ОВ, вследствие оптимальной освещенности и более стабильных условий среды по сравнению с участками, граничащими с берегом и профундалью. Кроме того, достаточно сомкнутый покров растений, расположение их стеблей и листьев также благоприятствуют значительному развитию разнообразной флоры и фауны (Попченко и др., 1981).

Продукция водорослей литоральной зоны непроточных водоемов напрямую зависит от интенсивности развития высших водных растений.

Сообщества макрофитов не гомогенны, и продукция водорослей в них варьирует в зависимости от густоты зарослей. На участках, расположенных недалеко от уреза воды, богатых детритом, в весенние месяцы низка продукция фитопланктона и высока — перифитона. Для общей продукции фитопланктона наиболее важна зона по внешнему краю зарослей, где происходит интенсивный контакт с водорослями чистой воды и где существенно увеличивается роль фитопланктона. В летние месяцы продукция фитопланктона и перифитона в зарослях макрофитов лимитируется отсутствием биогенных элементов в воде и низкой освещенностью. В густых зарослях тростника и манника иногда >1% фотосинтетически активной радиации (ФАР) достигает поверхности воды (Комаркова и др., 1983). В разреженных биоценозах прибрежно-водная растительность и фитопланктон развиваются параллельно, не вступая в конкурентные отношения. При увеличении интенсивности зарастания водоема прибрежно-водная растительность начинает подавлять развитие фитопланктона. Это происходит уже при биомассе водной растительности около 1.5 кг/м³ (Кутова, 1973; Садчиков, Кудряшов, 2004). Объясняется это главным образом недостатком солнечного света в зарослях и конкуренцией за биогенные элементы, изменением ионного состава водной среды, а также отрицательным метаболическим воздействием. Однако некоторые авторы (Астапович, 1967, 1972; Ляхнович, 1973; Астапович и др., 1977; Копылова, 1974) отмечают снижение биомассы фитопланктона в зарослях прибрежно-водной растительности при полной обеспеченности его витаминами, биогенными веществами и микроэлементами, объясняя это отрицательным воздействием метаболитов высшей водной растительности. Экспериментально показано отрицательное влияние высших растений на развитие сине-зеленых водорослей *Anabaena robusta*, *Anabaenopsis intermedia*, *M. aeruginosa* и др. (Коган, Крайнюкова, 1977; цит. по: Садчиков, Кудряшов, 2004), причем альгицидным действием обладают водные экстракты (в частности, рогоза, тростника), полученные из различных частей растений (Мережко, 1973). Возможность пищевой конкуренции в данном случае исключалась, поскольку в конце опыта в среде было достаточно азота и фосфора (Садчиков, Кудряшова, 2004).

2.6. Влияние антропогенных факторов

Различные факторы антропогенной природы также вызывают изменения в распределении гидробионтов. Так, например, отмирание сине-зеленых водорослей, массовое развитие которых происходит в

результате эвтрофикации, угнетает зоопланктон и ведет к вынужденным перемещениям молоди рыб (Пидгайко, 1968). Судоходство и использование маломерных судов может выступать как фактор, вызывающий необратимые изменения прибрежных биотопов и т.п. Помимо этого, речные суда — источники токсических веществ (Князев, 1988). Следствием термического загрязнения становятся изменения видового состава из-за выпадения stenothermных видов и увеличения роли теплолюбивых и эвритермных видов (Бойцов, 1978).

Рядом авторов установлено (Волга..., 1978; Ривьер, Баканов, 1984; Экологические..., 2001), что один из основных факторов, определяющих современную структуру гидробиоценозов мелководий водохранилищ — широкая амплитуда внутригодовых колебаний уровня воды, приводящих к образованию значительных площадей временного осушения мелководной зоны. На основании анализа динамики уровня, водообмена, термического и ледового режимов, гидродинамических процессов, особенностей формирования грунтового комплекса, состояния планктонного и бентосного сообществ, продуктивности фитопланктона, микробиологических ситуаций, распределения высшей водной растительности и состояния ихтиофауны Рыбинского водохранилища показано, что при снижении уровня наполнения на 1 м, существенные изменения в первую очередь происходят в мелководной зоне (Современное..., 1997; Litvinov, 1997; Экологические..., 2001; Литвинов, Рощупко, 2000, 2007).

Продолжительность наполнения Рыбинского водохранилища, отметка максимального уровня и интенсивность его повышения определяются климатическими условиями в бассейне (величиной запаса снега к началу половодья и температурой воздуха в весенний период). Колебания уровня, обусловленные изменениями объема водохранилища по сезонам, осложняются также нерегулярными колебаниями водной поверхности: сгонно-нагонными явлениями ветрового происхождения и перемещениями водных масс в виде длинных волн, возникающих при неравномерной работе гидроузлов. Сгонно-нагонные колебания уровня определяются скоростью и направлением ветра. Повышение уровня у наветренного берега при нагонах может достигать 10–30, а при штормах — 50–70 см. По величине сгоны несколько меньше нагонов и составляют иногда 30–45 см. Межгодовые и сезонные колебания уровня имеют значительную амплитуду, что не может не сказаться на функционировании как абиотических, так и биотических процессов экосистемы водохранилища. При этом амплитуда внутригодовых колебаний существенно превышает межгодовые изменения, что является следствием

антропогенного регулирования стока. Поскольку уровень наполнения водохранилища опосредованно отражает характеристику его водного баланса, а тип питания и объем притока определяют общую минерализацию воды, то величина последней связана со средним уровнем в безледный период. При высоких стояниях уровня в многоводные годы за май–октябрь величина минерализации воды Главного плеса водохранилища значительно меньше, чем в годы низкой водности и при пониженных отметках уровня. В то же время достоверной связи величины общей минерализации воды и среднего многолетнего уровня в различные по водности фазы не обнаружено. По материалам гидрометеорологической службы не прослеживается и связь среднегодового значения минерализации воды со среднегодовым уровнем водохранилища (Литвинов, Рощупко, 2007).

Исследования Ю.В. Герасимова и С.А. Поддубного (1999) также показали, что уровень водохранилища оказывает опосредованное воздействие на временные и пространственные характеристики рыбных скоплений, которое сказывается через зависимость процесса развития кормовой базы рыб и проявляется на мелководьях.

На примере модельного участка Казанского района переменного подпора Куйбышевского водохранилища разработана математическая модель влияния изменения уровня воды на экологическое состояние водохранилища для обобщенных показателей экологического состояния (БПК₅ и растворенного кислорода) (Закиров, 2001). Выявлена зависимость динамики самоочищения при изменении уровня воды в водохранилище от процессов, связанных с образованием и потреблением кислорода в фотической и литоральной зонах. Тип зависимости содержания кислорода от уровня воды в водохранилище связан с геоморфологией мелководий. Установлено, что при уменьшении уровня воды в водохранилище на 1 м при конусообразной форме мелководий содержание ОВ увеличивается на 20%, а содержание кислорода уменьшается на 17% (Закиров, 2001)

На примере Озернинского и Рузского водохранилищ обнаружена тесная обратная зависимость биомассы фитопланктона от уровня воды; коэффициенты корреляции (по средним за вегетационные сезоны значениям этих показателей) составили -0.73 – -0.83 при уровне значимости $p < 0.01$ (Гончаров, Даценко, 2002). Возможно, такая тесная связь обусловлена тем, что при низком уровне воды более вероятно интенсивное перемешивание водной массы и вынос биогенных элементов из донных отложений в эвфотическую зону. Кроме того, при низком уровне воды прогрев водной толщи (в весенне-летний период) должен

происходить быстрее и, следовательно, регенерация биогенных элементов – интенсивнее, чем при высоком уровне воды (Гончаров и др., 2005).

Таким образом, изучению планктонных водорослей равнинных водохранилищ посвящено много работ. Тем не менее, альгологи, занимающиеся изучением фитопланктона Куйбышевского водохранилища, сходятся во мнении, что остается открытым ряд вопросов. Так, В.Н. Паутова (Экология..., 1989), автор многочисленных монографий, считает, что в последующих исследованиях особое внимание нужно обратить на изучение динамики численности лидирующих в фитопланктоне водохранилища видов водорослей с использованием подходов, разработанных в фитоценологии, на разработку экологической классификации развивающихся в водохранилище видов и альгоценозов; на выявление механизмов сукцессии фитопланктона водохранилища, сочетая натурные наблюдения в водоеме, эксперименты с чистыми и «групповыми» культурами водорослей, выделяемых из водохранилища, и скрининг по факторам среди водорослей, лидирующих в фитопланктоне, для определения их экологических «паспортов». Также недостаток системы наблюдений на водохранилище, как и на большинстве других водоемов, – недостаточное изучение скорости сезонной динамики фитопланктона. Как определил С.А. Поддубный (2006), задачи гидроэкологических исследований водохранилищ заключаются в выявлении закономерностей взаимодействия между абиотической и биотической компонентами их экосистемы, обосновании экологической реконструкции отдельных частей водоемов, разработке основ управления гидрологическим режимом реконструируемых водохранилищ.

Проблемы рыбопродуктивности, «цветения» воды, эвтрофирования и загрязнения равнинных водохранилищ будут оставаться актуальными еще многие десятилетия. Не менее важную экологическую проблему для Куйбышевского водохранилища представляют собой периодически пересыхающие мелководья. Летом они оказываются под водой, а зимой представляют собой заболоченные участки, покрытые мощным слоем глинисто-илистых отложений. Произрастающие на них высшие водные растения – источники вторичного загрязнения водохранилища. Эрозия береговой полосы обуславливает расширение зоны мелководий, заиление русла и полузакрытых заливов. Колебание уровня воды представляет собой значительную угрозу для воспроизводства рыбы в Куйбышевском водохранилище. В связи с этим целесообразно создание научно-технических основ освоения мелководий водохранилища со значительной амплитудой колебания уровня на базе изучения экологических, батиметрических, морфометрических и гидрологических условий,

параметров почв и грунтов в целях создания наиболее ценных сельскохозяйственных угодий, включения их в систему особо охраняемых территорий, рекреационных зон и т.д. Это способствовало бы сохранению природных ресурсов и защите судоходства в условиях колебания уровня воды в водохранилище.

3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Описание района

В данной работе проанализированы результаты многолетних исследований сезонной динамики фитопланктона Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан. Используются собственные материалы (1988–1993, 1999 и 2002–2005 гг.), а также литературные данные за 1975, 1981–1984 гг. (Паутова, Номоконова, 1994; Экология ..., 1989).

Исследования в 2002–2005 гг. проводили в двух мелководных заливах Волжского (участок 1) и Волжско-Камского (участок 2) плесов Куйбышевского водохранилища, различающихся между собой по степени антропогенного воздействия, защищенностью от ветрового и волнового воздействия и другими условиями (рис. 2).

Участок 1 расположен в н.п. Победилово (южная часть г. Казани) и значительно изолирован от водохранилища. Район исследований отличается замедленным течением и защищенными от ветра берегами, испытывает на себе влияние сточных вод очистных сооружений г. Казани и садово-дачных участков. Правый берег залива, на котором находились станции наблюдения, низменный, заросший отдельными кустами тальника и прибрежной растительностью, дно ровное, покрытое вязким илом. За зоной ивняков располагаются заросли высшей водной растительности (в основном, рогоз узколистный и тростник обыкновенный). В июле общее проективное покрытие растений достигает 100%, из них 50% занимает рогоз узколистный и тростник обыкновенный, 50% свободноплавающие растения (многокоренник, ряска малая, ряска трехдольная). В конце августа покрытие растений становится 90% и 10%, соответственно. В зарослях преобладают глинисто – песчаные грунты с большим содержанием органических остатков. Участок характеризуется относительно высоким трофическим статусом. На открытом (без зарослей) мелководье также преобладают значительно заиленные глинисто-песчаные грунты.

Участок 2 расположен около н.п. Татарские Саралы (Лаишевский р-н) и относится к Саралинскому участку Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (ВКГПБЗ), где наряду с сезонным колебанием уровня воды, наблюдается значительное влияние транзитных потоков водных масс, характерных в целом для данной акватории водохранилища.

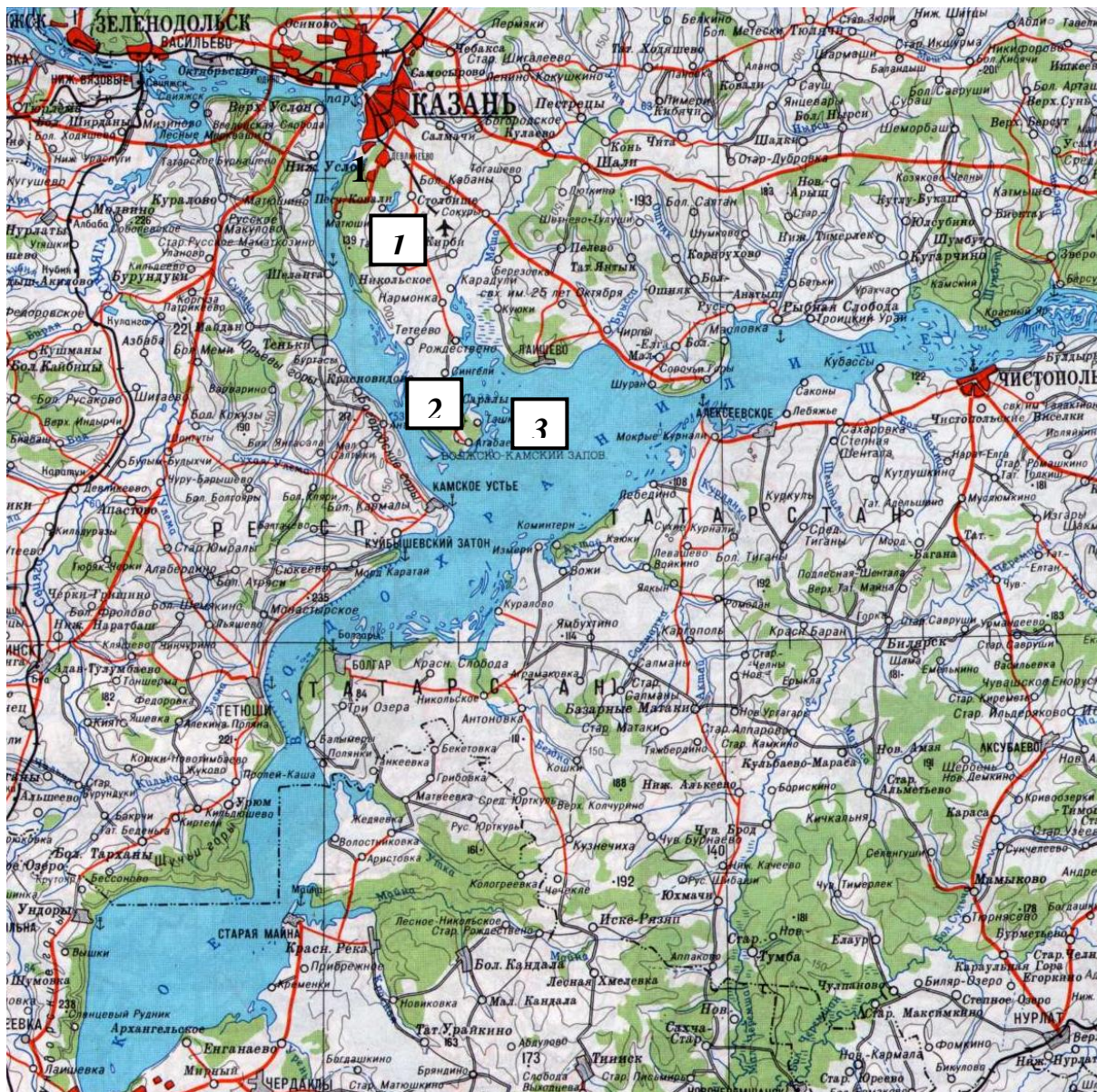


Рис. 2. Схема расположения районов исследований прибрежных мелководных участков в Волжском и Волжско-Камском плесах Куйбышевского водохранилища: 1 — участок 1 (пос. Победилово, г. Казань) 2 — участок 2 (Саралинский, ВКГПБЗ), 3 — Мешинский залив.

Данный участок со слабо изрезанной береговой линией и интенсивной динамикой водных масс расположен в зоне активной ветровой и волной деятельности. Станции отбора проб расположены на полуострове, побережье которого покрыто ивняками и зарослями рогоза узколистного. Последние тянутся вдоль берега сплошным поясом шириной около 60 м с небольшими прогалинами открытой литорали. Их проективное покрытие составляет 100%. В середине лета доминант рогоз узколистный занимает 60% территории, 30–40% занимают ряска малая и многокоренник. В прибрежных зарослях участка дно покрыто

преимущественно песчано-илистыми и песчано-глинистыми грунтами. На дне скапливается большое количество гниющих растительных остатков, которые приводят к заилению и дефициту кислорода в зарослях. На мелководьях открытых участков преобладают незначительно заиленные песчано-глинистые грунты. Ниже пояса зарослей открытая литораль представлена бурыми тонкодисперсными (гомогенными) глинистыми илами.

Исследования на обоих участках проводили в зарослях рогоза узколистного — *Typha angustifolia* L., тростника обыкновенного — *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. и на участках открытой воды. Пробы воды отбирали с 3 станций с разным уровнем воды — от верхней границы зарослей макрофитов до самого глубокого уровня воды в нижней части зарослей. Для сравнения были заложены 3 контрольные точки на свободном от растительности участке на тех же уровнях воды. Исследования на каждом участке выполняли, начиная со времени подтопления мелководий с высшей водной растительностью (июнь) до времени осушения этих мелководий (середина октября). В 2002–2005 гг. пробы отбирали с периодичностью 1 раз в 2 недели. Схема расположения станций показана на рис. 3: Ст. 1 — около берега, глубина 0.5–0.7 м, Ст. 2 — 0.7–1.0 м, Ст. 3 — 1.0–1.2 м.

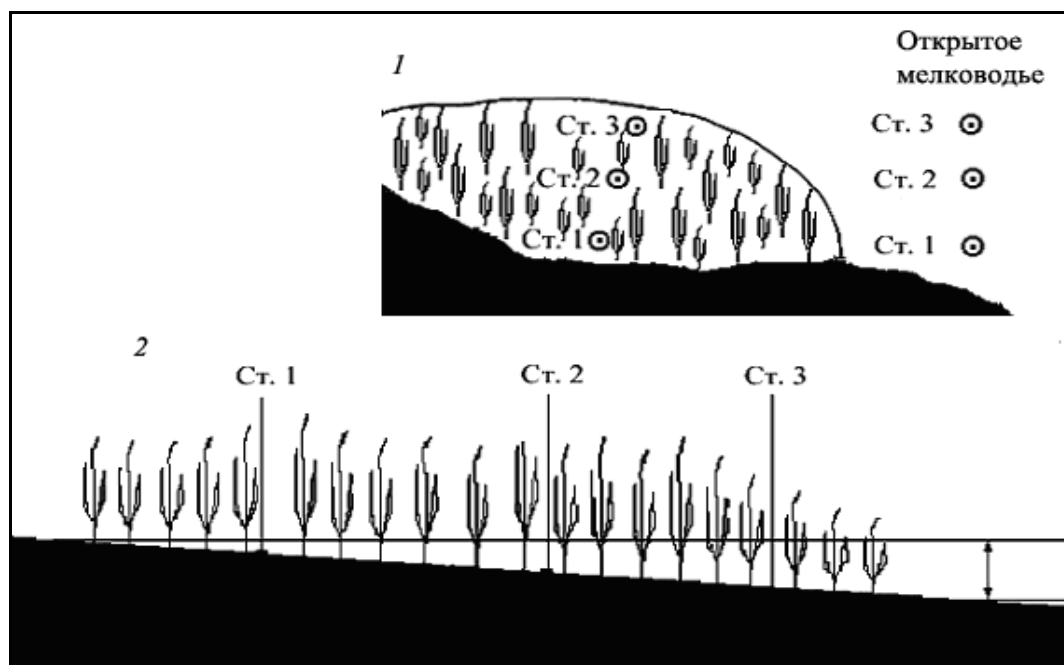


Рис. 3. Схема расположения станций в зарослях и на открытом мелководье двух участков Волжского и Волжско-Камского плесов: 1 — вид сверху, 2 — поперечный профиль (стрелками показана сезонная амплитуда колебания уровня воды).

Отбор проб фитопланктона **на участке 3** осуществляли в 1988–1990 и 2002 гг. в устьевом расширении р. Меша, которое образовано затоплением поймы реки и расположено в северной части Волжско-Камского плеса (рис. 2).

Эта мелководная зона площадью около 120 км², с большим количеством мелководных участков и островов, бывших пойменных дюн и луговых террас. Значительное количество островов и мелководий сосредоточено вдоль низкой водораздельной гряды между руслом рек Кама и Меша. При высоком уровне большая часть площади этой гряды бывает покрыта водой, острова отделены один от другого проливами различной ширины. При низком уровне водохранилища площадь островных участков увеличивается в два–три раза, многие острова соединяются, образуя обширные плоские илистые отмели.

Пробы воды на этом участке отбирали на открытой мелководной зоне (1.5 м глубиной) около острова Большой Мансур. В районе исследований, открытом прибойной волне, имелось пологое слабо заиленное глинисто-песчаное дно. Высшая водная растительность была развита очень слабо, лишь при высоком уровне воды местами встречались небольшие куртины сусака зонтичного, горца земноводного, рдестов гребенчатого и пронзеннолистного. В период открытой воды отбор интегрированных по глубине (с 0.2 м до дна через каждый метр) проб фитопланктона осуществляли на постоянной станции с периодичностью 1 раз в 3–4 дня. В период ледостава пробы отбирали 2–3 раза в месяц. В вегетационные периоды 1991–1993 и 1999 гг. нами была исследована суточная динамика и вертикальная миграция фитопланктона в водах Мешинского залива. Пробы воды брали через каждые 2–3 ч. круглосуточно с глубин 0.5, 2.0, 4.0 и 7.0 м в русловой части и с глубин 0.5, 1.0, 1.5 м на прибрежных мелководьях.

3.2. Гидрохимический режим участков

В 2002–2003 гг. совместно с гидробиологическими исследованиями сотрудники лаборатории гидрохимии Института экологии природных систем (в настоящее время Институт проблем экологии и недропользования) АН РТ изучали гидрохимический режим 2-х участков прибрежных мелководий: в заливе в районе н.п. Победилово (участок 1) и у прибойного берега на территории Саралинского участка ВКГПБЗ (участок 2) (Kazda et al., 2004; Ratushnyak et al., 2006 а, 2006 б).

Интегральные пробы воды (объемом 2 л) на гидрохимический анализ отбирали батометром Молчанова 2 раза в месяц в летне-осенний период по профилю от берега к руслу на глубинах: станция 1 — 0.5–0.7 м,

станция 2 — 0.7–1.0 м; станция 3 — 1.0–1.2 м. На месте определяли температуру и рН воды, величину окислительно-восстановительного потенциала (Eh) с помощью иономера рН-150, содержание растворенного кислорода (% насыщения) — на приборе «Марк-201». Химический анализ остальных ингредиентов проводили в лаборатории по стандартным методикам (Лурье, 1973; Государственный ..., 2003). За период исследований проанализировано 123 пробы по 29 показателям, в том числе на участке 1 — 60 проб, участке 2 — 63. Интегральная оценка качества воды проведена по минимальным, преобладающим и максимальным значениям на основе среднего рангового показателя, рассчитанного по результатам физико-химических анализов воды (по 9 характеристикам: O_2 , рН, бихроматная окисляемость (БО), БПК₅, $P_{общ}$, PO_4^{3-} , NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) в течение периода наблюдений в соответствии с комплексной эколого-санитарной классификацией качества поверхностных вод суши (Оксиук и др., 1993).

Исследуемые участки мелководий существенно различались по химическому составу. Так, за весь период наблюдений, по классификации О.А. Алекина (1970) вода участка 2 (Саралинский участок ВКГПБЗ) характеризовалась средними значениями общей минерализации (248 мг/л), а участка 1 — повышенными (470 мг/л). По ионному составу воды обоих участков преимущественно относились к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе (табл. 2).

Суммарное содержание ионов в воде участка 1 примерно в 1.5–2 раза превышало таковую участка 2 (среднее содержание сульфатов — более чем в 3 раза, ионов кальция и магния — в 2 раза были выше). По средним значениям микроэлементного ионного состава различия между двумя сравниваемыми участками были несущественны.

Различные формы азота и фосфора водной среды — одни из определяющих показателей степени биологической продуктивности и качества воды. В воде участка 1 наблюдалась тенденция к снижению соединений азота и фосфора в годовой динамике, а на участке 2 эти изменения носили колебательный характер. Средние показатели содержания минерального и общего фосфора в двух участках были близки, а нитратного и аммонийного азота — значительно различались. В воде обоих участков преобладал нитратный азот, но в первом его на 40% было больше, чем во втором. Аммонийный азот, содержание которого характеризует степень загрязнения водных масс, также был выше на участке 1. Была отмечена более высокая степень загрязнения вод последнего трудно- (в средне- ~на 30% по БО) и легкоокисляемыми (~на 20% по БПК₅) органическими соединениями.

Таблица 2. Средние гидрохимические параметры исследуемых участков мелководий Куйбышевского водохранилища в 2002-2003 гг. (Ratushnyak et al., 2006 а, б)

Показатели	Участок 1			Участок 2		
	$M \pm m$	Мин.	Макс.	$M \pm m$	Мин.	Макс.
O ₂ , мг/л	10.7±0.9	2.2	19.6	7.6±0.8	0.4	16.3
Eh, mV	148.5±10.2	57.0	223.0	130.4±21.4	201.0	313.0
pH	7.3±0.1	6.0	8.7	7.2±0.1	6.4	9.1
Σ мин., г/л*	468.2±15.9	307.6	854.0	248.6±6.2	171.0	414.9
Ca ²⁺ , мг/л	84.7±3.9	40.0	178.0	44.1±1.4	20.8	96.0
Mg ²⁺ , мг/л	20.1±1.7	1.8	40.9	9.3±0.7	1.2	29.2
HCO ₃ ⁻ , мг/л	170.6±3.8	122.0	263.6	136.8±3.5	110.0	276.1
SO ₄ ²⁻ , мг/л	165.4±8.3	21.0	377.0	54.3±2.6	15.8	99.9
Cl ⁻ , мг/л	39.9±1.2	24.8	59.6	22.7±0.9	15.6	46.8
БО, мгО/л	33.9±2.6	14.3	92.8	24.0±2.3	3.1	78.0
ПО, мгО/л	12.2±0.9	1.7	28.8	11.5±0.5	6.7	20.4
БПК ₅ , гО/л	5.9±0.6	0.9	11.5	4.8±0.8	0.5	18.6
P _{общ} , мг/л	0.28±0.03	0.07	0.59	0.29±0.04	0.05	0.74
PO ₄ ³⁻ , мг/л	0.09±0.01	0.003	0.46	0.10±0.02	0.001	0.80
NO ₃ ⁻ , мг/л	1.88±0.22	0.10	7.86	1.15±0.11	0.11	3.60
NO ₂ ⁻ , мг/л	0.09±0.02	0.003	0.69	0.07±0.02	0.001	1.25
NH ₄ ⁺ , мг/л	0.67±0.10	0.02	5.34	0.49±0.04	0.02	1.48
Cd, мкг/л	1.15±0.27	0.01	7.50	1.0±0.2	0.1	4.6
Pb, мкг/л	11.6±2.1	0.1	48.0	9.3±1.6	0.2	31.5
Cu, мкг/л	6.4±0.7	0.5	29.5	5.8±0.5	0.5	16.1
Co, мкг/л	7.9±0.6	0.7	14.3	6.3±0.5	0.9	14.2
Ni, мкг/л	12.5±0.9	1.0	19.7	10.8±0.8	0.5	19.9
Zn, мкг/л	17.8±1.7	1.1	42.6	17.9±2.5	0.9	67.1
Cr, мкг/л	4.9±0.7	1.5	9.5	3.4±0.5	1.7	8.1
Mn, мкг/л	89.4±29.3	3.5	1198.0	114.6±35.7	6.0	1176.0
Fe, мкг/л	239.0±47.4	1.0	1344.0	209.5±42.7	22.5	1555.0

Выявленные превышения содержания минеральных, органических и биогенных веществ на первом участке по сравнению со вторым обусловлены поступлением загрязненных промышленно-бытовых сточных вод с очистных сооружений г. Казань, расположенных выше по течению. Их характерные ингредиенты — сульфаты, хлориды, тяжелые металлы (Степанова, 1999).

Концентрация растворенного кислорода в воде двух исследуемых участков характеризовалась отрицательной корреляционной связью с содержанием ОВ. Концентрация кислорода на участке 1 оставалась постоянно выше, чем на более чистом участке 2 (рис. 4).

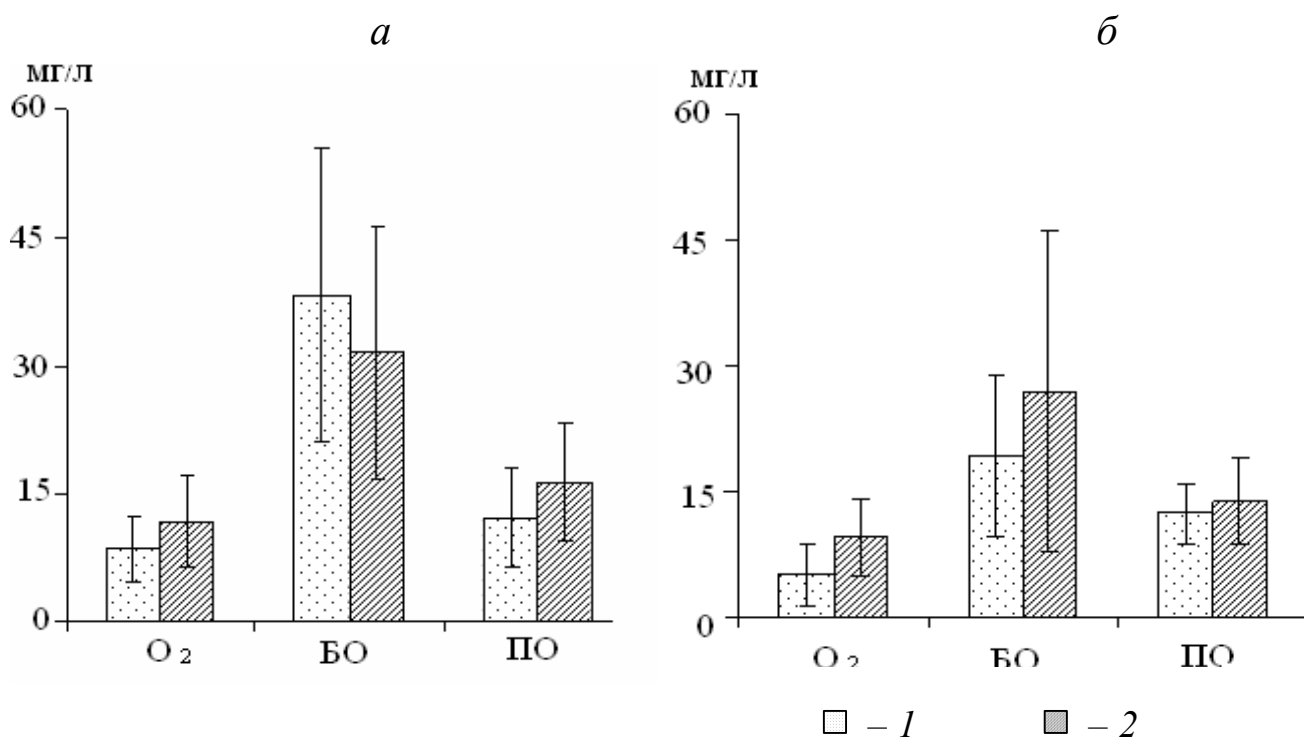


Рис. 4. Средние сезонные значения концентрации растворенного кислорода и ОВ (мг/л), величины бихроматной окисляемости (БО) в воде исследуемых участков Куйбышевского водохранилища: *a* — участок 1, *б* — участок 2; 1 — 2002 г., 2 — 2003 г. (по: Ratushnyak et al., 2006 а).

Значимые корреляционные связи между содержанием в поверхностных слоях кислорода и органических веществ (по величине БО, ПО, БПК₅) не выявлены. Вероятно, причину подобного распределения следует искать в продукционно-деструкционных особенностях данных участков. Результаты интегральной оценки качества воды участков 1 и 2 на основе среднего рангового показателя приведены в табл. 3.

Таблица 3. Оценка качества воды исследуемых участков мелководий Куйбышевского водохранилища по эколого-санитарной классификации (Ratushnyak et al., 2006 a)

Участки	Значение показателя	Средний ранговый показатель	Разряд качества воды	Зона сапробности	Класс качества воды
1	Минимальные	2.1	2а — очень чистая	β -олигосапробная	2 — чистая
	Преобладающие	5.8	4а — умеренно загрязненная	α -мезосапробная	4 — загрязненная
	Максимальные	8.2	5а — весьма грязная	β -полисапробная	5 — грязная
2	Минимальные	3.0	2б — вполне чистая	α -олигосапробная	2 — чистая
	Преобладающие	5.3	3б — слабо загрязненная	β -мезосапробная	3 — удовлетворительной чистоты
	Максимальные	8.3	5а — весьма грязная	β -полисапробная	5 — грязная

Полученные результаты свидетельствуют об отличии сравниваемых участков только по преобладающим показателям: участок 1 относился к α -мезосапробной зоне, 4 классу качества воды — «загрязненная», а участок 2 — к β -мезосапробной зоне, 3 классу качества воды — «удовлетворительной чистоты».

3.3. Отбор и камеральная обработка проб

Отбор и камеральную обработку проб фитопланктона осуществляли согласно общепринятым методам (Методика..., 1975; Водоросли, 1989). Пробы фитопланктона отбирали батометром Молчанова. Все количественные пробы объемом 0.5 л фиксировали 4% раствором формалина. Качественные пробы отбирали малой сетью Апштейна (мельничное сито № 73), фильтруя 50–100 л воды. Фиксированные пробы концентрировали в 2 этапа осадочным методом до 20–30 мл. Объем отобранного материала представлен в табл. 4.

Таблица 4. Количество проб фитопланктона, собранных в 1988–1993, 1999 и 2002–2005 гг. на мелководьях Волжского и Волжско-Камского плесов

Годы	Количественные	Качественные
1988	20	20
1989	126	126
1990	86	86
1991	31	31
1992	59	44
1993	31	31
1999	30	30
2002	59	59
2003	–	54
2004	16	16
2005	6	6
Всего:	464	503

Изучение водорослей в живом состоянии проводили с применением вишневого клея, туши, витальных красителей и изотонического раствора. При определении таксономической принадлежности каждого вида использовали микроскоп LABOVAL-4 (Цейсс, ЙЕНА), определители пресноводных водорослей (Голлербах, Полянский, 1951; Забелина и др., 1951; Киселев, 1954; Матвиенко, 1954; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева и др., 1959; Косинская, 1960; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Голлербах и др., 1963; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Диатомовые ..., 1988, 1992; Генкал, 1992). Для определения хлорококковых водорослей использовалась определитель П.М. Царенко (1990); диатомовых водорослей — серию определителей Крамера и Ланге-Берталота (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1988, 1991 а, 1991 б). Подсчет организмов производили по общепринятой методике в камере Горяева. Для точного учета видового состава и обнаружения редких видов после трехкратного подсчета численности дополнительно проводили просмотр осадка.

Для каждого вида водорослей вычисляли индивидуальный объем клетки стереометрическим методом. За счетную единицу принимали клетку, за удельный вес водорослей — единицу. Для определения биомассы использовали счетно-объемный метод. В каждой пробе находили средний объем клеток для каждого вида водорослей. Для этого

измеряли не менее 20 экз. Для единично встречающихся форм использовали их индивидуальные размеры, измеренные в каждой пробе. Численность выражали в млн. кл./л, биомассу — в мг/л. Для количественного и качественного учета монадных и амебоидных форм, разрушающихся или деформирующихся при фиксации, пробы (в зависимости от плотности планктона) фильтровали через мембранный фильтр размерами пор 0.46 мкм и изучали в живом состоянии. При отборе проб измеряли температуру воды и прозрачность по диску Секки. За весь период исследований регистрировали метеоусловия и гидрологические особенности водохранилища (уровень воды, погодные условия).

3.4. Индексы и статистическая обработка данных

Для характеристики структурных показателей сообществ фитопланктона изучали динамику общего видового богатства (общее число видов, разновидностей и форм), относительное видовое богатство (доля определенной таксономической группы водорослей в фитопланктоне, видовое богатство по Маргалефу) (Садчиков, 2003). Доминирующими в сообществах считали виды с численностью или биомассой большей или равной 10% от общих показателей, субдоминирующими — 5–10%. Доминирующие комплексы выделены на основе функции рангового распределения по численности (n_i/N) и биомассе (b_i/B) видов (Федоров и др., 1977).

При анализе флористического состава фитопланктона и сравнении 2-х участков, а также между разными годами рассчитывали коэффициенты видового сходства по формулам Чекановского-Сьеренсена, Жаккара (Садчиков, 2003). Для характеристики структуры и динамики фитопланктона использовали относительные значения биомассы и численности водорослей. Выявляли размерно-весовую и пространственную структуру, динамику общей численности и биомассы.

Для каждой пробы вычисляли индекс трофности (ITS) по блоку Милиуса по формуле $I_b = 44.87 + 23.22 \cdot \log B$ (Миллиус и др., 1979; Андроникова, 1993). Для определения степени сапробности водоемов рассчитывали индекс сапробности (S) Пантле и Букка в модификации Сладечека (Sladecék, 1973).

Для оценки структуры и выравненности сообществ применяли информационный индекс Шеннона-Уивера, рассчитанный по биомассе и численности видов (Shannon, Weaver, 1963; по Песенко, 1982).

Для оценки сложности структуры фитопланктонного сообщества использовали индекс ценотической значимости (ИЦЗ) и расчетные

коэффициенты, полученные на его основе (Методические ..., 1984; Рогозин, 2000; Снитько, Рогозин, 2002). Для всех видов определяли частоту встречаемости, среднюю численность и биомассу за весь период исследований, а затем вычисляли индекс ценотической значимости (или индекс доминирования)

Величины ИЦЗ вычисляли по формуле: $I = p\sqrt{B}$, где p – встречаемость вида за период исследований, % (отношение числа проб, в которых встречен данный вид, к общему числу проб, взятых в водоеме), B – его среднегодовая биомасса, мг/л (Методика. ..., 1975).

После ранжирования видовых списков по убыванию величины ИЦЗ для каждого исследованного биотопа, были получены кривые доминирования, позволяющие в определенной степени судить о роли любого вида в фитопланктонном ценозе (Рогозин, 2000). Полученные кривые описываются экспоненциальными уравнениями вида: $y = ae^{-bx}$, где константа « a » определяет наклон кривой (коэффициент детерминации $R^2 = 0.87-1.00$). Чем резче выражено доминирование, тем круче наклон кривой, и, следовательно, больше величина константы « a ». Ее можно считать вполне объективным критерием выраженности доминирования в ценозе и показателем сложности структуры сообщества (Рогозин, 2000).

Коэффициент структурированности ($KС$) рассчитывали в виде обратной величины константы « a » (показателю доминирования): $KС = 1/a \times 100\%$. Чем больше величина $KС$, тем сложнее структура сообщества. Также находили ИЦЗ видов-супердоминантов ($ИЦЗ_{max}$) как индикаторные параметры при определении трофического типа биотопов. Для этой же цели применяли суммарную ценотическую значимость ($\sum ИЦЗ$) всех видов, входящих в фитопланктонное сообщество.

Статистическую обработку данных выполняли с использованием параметрических (критерий Стьюдента, средняя арифметическая и ее стандартная ошибка) и непараметрических критериев (Вилкоксон-тест, ранговая корреляция Спирмена). Для оценки достоверности различий в таксономическом разнообразии и количественных показателей сообществ фитопланктона между факторами – двумя участками (1 и 2) и биотопами (заросли макрофитов и открытые мелководья), использовали способ множественных повторных сравнений ($ANOVA$; $Tukey HSD$ тест). Перед обработкой в $ANOVA$ данные преобразовывали в нормальное распределение с использованием функции $Log_{10}(x+1)$ (Боровиков, Боровиков, 1998; Компьютерные ..., 2002, 2003 и др.).

4. СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОПЛАНКТОНА ПРИБРЕЖНЫХ МЕЛКОВОДИЙ

4.1. Состав и эколого-флористическая характеристика

За период наблюдений (1988–1990 и 2002–2005 гг.) в фитопланктоне исследованных участков было обнаружено 336 таксонов (Приложение), в том числе 323 вида из 8 отделов. Данные по таксономической структуре фитопланктона приведены в табл. 5 и 6.

Таблица 5. Количество таксонов в отдельных группах фитопланктона мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов

Отделы	Класс	Порядок	Семейство	Род	Вид
Cyanophyta	2	3	11	18	39
Cryptophyta	1	1	1	3	7
Dinophyta	1	2	4	6	12
Chrysophyta	1	2	5	10	22
Bacillariophyta	2	5	17	33	85
Xanthophyta	2	2	3	9	14
Euglenophyta	1	1	1	7	25
Chlorophyta	3	5	21	58	119
Всего	13	21	63	144	323

Наибольшее количество таксонов рангом порядок выявлено в отделах зеленых и диатомовых водорослей. По видовому разнообразию преобладают диатомовые (26.2%) и зеленые (36.8%) водоросли. Другие группы менее разнообразны: сине-зеленые — 12.1%, эвгленовые — 7.8%, золотистые — 6.9%, желтозеленые — 4.4%, динофитовые — 3.7% и криптофитовые — 2.2%.

Наиболее высокое видовое разнообразие характерно для родов сине-зеленых водорослей: *Oscillatoria*, *Merismopedia*, *Anabaena*, криптофитовых: *Cryptomonas*, диатомовых: *Navicula*, *Stephanodiscus*, *Pinnularia*, *Aulacoseira*, *Nitzschia*, *Diatoma*, динофитовых: *Peridinium*, эвгленовых: *Trachelomonas*, *Euglena*, *Phacus* и зеленых: *Chlamydomonas*, *Tetraedron*, *Scenedesmus*, *Cosmarium*, *Closterium*.

Таблица 6. Основные систематические группы отделов водорослей мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов

Отделы	Класс	Порядок
Cyanophyta	Chroococcophyceae	<i>Chroococcales</i>
	Hormogoniophyceae	<i>Oscillatoriales</i>
		<i>Nostocales</i>
Cryptophyta	Cryptophyceae	<i>Cryptomonadales</i>
Dinophyta	Dinophyceae	<i>Gymnodiniales</i>
		<i>Peridinales</i>
Chrysophyta	Chrysophyceae	<i>Chromulinales</i>
		<i>Ochromonadales</i>
Bacillariophyta	Centrophyceae	<i>Thalassiosirales</i>
		<i>Melosirales</i>
		<i>Aulacoseirales</i>
	Pennatophyceae	<i>Araphales</i>
<i>Raphales</i>		
Xanthophyta	Xanthococophyceae	<i>Heterococcales</i>
	Xanthosiphonophyceae	<i>Botrydiales</i>
Euglenophyta	Euglenophyceae	<i>Euglenales</i>
Chlorophyta	Volvocophyceae	<i>Tetraselmidales</i>
		<i>Chlamydomonadales</i>
		<i>Volvocales</i>
	Protococcophyceae	<i>Chlorococcales</i>
	Conjugatophyceae	<i>Desmidiiales</i>

Водоросли исследованных участков мелководий представлены несколькими экологическими группами, различающимися по видовому составу, условиям произрастания, динамике развития и т. д., и включают в себя водорослей фитопланктона, эпипелона, эпифитона и свободно плавающие нити или скопления нитчатых водорослей. Микрорастительность прибрежных мелководий состоит из этих четырех элементов, распространение и видовой состав которых постоянно меняются. Водоросли эпипелона (в зоне контакта вода-дно) включают главным образом три таксономические группы: сине-зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли. Эпифитон, формируемый на живых или отмерших высших водных растениях, состоит из диатомовых, нитчатых

сине-зеленых, зеленых десмидиевых и улотриковых водорослей. Также многочисленны свободно плавающие, истинно фитопланктонные хлорококковые, сине-зеленые и диатомовые водоросли.

Объектом данных исследований был, главным образом, фитопланктон толщи воды, который в основном представлен метафитоном. В начальный период формирования литорального сообщества фитопланктона преобладают виды водорослей с широким экологическим спектром, способные обитать также в составе планктона и бентоса. Это быстро растущие водоросли, характерные для всей акватории водохранилища, с большим отношением поверхности к объему клеток водорослей, соответственно, имеющие незначительные размеры клеток. В основном это виды нитчатых центрических и пеннатных диатомей, хлорококковые водоросли. Наиболее высоким видовым разнообразием отличаются роды *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Scenedesmus*. Однако уже в начале вегетационного сезона с началом роста макрофитов к ним присоединяются виды эпипелона и эпифитона (крупные виды, имеющие гетерополярное строение клеток или колоний, часто сопряженное способностью к подвижности). Это виды диатомовых *Caloneis amphibaena*, *Nitzschia sigmoidea*, *N. vermicularis*, *Gyrosigma acuminatum*, *Cymatopleura elliptica*, *C. solea*, *Cymbella* sp., *Cocconeus placentula*, *Rhoicosphenia abbreviata*, сине-зеленые водоросли рода *Oscillatoria*, обрывки зеленых нитчатых и десмидиевых водорослей. Качественный состав фитопланктона в зарослях в значительной мере зависит от развития погруженных макрофитов и нитчатых водорослей, а также от гидрологических и погодных условий.

4.2. Особенности формирования структуры фитопланктона в различных биотопах мелководий

Для выяснения особенностей структуры в различных биотопах мелководий Куйбышевского водохранилища фитопланктон изучали в зарослях рогоза узколистного – *Typha angustifolia*, тростника обыкновенного – *Phragmites australis* и на участках открытой воды (без зарослей). Исследования проводили в 2002–2005 гг. в двух мелководных заливах Волжского (участок 1) и Волжско-Камского (участок 2) плесов Куйбышевского водохранилища, различающихся между собой по степени антропогенного воздействия и другими условиями (см. гл. 2. 3; табл. 7).

Фитопланктон в зарослях макрофитов характеризуется более высоким таксономическим богатством по сравнению с открытыми участками (рис. 5, табл. 8, 9).

Таблица 7. Комплексная оценка качества воды исследуемых участков по показателям фитопланктона (2002–2005 гг.)

Показатели	Участок 1			Участок 2	
	рогоз	тростник	без зарослей	рогоз	без зарослей
Трофность	81.4	80.4	82.2	73.4	69.5
	гиперэвтрофный			эвтрофный	
Сапробность	1.80	1.74	1.47	1.73	1.78
	β-мезосапробная зона				
Качество воды	III класс				
	умеренно-загрязненная				

Рассматриваемые биотопы также различаются соотношением количества выявленных таксонов в разных систематических группах. Так, в зарослях возрастает разнообразие вольвоксовых и десмидиевых, диатомовых и эвгленовых водорослей. Например, число видов зеленых водорослей в зарослях рогоза закономерно возрастает к берегу ($p < 0.02$). Причем видовой состав фитопланктона зарослей рогоза и тростника отличаются незначительно. На открытых мелководьях преобладают сине-зеленые и хлорококковые водоросли.

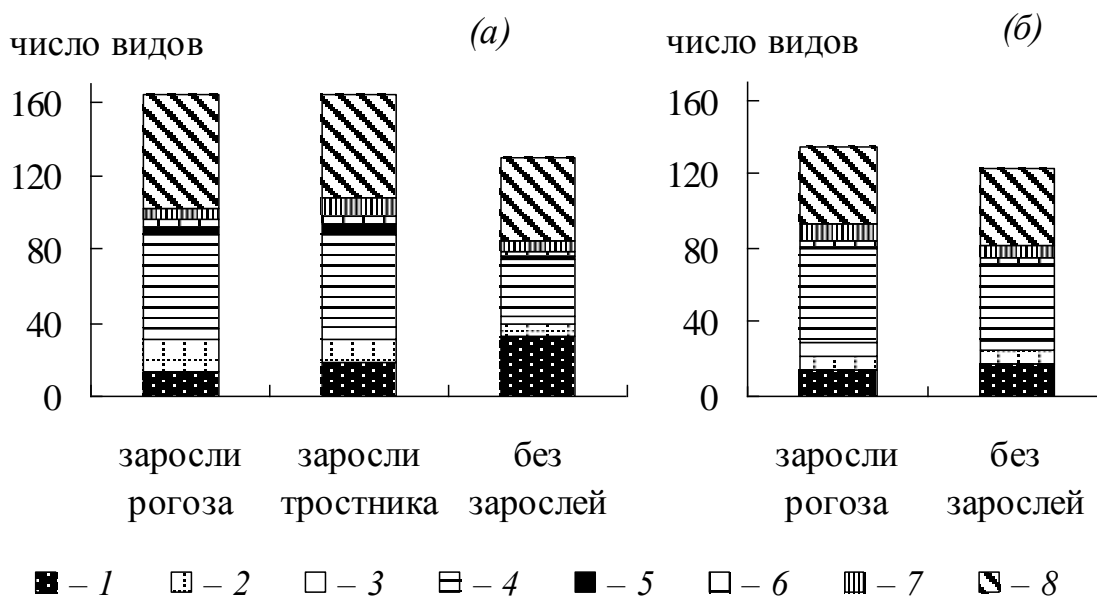


Рис. 5. Количество таксонов фитопланктона в различных биотопах двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2005 гг.): *a* — участок 1, *б* — участок 2; 1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые водоросли.

Таблица 8. Количество таксонов фитопланктона в различных биотопах двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2005 гг.)

Группы	Участок 1			Участок 2	
	заросли рогоза	заросли тростника	без зарослей	заросли рогоза	без зарослей
Сине-зеленые	14	19	32	14	18
Эвгленовые	17	12	8	8	7
Динофитовы	6	7	4	7	5
Диатомовые	51	50	30	51	40
Желтозелены	4	6	2	1	2
Криптофитов	4	4	2	3	3
Золотистые	6	9	7	9	7
Зеленые	62	57	44	42	41
Всего:	164	164	129	135	123

Таблица 9. Среднее количество видов (вид/ проба) в отдельных систематических группах фитопланктона различных биотопов двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2003 гг.)

Группы	Участок 1			Участок 2	
	рогоз	тростник	без зарослей	рогоз	без зарослей
Сине-зеленые	5.2±0.7	5.2±0.5	4.8±0.7	3.4±0.5	3.9±0.4
Эвгленовые	3.8±0.6	3.5±0.5	3.3±0.9	3.1±0.4	1.9±0.4
Динофитовые	1.4±0.2	1.4±0.2	1.8±0.4	1.4±0.2	1.3±0.2
Диатомовые	17.3±1.7	16.6±1.7	10.6±1.1	19.6±1.3	7.1±1.4
Желтозеленые	1.5±0.3	1.0±0.0	1.0±0.0	0.0±0.0	1.0±0.0
Криптофитовые	1.3±0.3	1.5±0.5	1.8±0.2	2.0±0.0	2.0±0.0
Золотистые	1.2±0.2	1.3±0.2	1.8±0.4	2.3±0.8	2.3±0.9
Зеленые	18.6±2.4	21.6±2.2	17.6±2.9	11.1±1.6	8.1±1.4
Всего:	50.3±4.1	52.1±3.8	42.7±4.4	42.9±2.2	27.6±2.2

Видовой состав фитопланктона в значительной мере зависит от таких факторов, как физико-географические характеристики рассматриваемых участков, морфологии берега, характера и степени антропогенного воздействия. Наибольшие показатели качественных и количественных характеристик водорослей фитопланктона наблюдаются на участке с замедленным течением, защищенными берегами и подверженному антропогенному загрязнению в районе н.п. Победилово (участок 1; $p < 0.04$). На этом участке в зарослях макрофитов зеленые и диатомовые водоросли образуют 37 и 31% общего количества видов соответственно. На долю эвгленовых приходится 9 %, сине-зеленых — 11% общего числа видов. В открытой части увеличивается доля сине-зеленых водорослей до 25%. Зеленые составляют 34% общего числа видов, диатомовые — 23% и эвгленовые водоросли — 6%. Коэффициент видового сходства на этом участке между открытым мелководьем и зарослями макрофитов невысок — 42.3–45.7% (табл. 10).

Таблица 10. Значения коэффициента сходства Чекановского-Сьеренсена по фитопланктону в различных биотопах двух участков Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2003 гг.)

Участки, биотопы		Участок 1			Участок 2	
		заросль рогоза	заросль тростника	без зарослей	заросль рогоза	без зарослей
1	заросль рогоза		57.3	45.7	60.9	56.5
	заросль тростника			42.3	52.8	53.7
	без зарослей				45.0	54.0
2	заросль рогоза без зарослей					59.7

Участок 2 (Саралинский) менее благоприятен для развития многих перифитонных видов в силу ряда обстоятельств. Этот участок со слабо изрезанностью береговой линии расположен в зоне интенсивной ветровой деятельности и динамикой водных масс.

Как в зарослях, так и в открытой части по количеству видов преобладают диатомовые (32–38% от общего числа) и зеленые (31–33%).

Эвгленовых водорослей обнаружено 6% во всех исследованных станциях этого участка. Видовой состав водорослей и их соотношение в зарослях и открытых мелководий более схожи; коэффициент видового сходства составляет 59.7%.

Большинство видов фитопланктона обследованных биотопов — широко распространенные обитатели водоемов умеренных широт. Сравнение сходства фитопланктонных сообществ между собой по Чекановскому-Сьеренсену позволяет заключить, что фитопланктон зарослей макрофитов 1-го и 2-го участков по видовому составу близки (57.3–60.9%; табл. 10). Открытые мелководья (без зарослей) двух участков также схожи по видовому составу (54.8%). Таким образом, главные различия фитопланктонных сообществ рассматриваемых биотопов наблюдаются не в видовом составе, а в структуре доминирования отдельных видов водорослей. Особенности организации фитопланктонных сообществ также связаны с трофическим типом участков водохранилища и отражают определенные стадии эвтрофирования.

Рядом авторов показано (Шмальгаузен, 1968; Hurlbert, 1971; Goodman, 1975; Свирежев, 1978; Мэгарран, 1992; Рогозин, 2000), что такие индикаторные показатели, как коэффициент структурированности, индекс ценотической значимости вида-доминанта, суммарная ценотическая значимость фитопланктонного сообщества, тесно связана с трофическим статусом водоема, а их чувствительность к структурным изменениям сообщества выше, чем у индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера.

Для оценки сложности структуры фитопланктонного сообщества нами также были использованы индекс ценотической значимости (*ИЦЗ*) и расчетные коэффициенты, полученные на его основе (Методика..., 1975; Методические..., 1984; Рогозин, 2000). Для всех видов были определены частота встречаемости, средняя численность и биомасса за весь период исследований, а затем вычислены *ИЦЗ*. После ранжирования видовых списков по убыванию величины *ИЦЗ* для каждого исследованного биотопа, были получены кривые доминирования (рис. 6), позволяющие в определенной степени судить о роли любого вида в фитопланктонном ценозе.

Полученные кривые наглядно отражают степень доминирования, выравненность видов сообщества по «значимости» в ценозе, т.е. сложность структуры и разнообразие сообщества. В табл. 11 приведены

величины показателя доминирования — константы « a », рассчитанные для каждого из исследованных биотопов.

Показатель доминирования повышается с ростом трофности вод, так как в ходе изменений водной среды от мезо-олиготрофных к мезо-эвтрофным наблюдается упрощение структуры фитопланктона, возрастает доминирование отдельных видов. Зависимость между ним и трофическим статусом (TSI) статистически достоверна ($r = 0.75$ при $p < 0.05$).

Таблица 11. Индексы структурированности фитопланктона исследованных участков и биотопов мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов

Участки, биотопы		КС	a	ИЦЗ _{max}	∑ ИЦЗ	Индекс разнообразия	
						$H(N)$	$H(B)$
1 (2002 г.)	заросль рогоза	0.2	427.7	192.1	2289.2	2.5	3.4
	заросль тростника	0.2	447.0	218.6	2378.8	2.2	3.2
1 (2004 г.)	заросль рогоза	0.2	441.6	359.7	2693.7	2.9	3.1
	без зарослей	0.2	554.3	363.6	2254.3	3.0	3.0
2 (2002 г.)	заросль рогоза	0.3	290.3	192.3	1463.8	2.9	2.8
	без зарослей	0.3	315.6	187.3	1130.8	2.2	2.7

Примечание: КС — коэффициент структурированности; a — показатель доминирования, коэффициент в формуле экспоненциальной зависимости $y = ae^x$, которой подчиняется распределение ИЦЗ по биомассе видов фитопланктона; ИЦЗ_{max} — максимальное значение индекса ценотической значимости (доминирующего вида); ∑ИЦЗ — сумма индексов ценотической значимости всех видов фитопланктона биотопов; $H(N)$, $H(B)$ — индексы видового разнообразия Шеннона-Уивера, рассчитанные по численности и биомассе видов (см. главу 3).

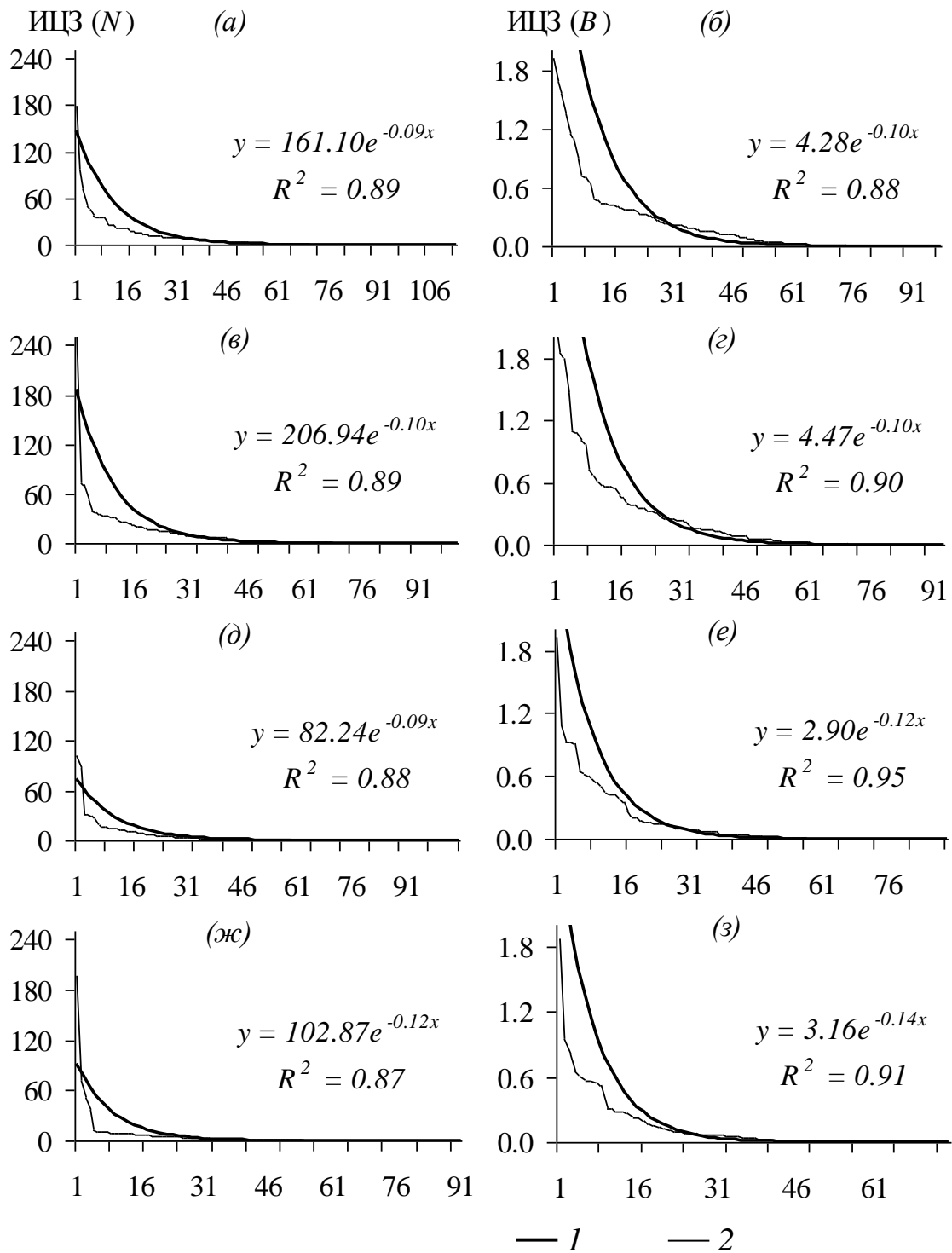


Рис. 6. Кривые доминирования фитопланктонных сообществ (1): (ИЦЗ (N) — по численности, ИЦЗ (B) — по биомассе) и экспоненциальное распределение ценотической значимости видов (2) двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (а, б — участок 1, заросли рогоза, в, г — участок 1, заросли тростника, д, е — участок 2, заросли рогоза, ж, з — участок 2, открытое мелководье), 2002 г. цифрами по оси абсцисс условно обозначен ранг вида в ряду убывания его обилия.

Коэффициент структурированности ($KС$) (чем больше величина $KС$, тем сложнее структура сообщества), для исследованных биотопов колеблется от 0.2 (участок 1, открытое мелководье) до 0.3 (участок 2, в зарослях). Прибрежные участки водохранилищ, особенно заросшие высшей водной растительностью, характеризуются высоким биологическим разнообразием и интенсивностью процессов продукции и деструкции. В то же время, они наиболее подвержены антропогенному воздействию, т.к. представляют собой зону контакта двух природных комплексов – наземного и водного. Построенные нами кривые доминирования позволяют анализировать структуру альгоценозов исследуемых участков прибрежных мелководий с различной степенью антропогенного загрязнения и сравнить эти участки между собой. В случае изучения фитопланктонных сообществ особенно показательны диаграммы, построенные на ИЦЗ по численности, распределение же по биомассе более равномерно, чем по численности.

Ранговое распределение ценотической значимости видов альгоценоза на участках 1 и 2, рассчитанное по численности, значительно различается (см. рис. 6). Максимальные значения ИЦЗ в зарослях участка 1 в 1.5–2 раза выше по сравнению с участком 2, также высоки значения показателя доминирования и суммарного ИЦЗ. Кривые распределения ИЦЗ участка 2 показывают более равномерное распределение видов сообщества фитопланктона, по сравнению с участком 1, что свидетельствует о значительном усилении степени доминирования в альгоценозе участка 1 по сравнению со 2-м.

Если сравнивать открытое мелководье и заросшие участки, то максимальные значения ИЦЗ по численности в 1.5–2 раза выше на открытых биотопах по сравнению с зарослями, значения показателя доминирования при этом значительно выше для открытых мелководий.

Таким образом, анализ видовой структуры фитопланктонных сообществ ассоциаций зарослей макрофитов, произрастающих на различных по степени антропогенного загрязнения участках прибрежных мелководий Куйбышевского водохранилища, а также участков без высшей водной растительности, показывает, что более выровненное сообщество фитопланктона развивается на участке 2, где антропогенное воздействие сведено к минимуму. Наиболее выровненные и с высоким видовым разнообразием сообщества формируются в зарослях макрофитов. Выявленные различия также свидетельствуют о том, что фитопланктон зарослевых сообществ в условиях загрязнения (участок 1) характеризуется увеличением количественных показателей гетеротрофных организмов и суммарных показателей численности и биомассы по сравнению с участком более высоким качеством воды (табл. 12).

Таблица 12. Руководящие виды в фитопланктоне исследованных биотопов двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов в 2002–2004 гг. (в скобках указан ИЦЗ вида по численности и биомассе)

Участок № 1 (2002 г.)	
Заросли рогоза	Заросли тростника
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (l.) Ralfs. (177.88; 1.55)	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (l.) Ralfs. (253.20; 2.19)
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz. (96.81; 0.89)	<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb. (72.67; 0.67)
<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb. (70.72; 0.65)	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz. (38.10; 0.35)
<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenc. (36.63; 0.35)	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (25.14; 1.86)
<i>Oscillatoria planctonica</i> Wotosz. (49.38; 0.13)	<i>Melosira varians</i> Ag. (34.21; 1.79)
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (25.45 ;1.92)	<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz). W.Sm. (33.70; 0.57)
<i>Melosira varians</i> Ag. (21.11; 1.10)	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (20.05; 1.00)
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (12.44; 0.72)	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Kiitz. (20.24; 0.48)
<i>Fragilaria construens</i> (Ehr.) Grun. (22.28; 0.42)	<i>Aulacoseira islandica</i> o.Mill. (28.34; 0.57)
<i>Aulacoseira islandica</i> o.Mill. (22.00; 0.44)	<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein. (12.29; 1.10)
<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz). W.Sm. (21.62; 0.37)	<i>Euglena viridis</i> Ehr. (10.01; 0.60)
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty.) Stein. (15.53; .36)	<i>Coelastrum proboscideum</i> Bohl. (71.18; 0.57)
<i>Euglena viridis</i> Ehr. (14.50; 0.71)	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen. (51.66; 0.73)
<i>Chlamydomonas</i> sp. (36.31; 1.69)	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W.et.W. (38.56; 0.23)
<i>Pandorina morum</i> (Mill.) Bory. (26.59; 1.15)	<i>Crucigenia rectangularis</i> (A.Br.) Gay. (25.42; 0.39)
<i>Carteria globosa</i> Korschik.(11.12; 0.33)	<i>Chlamydomonas</i> sp. (31.31; 1.46)
<i>Coelastrum proboscideum</i> Bohl. (46.62; 0.39)	<i>Pandorina morum</i> (Mill.) Bory. (15.97; 1.08)
<i>Crucigenia rectangularis</i> (A.Br.) Gay. (37.24; 0.47)	<i>Carteria globosa</i> Korschik. (26.33; 0.32)
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (35.91; 0.48)	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (31.31; 0.45)

Продолжение таблицы 12. Руководящие виды в фитопланктоне исследованных биотопов двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов в 2002–2004 гг. (в скобках указан ИЦЗ вида по численности и биомассе)

Участок № 2 (2002 г.)	
Заросли рогоза	Открытое мелководье
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs. (102.58; 0.93)	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs. (196.56; 1.87)
<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb. (86.73; 0.92)	<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenc. 71.81; 0.81
<i>Melosira varians</i> Ag. (31.85; 1.92)	<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb. (51.14; 0.55)
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kiitz. (31.19; 0.64)	<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz.) W.Sm. (36.91; 0.65)
<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz.) W.Sm. (28.75; 0.50)	<i>Aulacoseira islandica</i> o.Mill. (12.53; 0.29)
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Kiitz. (25.84; 0.60)	<i>Aulacoseira italica</i> (Ehr.) Kiitz. (11.68; 0.27)
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Ralfs. (15.81; 0.54)	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Ralfs. (6.35; 0.22)
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. (18.98; 0,36)	<i>Melosira varians</i> Ag. (9.40; 0.57)
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (14.20; 1.09)	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (11.74; 0.95)
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (15.95; 0.92)	<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kiitz. (10.70; 0.61)
<i>Amphora ovalis</i> Kiitz. (10.04; 0.44)	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (8.91; 0.53)
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. (11.00; 0.62)	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kiitz. (9.83; 0.20)
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty.) Stein emend. Defl. (6.52; 57)	<i>Diatoma vulgare</i> Bory. (9.00; 0.31)
<i>Euglena viridis</i> Ehr. (7.73; 0.38)	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. (5.88; 0.56)
<i>Pandorina morum</i> (Mill.) Bory. (12.65; 0.43)	<i>Amphora ovalis</i> Kiitz. (7.04; 0.31)
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (15.12; 0.21)	<i>Chlamydomonas</i> sp. (5.84; 0.28)
	<i>Navicula cryptocephala</i> Kiitz. (6.56; 0.17)
	<i>Fragilaria construens</i> (Ehr.) Grun. (6.40; 0.12)
	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (9.89; 0.14)

Окончание таблицы 12. Руководящие виды в фитопланктоне исследованных биотопов двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов в 2002–2004 гг. (в скобках указан ИЦЗ вида по численности и биомассе)

Участок № 1 (2004 г.)	
Заросли рогоза	Открытое мелководье
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs. (132.64; 1.97)	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs. (130.82; 1.78)
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (22.36; 3.45)	<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenc. (14.41; 0.36)
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr. (11.23; 1.07)	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun. (35.17; 3.65)
<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (12.99; 1.00)	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz. (12.08; 0.85)
<i>Nitzschia acicularis</i> W.Sm. (15.87; 0.50)	<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz). W.Sm. (30.94; 0.66)
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr. (12.05; 0.43)	<i>Trachelomonas intermedia</i> Dang. (8.71; 0.76)
<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz). W.Sm. (8.52; 0.41)	<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty.) Stein emend. Defl. (6.07; 0.62)
<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. (12.36; 0.75)	<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr. (16.42; 1.06)
<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty) Stein emend. Defl. (34.35; 1.39)	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr. (20.47; 1.25)
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr. (11.29; 1.11)	<i>Chlamydomonas</i> sp. (30.92; 1.31)
<i>Peridinium cinctum</i> (O.F.M.) Ehr. (0.68; 0.63)	<i>Carteria globosa</i> Korschik. (25.48; 1.93)
<i>Chlamydomonas</i> sp. (17.21; 1.09)	<i>Phacotus lenticularis</i> (Ehr.) Stein. (7.05; 0.76)
<i>Pandorina morum</i> (Mill.) Bory. (17.160; 0.86)	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (22.75; 0.40)
<i>Carteria globosa</i> Korschik. (7.83; 2.20)	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. (21.42; 0.46)
<i>Phacotus lenticularis</i> (Ehr.) Stein. (8.45; 0.51)	<i>Crucigenia rectangularis</i> (A.Br.) Gay. (28.66; 0.47)
<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb. (16.68; 0.41)	<i>Coelastrum proboscideum</i> Bohl. (20.04; 0.38)
<i>Didimocystis planctonica</i> Korschikoff. (16.38; 0.58)	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood. (16.69; 0.31)
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood. (8.91; 0.41)	

Обращает на себя внимание очевидное повышение показателя доминирования с ростом трофности воды, упрощение структуры фитопланктона и усиление доминирования отдельных видов. Также в сообществах фитопланктона происходит увеличение количества доминирующих видов от открытого мелководья к зарослям макрофитов.

В гидробиологии существует общепринятая гипотеза о закономерном упрощении сообществ с ростом продуктивности водоемов. Также в литературе указывается, что уменьшение числа доминирующих видов, например в озерах, происходит при повышении уровня трофности (Андроникова, 1988, 1996) или степени загрязнения водоема (Вандыш, 2004).

Считается (Levins, 1968; Одум, 1986), что неопределенность среды ограничивает специализацию видов, а сообщества в нестабильных условиях могут быть только очень слабо организованными. В нашем случае на открытых мелководьях условия среды менее стабильны, чем в зарослях макрофитов, что обусловлено динамикой водных масс водохранилища (ветровое и волновое действие, перемешивание, сгонные и нагонные явления). В зарослях макрофитов формируется более сбалансированное и организованное сообщество фитопланктона. Средние значения индекса видового разнообразия Шеннона на исследуемых биотопах различаются очень незначительно и, соответственно, мало информативны.

Максимальные количественные показатели фитопланктона характерны для мелководий загрязненного и слабо проточного участка 1. Средняя численность и биомасса фитопланктона в вегетационные сезоны 2002 и 2004 гг. там составили 104.5 млн. кл./л и 58.53 мг/л. Они превышают показатели 2-го участка 1.8 раза по численности и 3.2 раза по биомассе. Общие численность и биомасса водорослей в зарослях рогоза, тростника и открытой литорали 1-го участка почти не отличаются (табл. 13–14, рис. 7–9).

Следует отметить, что на участке 1 (Победилово) ценоз рогоза узколистного представлен обобщенным ценозом, где содоминантом в рогозовом сообществе выступает многокоренник (*Spirodela polyrhiza* (L.) Schleiden.). На более проточном и более высоком по качеству воды участка 2 (Саралинский), ценоз рогоза узколистного более однороден.

Таблица 13. Средняя численность (млн. кл./л) отдельных систематических групп в различных биотопах двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2004 гг.)

Группа	Участок 1 (2002 г.)		Участок 1 (2004 г.)		Участок 2 (2002 г.)	
	рогоз	тростник	рогоз	без зарослей	рогоз	без зарослей
Сине-зеленые	66.2±16.2	74.6±17.9	79.2±30.2	71.7±27.2	48.8±33.0	47.2±17.0
Эвгленовые	1.0±0.3	0.7±0.2	2.2±1.8	1.0±0.6	0.4±0.1	0.1±0.0
Динофитовые	0.8±0.1	0.1±0.1	0.2±0.1	0.2±0.1	0.1±0.0	0.0±0.0
Диатомовые	7.7±2.0	7.5±1.8	12.4±3.4	7.8±1.4	6.7±1.1	4.4±0.9
Желтозеленые	0.1±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0
Криптофитовы	0.0±0.0	0.0±0.0	0.5±0.2	0.9±0.3	0.1±0.0	0.2±0.1
Золотистые	0.1±0.1	0.1±0.1	0.4±0.2	1.2±0.5	0.1±0.1	0.1±0.1
Зеленые	19.3±5.7	20.5±6.8	15.0±3.6	21.6±9.9	2.4±0.7	2.2±0.6
Всего	95.2±20.2	103.5±19.0	110.0±33.1	104.4±32.1	58.7±32.1	54.2±16.1

Таблица 14. Средняя биомасса (мг/л) отдельных систематических групп в различных биотопах двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов (2002–2004 гг.)

Группа	Участок 1 (2002 г.)		Участок 1 (2004 г.)		Участок 2 (2002 г.)	
	рогоз	тростник	рогоз	без зарослей	рогоз	без зарослей
Сине-зеленые	5.8±1.7	6.0±1.6	4.7±2.0	3.9±1.4	4.7±3.5	4.2±1.6
Эвгленовые	7.7±2.9	2.8±0.8	15.7±13.2	5.2±4.1	1.6±0.5	0.3±0.1
Динофитовые	1.3±0.5	1.7±0.8	2.5±1.5	2.9±1.2	0.4±0.2	0.2±0.1
Диатомовые	13.1±4.5	12.5±3.3	23.2±5.5	18.6±3.8	9.6±1.9	5.2±1.1
Желтозеленые	0.1±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0
Криптофитовые	0.1±0.0	0.0±0.0	1.1±0.5	1.5±0.3	0.1±0.0	0.2±0.1
Золотистые	0.1±0.0	0.1±0.1	0.2±0.1	0.5±0.4	0.1±0.1	0.1±0.0
Зеленые	33.1±15.0	30.3±15.4	17.0±7.6	22.5±9.5	5.8±3.9	4.5±3.7
Всего	61.3±14.9	53.4±14.6	64.5±19.8	55.1±14.5	22.4±4.5	14.7±3.5

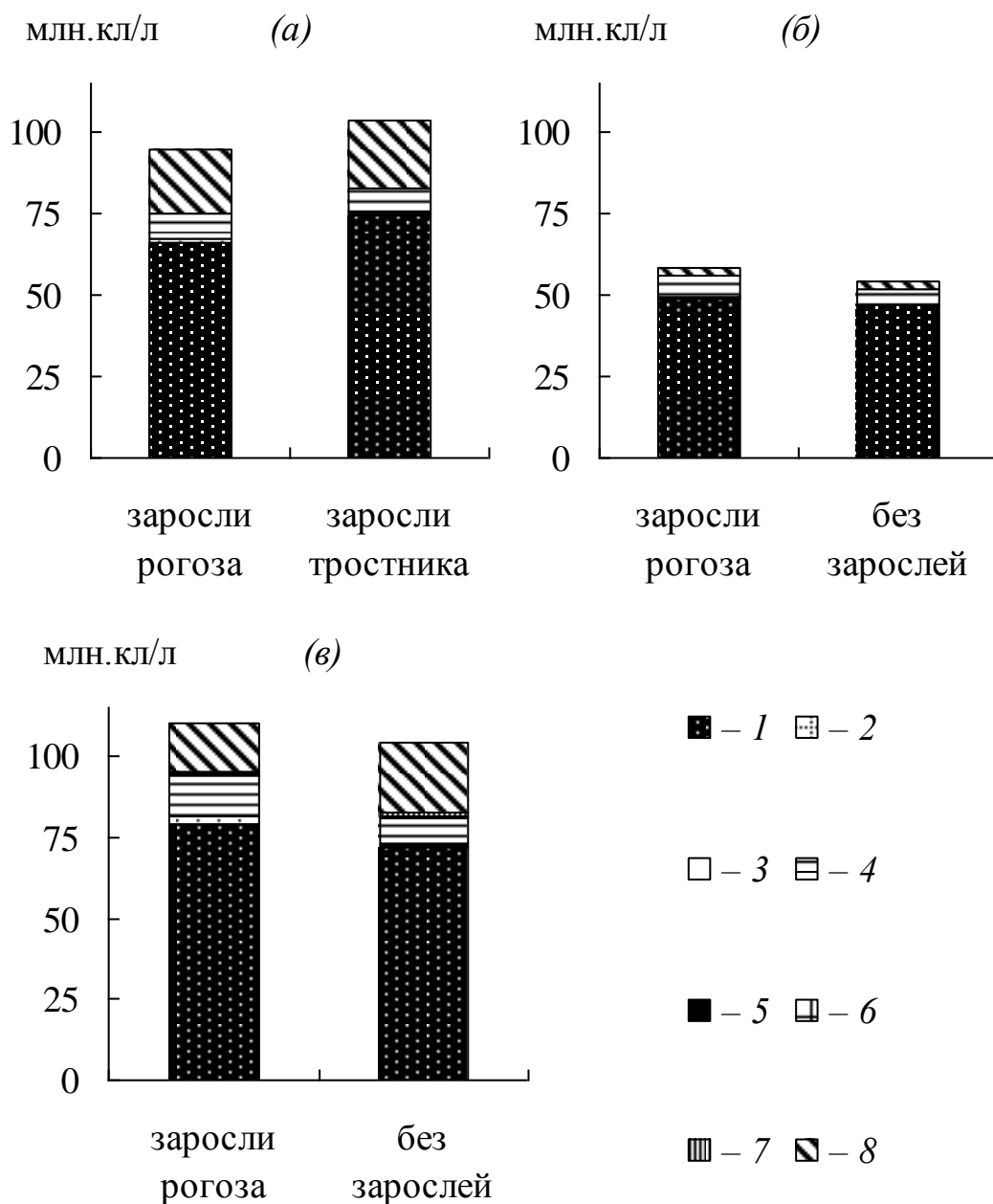


Рис. 7. Средняя численность (млн.кл./л) фитопланктона двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов:

a – участок 1, 2002 г.; *б* – участок 2, 2002 г.; *в* – участок 1, 2004 г.;
 1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые,
 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

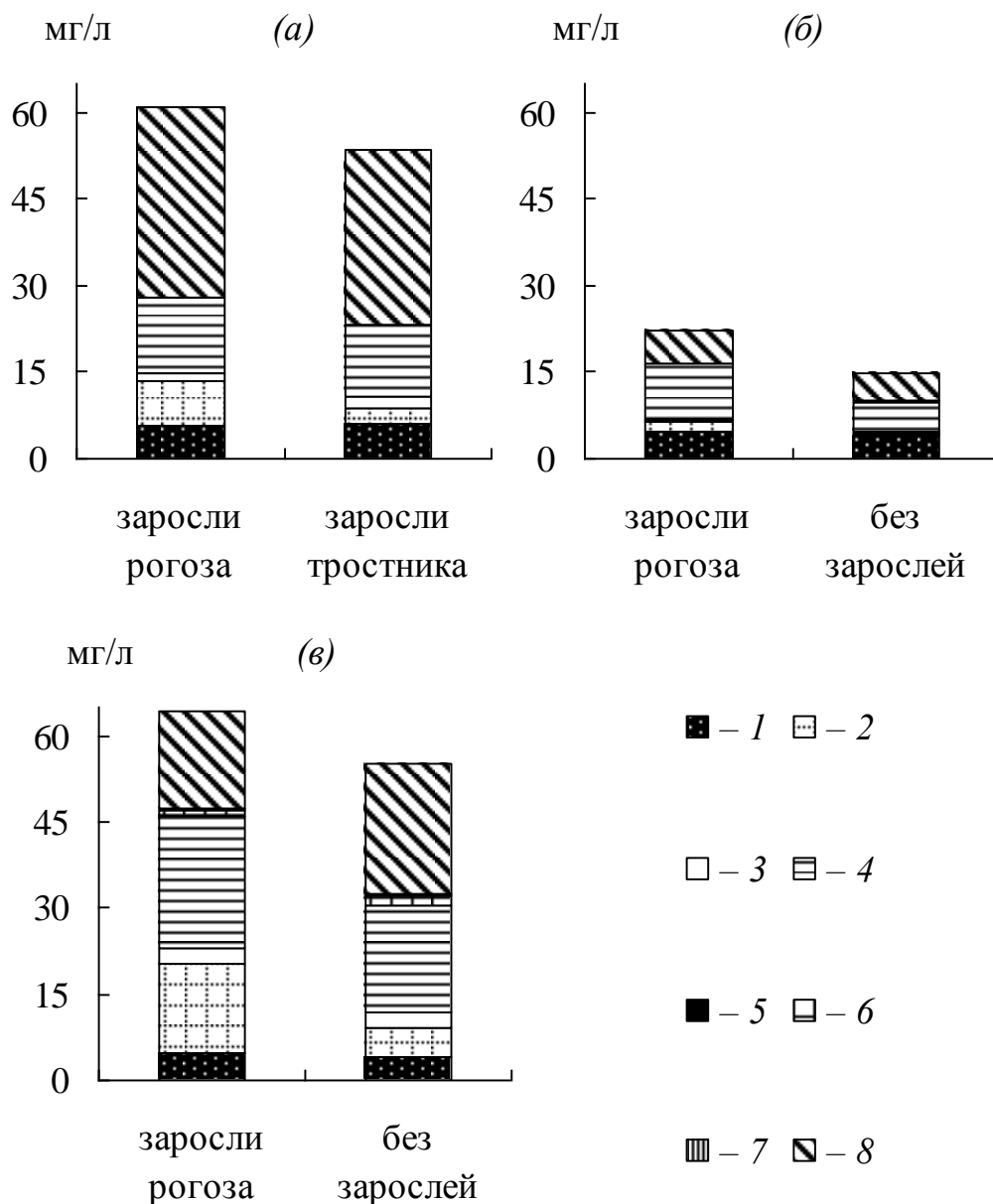
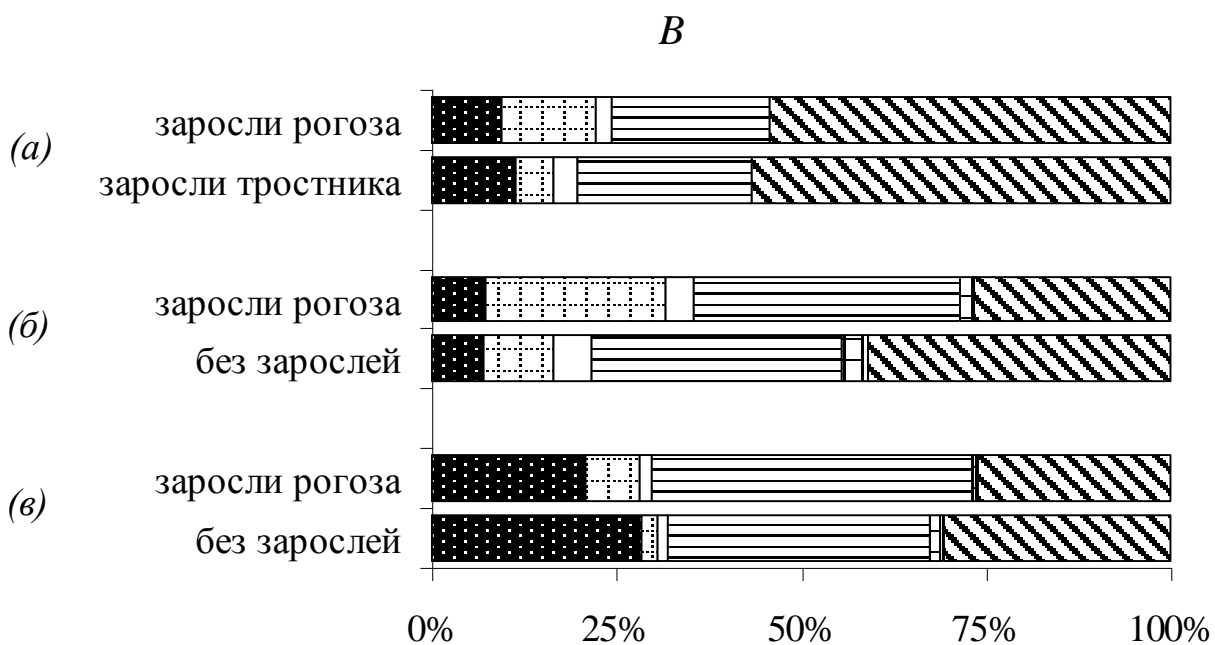
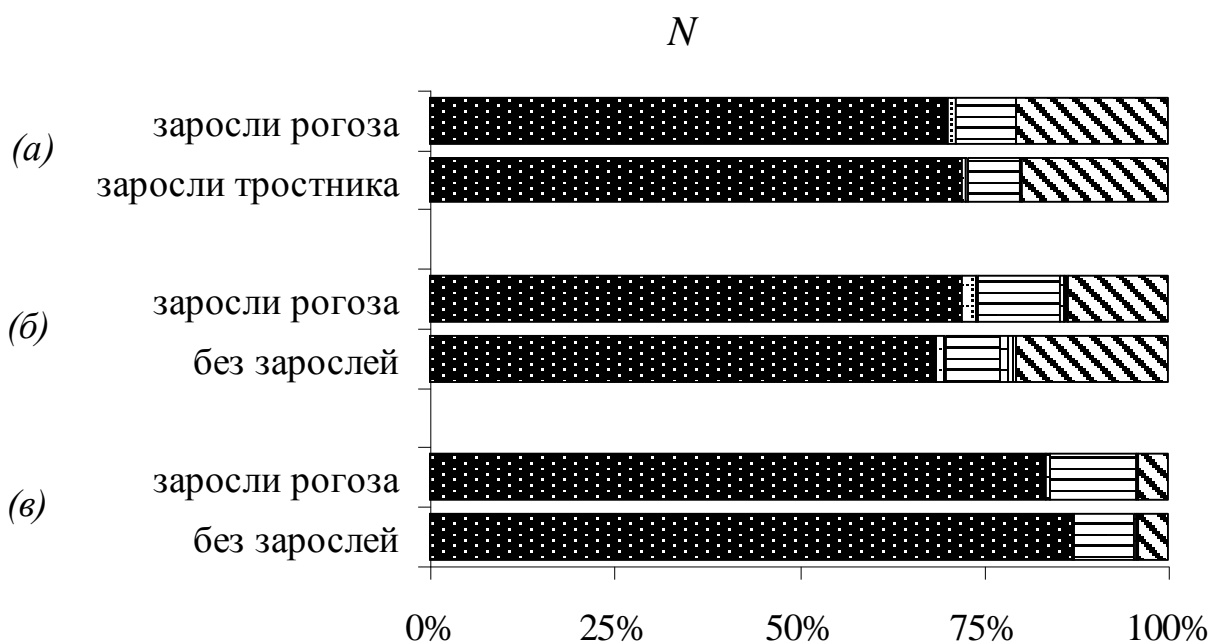


Рис. 8. Средняя биомасса (мг/л) фитопланктона двух участков мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов:
a — участок № 1, 2002 г.; *б* — участок 2, 2002 г.; *в* — участок 1, 2004 г.;
 1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые,
 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.



■ – 1 ▣ – 2 □ – 3 ▤ – 4 ■ – 5 ▥ – 6 ▧ – 7 ▨ – 8

Рис. 9. Доля отдельных систематических групп (%) в общей численности (*N*) и биомассе (*B*) фитопланктона в различных биотопах мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов: *a* – участок 1, 2002 г.; *б* – участок 1, 2004 г.; *в* – участок 2, 2002 г.; 1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

Средняя численность и биомасса фитопланктона на этом участке в 2002 г. составили 56.35 тыс. кл./л и 18.45 мг/л. Сравнение фитопланктона зарослей рогоза участков 1 и 2 показало, что численность и биомасса всех систематических групп водорослей (за исключением криптофитовых) выше на участке 1 ($p < 0.04$). Средние количественные показатели фитопланктона биотопов зарослей и открытых мелководий участка 2 между собой несколько различались, общая биомасса фитопланктона в наших наблюдениях в 2002 г. были в 1.5 раза выше в рогозовых ассоциациях, чем на открытых участках.

Многими авторами выявлено (Ивлев, 1950; Коган и др., 1976; Гуревич, 1973; Смирнова-Гараева, 1980), что планктонные водоросли и высшие водные растения конкурируют в усвоении биогенных веществ, и при интенсивном зарастании водоема фитопланктон развивается слабо. Эвтрофирование таких водоемов сопровождается массовым развитием макрофитов (Садчиков, Кудряшов, 2004). В интенсивно заросших водохранилищах, например в Иваньковском, (Астапович, 1967, 1972; Ляхнович, 1973; Астапович и др., 1977; Копылова, 1974; Пырина, 2000) высшая водная растительность сдерживает развитие планктонных водорослей. Стимулируемое биогенными соединениями обогащение водоема автохтонным ОВ, т.е. эвтрофирование, проявляется в виде нарастания биомассы макрофитов и не прослеживается по фитопланктону. К примеру, в Рыбинском водохранилище слишком мала роль высших растений в утилизации биогенных веществ. Они беспрепятственно вовлекаются в синтез биомассы фитопланктона, развитием которого и определяется эвтрофирование водохранилища (Корнева и др., 1999).

Таким образом, невозможно однозначно утверждать, что количественные показатели фитопланктона открытых мелководий водохранилищ всегда будут превышать таковые в зарослях. По нашим наблюдениям, состав и обилие водорослей в зарослях макрофитов в Куйбышевском водохранилище варьируют в зависимости от ландшафтных условий, проточности и динамики водных масс, степени зарастания, и главным образом – содержания биогенных соединений в воде данного участка. Отсутствие интенсивных динамических процессов, также подверженность антропогенному загрязнению участка 1 (Победилово) приводит к избытку в воде органических соединений. Существенных различий между продукционными характеристиками фитопланктона в зарослях и открытых мелководий на этом участке не наблюдается. Участок 2 (Саралинский) по гидрологическим особенностям и месторасположению менее благоприятен для развития многих видов

водорослей. На этом участке заросли макрофитов – более благоприятный биотоп для многих фитопланктонных организмов, тем более на этом участке из-за более интенсивного перемешивания водных масс происходит всплытие многих крупноклеточных перифитонных водорослей в толщу воды.

Различия в количественных показателях фитопланктона различных биотопов, главным образом, наблюдаются в соотношении групп водорослей разных отделов.

Основной вклад в общую численность во всех исследованных биотопах обоих участков вносят **сине-зеленые водоросли** родов *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis* (от 71 до 88%). Во всех биотопах количественно преобладают одни и те же виды сине-зеленых, меняются лишь соотношения между ними. Доля сине-зеленых водорослей на участке 1 составляет 68–73% общей численности и 7–11% общей биомассы, причем в разных биотопах, в том числе и на открытом мелководье, численность сине-зеленых примерно одинакова. Однако численность водорослей этой группы возрастает к берегу ($p=0.01$). На участке 2 доля сине-зеленых увеличивается, в ассоциациях рогоза они образуют 84% общей численности и 21% общей биомассы, на открытом мелководье их доля возрастает и составляет 88% общей численности и 29% общей биомассы фитопланктона.

Доля **зеленых водорослей** в 2002 г. в зарослях участка 1 составили 20 и 55–58% суммарной численности и биомассы соответственно, в 2004 г. их доля равнялась 14 и 26%. Численность и биомасса зеленых водорослей возрастает к внешнему (ближе к пелагиали) краю зарослей рогоза ($p < 0.05$). На открытых мелководьях участка 1 зеленые образуют 21% общей численности и 41% общей биомассы. На участке 2 наблюдается снижение вклада зеленых водорослей в фитопланктоне. В исследованиях 2002 г. в зарослях и на открытых участках они составляли по 4% общей численности и 21–31% общей биомассы, причем значительных различий по численности зеленых водорослей между этими биотопами не наблюдалось. Наибольший вклад в общую численность и биомассу фитопланктона в исследованных биотопах из рассматриваемого отдела вносят вольвоксовые и хлорококковые водоросли. Причем, если на участке 1 вольвоксовые доминируют во всех биотопах, то на участке 2 они приурочены в основном к зарослевым сообществам. Хлорококковые водоросли предпочитают открытые участки без зарослей макрофитов. Также обычны в фитопланктоне в зарослевых сообществах десмидиевые и обрывки нитчатых зигнемовых, улотриковых и сифоновых водорослей.

Среди вольвоксовых водорослей в количественном отношении преобладают виды родов *Chlamydomonas*, *Carteria globosa*, *Phacotus lenticularis*, *Pandorina morum*. Из хлорококковых водорослей наиболее часто встречаются *Scenedesmus quadricauda*, *Monoraphidium arcuatum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Coelastrum proboscideum*, *Crucigenia tetrapedia*, *C. rectangularis*, виды родов *Pediastrum*. Значительный вклад в суммарную биомассу фитопланктона в зарослях вносят виды десмидиевых водорослей родов *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Staurodesmus*.

Диатомовые водоросли в 2002 г. в зарослях рогоза и тростника на участке 1 образовывали 21–23% общей численности и 7–8% общей биомассы. В 2004 г. их доля была выше и составила 37% общей численности и 11 % общей биомассы. Существенные различия по развитию диатомовых водорослей в зарослях рогоза и тростника не наблюдались. На открытом побережье доля диатомовых в суммарной численности и биомассе фитопланктона несколько снижается и составляет 34 и 8%. Вклад диатомовых в средние вегетационные показатели фитопланктона возрастает на более благоприятном для развития этих организмов 2-ом участке. Их доля в зарослях от общей численности и биомассы составляет 44 и 11%, на открытых мелководьях – 35 и 8% соответственно. В составе фитопланктона открытых участков диатомовые водоросли менее обильны. Наибольшие показатели средней биомассы диатомовых водорослей наблюдались всегда в зарослях макрофитов. Также различается их структура по сравнению с открытыми участками. В фитопланктоне заросших участков преобладают крупноклеточные пеннатные диатомовые, в открытых местах наиболее многочисленны центрические диатомеи. Безусловный доминант из диатомовых – планктонный вид *S. hantzschii*, который встречается повсеместно и примерно в одинаковых соотношениях. В зарослях по численности и биомассе доминируют виды *Cyclotella comta*, *M. varians*, *Tabellaria fenestrata*, *Fragilaria construens*, *A. granulata*, *D. elongatum*, *Amphora ovalis*, *Pinnularia* sp.sp., на участках без зарослей преобладают *C. comta*, *A. islandica*, *A. italica*, *M. varians*, *Synedra ulna*, *C. placentula*, *Navicula* sp.sp., *Nitzschia palea*, *Gomphonema olivaceum*.

Эвгленовые водоросли интенсивно развиваются в водоемах замедленного стока с умеренной минерализацией и повышенным содержанием органических веществ и биогенных элементов, многие из них способны к миксотрофному питанию (Водоросли ..., 1989). В рассматриваемых биотопах наибольшая численность и биомасса

эвгленовых наблюдалась в зарослях макрофитов, причем доля эвгленовых в суммарных показателях фитопланктона в зарослях рогоза значительно превышает таковую в зарослях тростника. Вклад эвгленовых на участке 1 в 2002 г. в зарослях рогоза составлял 13% общей численности и 1.1% общей биомассы, в зарослях тростника 5.0 и 0.7 % соответственно. В 2004 г. их содержание в рогозовых ассоциациях было выше и составило 21% общей численности и 2.0% общей биомассы. На открытом мелководье участка 1 в этом же году эвгленовые образовывали 9.0% общей численности и 1.0% общей биомассы фитопланктона. На участке 2 плотность эвгленовых на порядок снижается, их доля в общей численности и биомассе в зарослях рогоза не превышала 7.0 и 0.4%, на открытом мелководье составляла всего 2.0 и 0.2%. Наиболее многочисленны из эвгленовых виды *Trachelomonas volvocina*, *Trachelomonas hispida*, *Euglena viridis*, *Phacus triquetrus*. Фототрофные водоросли рода *Euglena* чаще всего встречаются на открытых (без зарослей) биотопах.

Динофитовые водоросли относятся к планктонным организмам, обитающим обычно в прибрежье водоемов, в зарослях макрофитов и среди скоплений нитчатых водорослей. Число видов этой группы характеризуется положительной корреляционной (Спирмена) связью с номерами станций в зарослях рогоза (см. главу 2; $p=0.01$). Большинство видов динофитовых водорослей, относящихся к массовым сравнительно высокой численностью и биомассой, встречаются во всех исследованных биотопах. Причем на участке 1 численность динофитовых гораздо выше, чем на 2-ом. Доля этих водорослей в суммарных количественных показателях фитопланктона невысока. Они представлены в основном *Peridinium* sp.sp., *Gymnodinium* sp.sp., *Glenodinium* sp.sp., *Ceratium hirundinella*.

Криптофитовые водоросли — типичные представители планктона. Большинство криптофитовых предпочитает поверхностные, хорошо прогреваемые слои воды, преимущественно прибрежную зону, малопроточные и загрязненные органическими веществами водоемы. В исследованных нами биотопах средние вегетационные значения биомассы и численности криптофитовых водорослей на открытых мелководьях в 1.5–2 раза превышают таковые в зарослях макрофитов. Наибольшие концентрации криптофитовых, представленных в основном видами рода *Cryptomonas*, были отмечены в 2004 г. на участке 1.

Преимущественное большинство **золотистых водорослей** — типичные представители планктона. В 2002 г. численность водорослей

этого отдела была невысокой, этот показатель примерно одинаков во всех биотопах. Однако в 2004 г. их количество в воде возросло, причем их численность и биомасса на открытых мелководьях в 2–3 раза превышали таковые в зарослях макрофитов. Несмотря на невысокую численность, разнообразие золотистых водорослей было значительным, наиболее массово встречались виды *Chromulina* sp.sp., *Chrysococcus* sp.sp., *Kephyrion* sp.sp., *Uroglena volvox*, *Uroglena gracilis*, *Dinobryon divergens*, *Synochromonas pallida*, *Pseudokephirion Schilleri*, *Mallomonas* sp.sp., *Synura* sp.sp.

Желтозеленые водоросли в планктоне встречались эпизодически и с малой численностью.

Таким образом, наибольшие качественные и количественные показатели водорослей фитопланктона характерны для мелководий загрязненного и слабопроточного участка 1, расположенного в черте г. Казани. Они превышают показатели, выявленные на участке 2, подверженном сильному ветровому и волновому воздействию, а также характеризующемся меньшей степенью загрязнения, участке 2 (Саралинский участок ВКГПБЗ) 1.8 раза по численности и 3.2 раза по биомассе. Анализ видовой структуры фитопланктонных сообществ показывает, что состав и общие количественные показатели фитопланктона в зарослях рогоза и тростника отличаются незначительно. На этом участке наблюдается разнокачественность фитопланктона между открытым мелководьем и зарослями макрофитов, при этом общие численность и биомасса водорослей в зарослях рогоза, тростника и на открытых мелководьях 1-го участка отличаются очень мало. Влияние макрофитов на вегетацию планктонных водорослей в условиях повышенной трофности воды выражено слабее, биогенные вещества, содержащиеся в избытке на этом участке, не служат лимитирующим фактором для водорослей.

На участке 2, напротив, средние количественные показатели фитопланктона в зарослях и на открытых мелководьях различаются между собой, общая биомасса фитопланктона в 1.5 раза выше в рогозовых ассоциациях, чем на открытых биотопах. В то же время на этом участке наблюдается более схожий видовой состав и соотношение водорослей между сообществами фитопланктона в зарослях и открытых мелководий.

При статистической обработке данных с использованием анализа ANOVA (*Tukey HSD test*) также были выявлены достоверные различия между факторами — участками (1 и 2) и биотопами (заросли рогоза и открытые мелководья) показателей основных групп фитопланктона (числа видов, численности и биомассы) (табл. 15).

Таблица 15. Уровни достоверности различий между факторами: участки (1 и 2) и биотопы (заросли рогоза и открытая литораль) показателей основных групп фитопланктона в 2002 г. ($df = 29$)

Группа	участок	биотоп
Среднее число таксонов в пробе		
Количество таксонов	$P < 0.008$	$P < 0.009$
Сине-зеленые	нд*	нд
Эвгленовые	$P < 0.004$	$P < 0.03$
Диатомовые	нд	$P < 0.0007$
Зеленые	$P < 0.0006$	нд
Численность		
Общая численность	$P < 0.03$	нд
Сине-зеленые	$P < 0.04$	нд
Эвгленовые	$P < 0.004$	$P < 0.0003$
Диатомовые	нд	$P < 0.0004$
Зеленые	$P < 0.0004$	нд
Биомасса		
Общая биомасса	$P < 0.0003$	нд
Сине-зеленые	нд	нд
Эвгленовые	$P < 0.0004$	$P < 0.002$
Диатомовые	нд	$P < 0.0003$
Зеленые	$P < 0.0002$	нд

* нд — недостоверное различие ($P > 0.05$)

Главные различия фитопланктонных сообществ рассматриваемых биотопов наблюдаются в структуре доминирования определенных видов водорослей. Выявлено, что с ростом уровня трофности происходит

повышение показателя доминирования и упрощение структуры фитопланктона.

На открытых мелководьях Куйбышевского водохранилища условия среды менее стабильны, чем в зарослях макрофитов, что обусловлено динамикой водных масс в водоеме. В зарослях макрофитов формируется более сбалансированное и организованное сообщество фитопланктона. Наиболее выровненные и с высоким видовым разнообразием сообщества представлены в зарослях макрофитов.

Фитопланктон в зарослях макрофитов формируют эвгленовые, динофитовые, диатомовые и десмидиевые водоросли. Фитопланктон открытых участков представлен преимущественно сине-зелеными, диатомовыми, вольвоксовыми и хлорококковыми водорослями. Для фитопланктона зарослей, подверженных загрязнению, характерно повышение количественных показателей гетеротрофных организмов по сравнению участками с более высоким качеством воды. Основываясь на количественных показателях можно заключить, что мелководья, где наблюдается интенсивное перемешивание водных масс (участок 2), более благоприятны для местообитания диатомовых водорослей.

5. СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ МЕЛКОВОДИЙ

В условиях колебания уровня воды обширные участки Куйбышевского водохранилища эпизодически (с мая по август–сентябрь) затапливаются, а в осенне-весенний период обсыхают. Осушаемая зона — новый и качественно своеобразный ландшафтный элемент водохранилища, характеризующийся своеобразием режимных характеристик и грунтового комплекса. Эта зона отличается от глубоководных частей водоема более ранним прогревом в весеннее время, высокими абсолютными температурами водных масс летом, ранним охлаждением осенью и промерзанием грунтов в зимнее время (Буторин, 1984). В соответствии с этим площадь мелководий, а также их глубина — переменные величины, зависящие от режима сработки уровня воды водохранилищ и стока с водосбора (Кожевников, 1974). Для всех таких мелководий характерна незначительная тепловая инерция их водных масс, что приводит к резким перепадам температуры в сезонном и суточном аспекте (Баранов, 1961). Мелководья также больше подвержены загрязнению, и именно здесь могут быть выявлены негативные изменения экосистем на начальной стадии. В этих условиях очень важно выявить особенности структурно-функциональной организации гидробионтов различных таксономических групп.

Как известно (Комаркова и др., 1983), основными источниками образования первичной продукции на мелководьях являются макрофиты, прибрежный фитопланктон и перифитон. Доля каждого структурного элемента растительности в общей первичной продукции различается в зависимости от типа водоема и может существенно меняться в течение года. Особенности колебаний уровня водохранилища определяют современную ценоотическую структуру высшей водной растительности (Потапов, 1958; Гусева, Экзерцев, 1966; Кутова, 1974 а, б; Корелякова, 1977 и др.). Заросли высшей водной растительности — зоны, где складываются более сложные, чем в пелагиали, биоценоотические взаимоотношения между гидробионтами (Гаевская, 1966; Зимбалевская, 1972, 1973), включающими не только пищевые связи и токсические влияния, но и отношение к растению, как к субстрату, укрытию и т. п. Развитие водорослей и фитофильной фауны в зарослях происходит параллельно с сезонным формированием растительных биотопов.

В данной главе рассмотрено влияние сезонных колебаний уровня воды на функционирование фитопланктона прибрежных мелководий в вегетационные периоды 2002 и 2004 гг. на двух участках Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища (см. рис. 2.1) — в полузакрытом заливе вблизи г. Казани в районе пос. Победилово (участок 1) и на территории Саралинского участка ВКГПБЗ (участок 2). Исследования проводили в зарослях рогоза узколистного — *T. angustifolia*, тростника обыкновенного — *Ph. australis* и на открытых мелководьях.

5.1. Особенности сезонной динамики уровня воды в 2002 и 2004 гг.

Рассматриваемые 2002 и 2004 гг. отличались разным гидрографом хода уровня воды. В 2002 г. уровень воды с момента весеннего наполнения водохранилища повышался постоянно до 5 июня до 53.11 м и продержался на этой отметке с небольшими колебаниями, обусловленными сгонно-нагонными явлениями, до 17 июня. В дальнейшем уровень воды плавно снижался, к концу лета уровень стал крайне низким в сентябре–октябре (51.02 м; рис. 10).

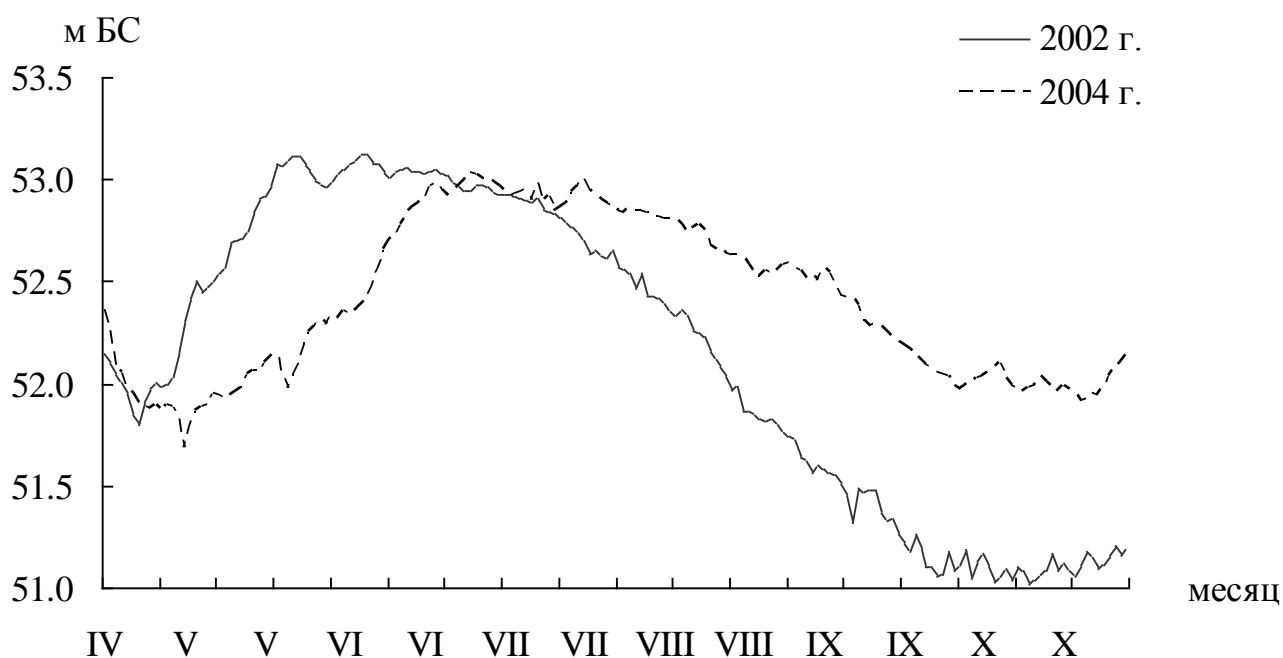


Рис. 10. Сезонная динамика уровня воды Куйбышевского водохранилища в 2002 и 2004 гг. (по: Куйбышевское ..., 2008).

Для динамики уровня воды в 2004 г. было характерно постоянное повышение уровня до отметки 51.89 м до 13 мая. Затем произошел кратковременный, но резкий спад до 17 мая (51.69 м), и снова подъем,

который продолжался до 5 июля (53.03 м). После этого наблюдалось плавное понижение уровня до осенне-зимней сработки водохранилища (51.97 м в конце сентября). Если в мае–июне уровень воды 2002 г. был существенно выше по сравнению с этим же периодом 2004 г., то с июля в 2004 г. уровень воды оставался все время почти на 1 м выше, чем в 2002 г. Снижение уровня воды в 2004 г. началось с первых дней августа и происходило относительно плавно.

Таким образом, гидрологический режим 2004 г. значительно отличался от режима уровней 2002 г. Особенности гидрологического режима в рассматриваемые годы не могли не сказаться на развитии сообществ водорослей.

5.2. Погодные условия в 2002 и 2004 гг.

Май 2002 г. выдался холодным и дождливым. Месячное количество атмосферных осадков превысило «норму» на 18 мм (Государственный ..., 2003, 2005). Среднемесячные температуры были на 3–4°C ниже средних многолетних значений. Отмечались заморозки на поверхности почвы (–3 – –11°C). Особенно холодная погода наблюдалась в третьей декаде мая. Средняя за декаду температура воздуха была самой низкой за период наблюдений с 1924 г. В северных районах РТ 21 мая прошли снегопады, местами отмечалось образование временного снежного покрова. Среднемесячная температура июня была на 1–2°C ниже среднего многолетнего значения. Месячное количество осадков превысило многолетнюю «норму», за исключением большей части Предволжья, где выпало всего 28–70% от «нормы». В июле среднемесячные температуры на 2–4°C превышали средние многолетние значения, погода была жаркой и сухой.

В августе отмечалась прохладная (среднемесячная температура на 2–3°C ниже «нормы»), с дефицитом осадков, погода. Сентябрь и октябрь характеризовались неустойчивым характером погоды, существенными колебаниями температурного режима (в первой декаде сентября максимальные температуры воздуха повышались до 25–29°C тепла). Среднемесячная температура воздуха оказалась на 1–2°C выше «нормы». Осадки в октябре составили 1–2 «нормы».

2004 г. оказался одним из самых теплых за последние 30 лет. В мае наблюдалась теплая погода. Однако отмечались кратковременные дожди с грозами при усилении ветра до 15–22 м/с. Июнь характеризовался теплой неустойчивой погодой преимущественно циклонического типа. Средняя месячная температура воздуха составила 16–19°C, сумма атмосферных

осадков составила 60–120% «нормы». 28 июня выпало 48 мм осадков, что близко к критерию опасного метеорологического явления – «очень сильный дождь», при котором количество осадков, выпавших за 12 часов, превышает 50 мм. С июля на территории РТ преобладал неустойчивый характер погоды с ливневыми дождями и грозами, в отдельных районах отмечался град. При прохождении через территорию РТ активных фронтальных разделов отмечались шквалистые усиления ветра до 15–23 м/с. Средняя месячная температура воздуха в июле была выше нормы на 1–3°C. Количество осадков повсеместно превысило средние многолетние значения и составило 2.5–3 месячных «нормы».

Август был теплым и сухим, среднемесячная температура воздуха оказалась выше «нормы» на 1–2°C, а количество осадков было близким к средним многолетним значениям. Осенние месяцы по температурному режиму также были выше «нормы» на 1–2°C. Количество выпавших осадков распределялось по территории РТ неравномерно и колебалось от 60 до 160% от средних многолетних значений.

5.3. Динамика видовой разнообразия, численности и биомассы фитопланктона в 2002 г.

После весеннего заполнения Куйбышевского водохранилища речными водными массами в половодье, с началом летнего прогрева возникает температурная стратификация, влекущая за собой вертикальную неоднородность концентрации кислорода, биогенных элементов и активной реакции среды. При периодическом ветровом перемешивании и в результате стоковых течений наблюдается вертикальная циркуляция водных масс, которая обеспечивает высокое содержание биогенных веществ во всей толще воды. Все это создает благоприятные условия для вегетации диатомовых водорослей – доминантов весенне-летнего комплекса фитопланктона.

В мае высшая водная растительность еще не развита и представлена мертвыми стеблями и листьями прошлогодних растений. Первые побеги макрофитов обычно появляются в начале июня. К середине или концу месяца многие растения успевают полностью сформироваться. В июне в растительных ассоциациях преобладает процесс вегетирования. В июле старые побеги начинают постепенно отмирать, к августу этот процесс усиливается, а в сентябре–октябре становится доминирующим. Формирование флористических и фаунистических комплексов в растительных биотопах, начинающееся в июне одновременно с произрастанием растительности, достигает своего максимума через 1.5–2

месяца. Наибольшие количественные показатели развития фауны отмечены в июле–августе, альгофлоры – в августе (Попченко и др., 1981).

В наших наблюдениях в рассматриваемых биотопах в одни и те же сезоны содержалось примерно одинаковое количество таксонов фитопланктона (рис. 11). Однако на видовой состав водорослей оказывали большое влияние метеорологические условия и колебание уровня воды. Например, в тихую погоду в фитопланктоне содержалось мало перифитонных видов, но возрастало разнообразие сине-зеленых. После штормовых погодных условий в пробах воды возрастало количество водорослей обрастаний.

В начале лета и в период максимального уровня воды в водохранилище (июнь–июль) суммарное количество видов во всех исследованных биотопах почти сопоставимо, различия наблюдались лишь в количественном соотношении видов из различных систематических групп водорослей (табл. 16, 17).

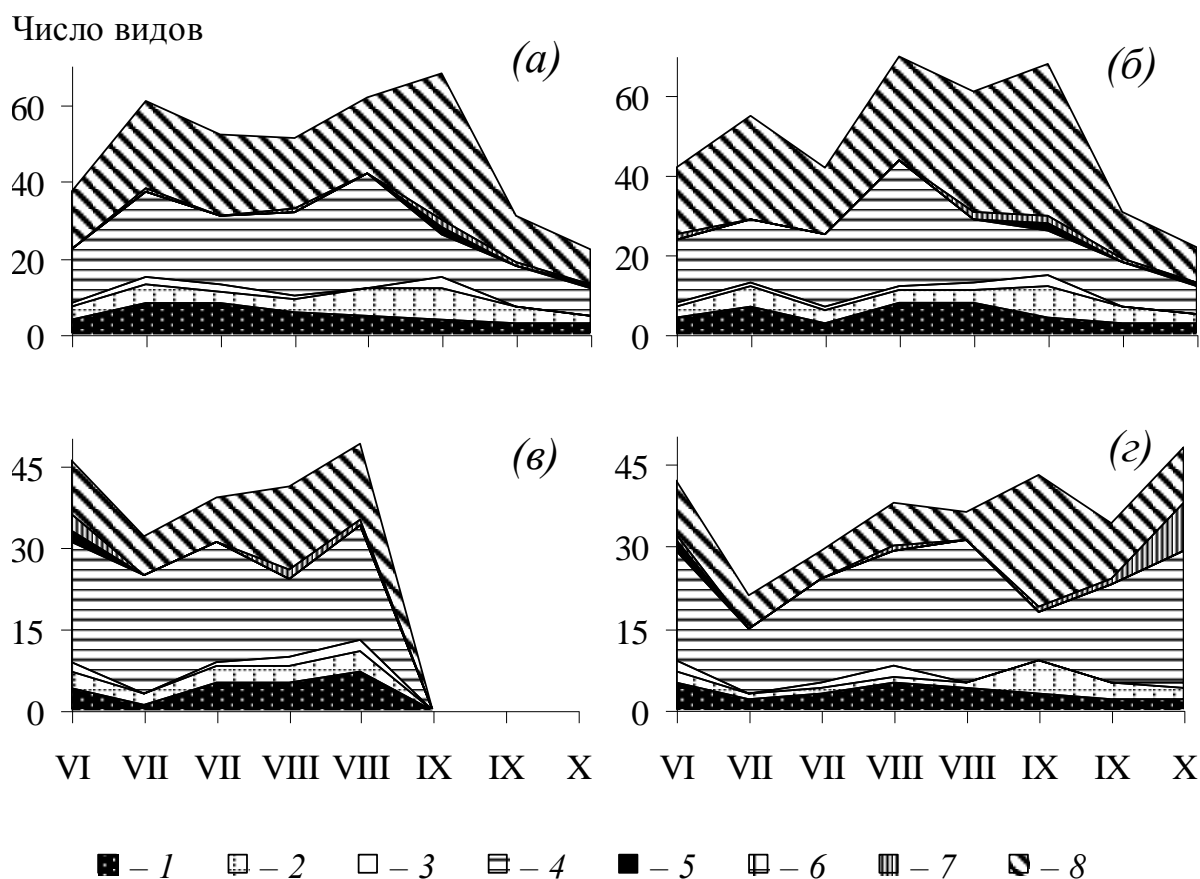


Рис. 11. Сезонная динамика одновременно встреченных таксонов водорослей на участках 1 (а, б) и 2 (в, г): а – заросли рогоза, б – заросли тростника, в – заросли рогоза, г – открытое мелководье, 2002 г.; 1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

Таблица 16. Число таксонов отдельных систематических групп фитопланктона на трех станциях участка 1 (Победилово) в период максимального уровня воды (июнь–июль 2002 г.)

Отдел	Участок 1, заросли рогоза			Участок 1, заросли тростника		
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 1	ст. 2	ст. 3
Сине-зеленые	7	8	7	6	6	5
Эвгленовые	5	2	4	3	3	4
Динофитовые	1	1	2	1	2	1
Диатомовые	18	18	18	17	19	17
Желтозеленые	2	2	1	1	1	1
Криптофитовые	2	2	2	2	2	2
Золотистые	1	0	1	1	1	1
Зеленые	21	16	20	18	24	20
Всего:	57	49	55	49	58	51

Таблица 17. Число таксонов отдельных систематических групп фитопланктона на трех станциях участка 2 (Саралинский) в период максимального уровня воды (июнь–июль 2002 г.)

Отдел	Участок 2, заросли рогоза			Участок 2, открытое мелководье		
	ст. 1	ст. 2	ст. 3	ст. 1	ст. 2	ст. 3
Сине-зеленые	3	3	4	4	6	4
Эвгленовые	2	4	3	2	2	2
Динофитовые	1	1	2	1	1	2
Диатомовые	16	18	22	14	16	17
Желтозеленые	1	1	1	1	1	1
Криптофитовые	2	2	2	2	2	2
Золотистые	2	1	2	2	3	1
Зеленые	14	9	8	7	5	7
Всего:	41	39	44	33	36	36

Станция 1, расположенная ближе к берегу, на обоих участках была мало показательной для анализа сезонных изменений структуры фитопланктона в 2002 г., так как уже в начале вегетационного периода с падением уровня воды эта часть мелководий осушилась во всех рассматриваемых биотопах.

В начале лета еще не сформировался комплекс водорослей, характерный для зарослей макрофитов и фитопланктон в основном был представлен диатомовыми водорослями, обычными во всей верхней части Куйбышевского водохранилища. Динамику видового разнообразия было целесообразнее наблюдать на станциях 2 и 3, которые дольше оставались в воде. В начале вегетационного периода фитопланктон обоих участков на ст. 2, расположенной в средней части зарослей макрофитов, мало отличался по составу от ст. 1 и также был представлен диатомовыми водорослями. На обоих участках максимумы средних значений числа видов на одну пробу наблюдались в начале и в конце лета, то есть в периоды смены сообществ фитопланктона.

В середине лета, с формированием зарослей рогоза и тростника, на ст. 2 образовался комплекс водорослей фитопланктона, отличный от такового на открытом мелководье, что особенно было заметно на участке 1 (Победилово) — в полузакрытом заливе с относительно замедленным стоком и защищенном от ветрового и волнового воздействия. Этот альгоценоз включал несколько экологических групп водорослей (истинный фитопланктон, эпипелон, эпифитон, свободно плавающие нити и скопления нитчатых водорослей), которые различались по видовому составу, условиям обитания и динамике развития. По видовому разнообразию преобладали диатомовые, сине-зеленые, десмидиевые и эвгленовые водоросли.

Самое высокое видовое богатство и обилие водорослей было характерно для ст. 3 (у внешнего края зарослей обоих участков), где происходил интенсивный контакт с открытой водой ($p < 0.05$). Пограничная зона контакта сообществ водорослей зарослей и открытой пелагиали водохранилища, представляет собой своего рода экотон. Для таких зон характерно наличие «краевого эффекта», то есть наблюдается повышение биоразнообразия и обилия в зоне смешения (Харченко, 1991; Соловьева, Розенберг, 2006). Причем это было характерно для обоих рассматриваемых в настоящей работе участков. В условиях смешивания с водными массами, поступающими из открытой пелагиали, существенно повышалась роль истинного фитопланктона. Здесь к видам вышеперечисленных групп на ст. 2 присоединялись водоросли,

прибиваемые ветром к зарослям, которые могут развиваться только на открытой акватории водоемов и в условиях ветрового перемешивания воды (Водоросли ..., 1977). Эпифитонные виды диатомовых и зеленых водорослей на ст. 3 в течение всего вегетационного периода сохраняли высокое видовое разнообразие и обилие, выдерживая даже сильное затенение макрофитами с середины лета. Существенных различий в видовом составе фитопланктона зарослей рогоза и тростника в период исследований не было обнаружено.

На открытых мелководьях фитопланктон был распределен равномерно и состоял в основном из истинно планктонных видов и менее из видов эпипелона.

Таким образом, флористический список фитопланктона прибрежных мелководий водохранилища «насыщается» в течение всего вегетационного периода. Общее число регистрируемых таксонов водорослей приближается к максимуму в летне-осенний период. «Насыщение» списка диатомовых происходит уже в начале лета, тогда как список зеленых водорослей постоянно пополняется до начала осени. Наиболее высокое видовое разнообразие наблюдается в родах *Aulacoseira*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Scenedesmus*. В сформировавшихся альгоценозах преобладают относительно крупноклеточные виды весной и виды с малыми размерами клеток летом. Наблюдаемое снижение среднего объема диатомовых и зеленых водорослей по мере формирования биоценоза мелководной зоны, а также в летний период, по-видимому, следует рассматривать как результат конкурентных взаимоотношений между водорослями. При этом получают преимущество более быстро размножающиеся водоросли с большей относительной поверхностью клеток.

Как показали исследования, сообщества фитопланктона прибрежных мелководий водохранилища не постоянны, состав и количественные показатели водорослей в них варьируют в зависимости от метеорологических условий, морфологии берегов, степени зарастания и колебания уровня воды. Далее в данной главе нами рассмотрены сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона, а также их соотношения в разных биотопах в 2002 г.

В период максимальной воды в первой половине лета высшая водная растительность была развита слабо и еще не были сформированы альгоценозы, приуроченные к каким-либо зарослям. Вода во всем водохранилище была однородной, количественные показатели фитопланктона в зарослях макрофитов и открытых мелководий

отличались незначительно. Общая численность и биомасса фитопланктона в этот период на обоих участках были невысокими и были связаны в основном с развитием сине-зеленых, диатомовых и вольвоксовых водорослей. На участке 1 общая численность и биомасса колебались в пределах 32.1–42.6 млн. кл./л и 14.2–17.4 мг/л, лишь иногда образуя скопления водорослей до 240.2 млн. кл./л у самого берега (табл. 18-19). На участке 2 общая численность и биомасса находились в пределах 11.4–18.3 млн. кл./л и 11.4–19.4 мг/л.

На участке 1 сине-зеленые водоросли в среднем образовывали 76.2% общей численности и 17.1% общей биомассы, диатомовые — 11.8% и 43.0% соответственно (рис. 12). Доля зеленых водорослей на этом участке составляла 10.7% общей численности и 16.5% общей биомассы фитопланктона.

На долю сине-зеленых водорослей на участке 2 в среднем приходило 30.3% общей численности и 2.9% биомассы, диатомовых — 48.4% и 72.8%, зеленых — 14.5% и 14.7% соответственно.

Во всех биотопах обоих участков преобладали сине-зеленые водоросли *A. flos-aquae* (до 199.2 млн. кл./л), *An. flos-aquae*, *An. scheremetiev*, диатомовые *S. hantzschii*, виды родов *Aulacoseira*, *Melosira*, *Cyclotella*, *Nitzschia*, динофитовые рода *Peridinium*, зеленые рода *Chlamydomonas*. В ассоциациях рогоза узколистного и тростника обыкновенного в доминирующий комплекс также входили эвгленовые водоросли родов *Euglena* и *Trachelomonas*. Наиболее высокая биомасса этих водорослей наблюдалась на участке 1. Корреляционный анализ Спирмена выявил отрицательную связь численности водорослей этой группы с прозрачностью воды ($p < 0.01$). Количественные показатели фитопланктона в зарослях рогоза и тростника отличались незначительно.

В зарослях макрофитов участка 1 (Победилово) численность зеленых водорослей возрастала ближе к открытой воде ($p < 0.03$). Распределение водорослей других групп по трем станциям было довольно равномерным и существенных отличий между прибрежной зоной (ст. 1) и внешним краем зарослей (ст. 3) не наблюдалось (рис. 13–18).

На участке 2 (Саралинский), подверженном сильному ветровому и волновому воздействию, в зарослях рогоза численность диатомовых повышалась ближе к берегу. На станциях, расположенных недалеко от уреза воды и богатых детритом (ст. 1, 2), была отмечена высокая биомасса перифитонных и бентосно-планктонных диатомей с крупными клетками и невысокой численностью, таких, как *P. abbreviata*,

N. sigmoidea, *N. vermicularis*, *G. acuminatum*, *C. elliptica*, *C. solea*, *Symbella* sp. На открытом мелководье на всех станциях различия по фитопланктону не были выявлены.

Таблица 18. Средние численность (*N*, млн. кл./л) и биомасса (*B*, мг/л) систематических групп фитопланктона на участке 1 (Победилово) в отдельные периоды вегетационного сезона 2002 г.

Отделы	<i>N</i>			<i>B</i>		
	VI–VII	VIII	IX–X	VI–VII	VIII	IX–X
Заросли рогаза						
Сине-зеленые	91.0±22.1	39.5±2.5	18.1±6.6	8.6±2.2	2.1±0.1	114.8±45.8
Эвгленовые	0.9±0.4	2.1±1.3	0.6±0.3	7.0±2.9	18.5±16.2	0.9±0.4
Динофитовые	0.2±0.1	0.1±0.1	0.1±0.1	1.3±0.7	1.4±1.4	2.6±0.6
Диатомовые	9.5±2.7	10.0±5.8	1.2±0.2	14.8±5.6	24.1±18.4	1.5±1.5
Криптофитовые	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.0±0.0	0.9±0.3
Золотистые	0.1±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.1	0.0±0.0	0.1±0.1
Зеленые	19.0±8.4	15.8±12.6	22.7±11.3	11.4±5.5	5.9±1.8	0.0±0.0
Всего:	120.7±29.1	67.5±22.1	42.7±8.0	43.2±12.1	52.1±34.9	108.9±45.1
Заросли тростника						
Сине-зеленые	87.3±24.4	108.7±38.6	–	7.3±1.9	8.8±6.4	–
Эвгленовые	0.7±0.3	0.5±0.0	–	3.2±1.2	1.4±0.2	–
Динофитовые	0.1±0.1	0.1±0.1	–	1.7±1.2	2.2±2.2	–
Диатомовые	9.3±2.2	9.6±5.2	–	16.8±4.4	13.1±5.3	–
Криптофитовые	0.0±0.0	0.0±0.0	–	0.0±0.0	0.0±0.0	–
Золотистые	0.0±0.0	0.7±0.7	–	0.0±0.0	0.6±0.6	–
Зеленые	21.7±10.6	12.5±0.9	–	7.2±3.4	4.8±2.2	–
Всего:	119.1±26.0	132.1±42.1	–	36.2±7.9	30.9±6.9	–

Прочерк — отсутствие данных.

Таблица 19. Средние численность (N , млн. кл./л) и биомасса (B , мг/л) систематических групп фитопланктона на участке 2 (Саралинский) в отдельные периоды вегетационного сезона, 2002 г.

Отделы	N			B		
	VI–VII	VIII	IX–X	VI–VII	VIII	IX–X
Заросли рогоза						
Сине-зеленые	61.6±55.9	57.9±51.2	–	6.6±6.1	4.1±3.6	–
Эвгленовые	0.4±0.1	0.6±0.5	–	1.6±0.4	2.5±2.1	–
Динофитовые	0.0±0.0	0.1±0.1	–	0.2±0.1	1.0±0.9	–
Диатомовые	8.5±1.5	5.5±2.5	–	11.3±2.5	10.5±5.1	–
Криптофитовые	0.1±0.0	0.0±0.0	–	0.1±0.0	0.0±0.0	–
Золотистые	0.1±0.1	0.0±0.0	–	0.1±0.1	0.0±0.0	–
Зеленые	1.0±0.3	3.8±2.1	–	0.7±0.3	6.9±5.7	–
Всего:	71.7±55.0	67.9±54.0	–	20.6±5.3	25.0±10.2	–
Открытое мелководье						
Сине-зеленые	57.0±24.4	62.8±45.9	5.6±4.9	4.9±2.2	6.3±5.0	0.3±0.3
Эвгленовые	0.0±0.0	0.1±0.0	0.2±0.1	0.1±0.1	0.1±0.1	0.8±0.5
Динофитовые	0.0±0.0	0.1±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0	0.6±0.6	0.2±0.2
Диатомовые	4.5±1.2	5.5±3.3	3.2±1.0	5.1±1.4	6.5±3.2	4.1±1.9
Криптофитовые	0.3±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.2±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0
Золотистые	0.1±0.1	0.0±0.0	0.2±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0
Зеленые	1.7±0.4	1.0±0.3	4.8±2.0	0.7±0.3	0.7±0.6	18.6±17.3
Всего:	63.6±23.7	69.5±44.5	14.0±5.7	11.0±1.9	14.2±5.4	24.1±15.6

Прочерк — отсутствие данных в связи осушением станций отбора проб.

В мае–июне 2002 г. наблюдались значительные колебания уровня воды, после чего уровень воды постепенно снижался, что привело к осушению части прибрежных мелководий. Невысокая динамика водных масс и высокая прогреваемость воды вследствие жаркой и сухой погоды привели к интенсивному развитию фитопланктона и в этот период произошла полная смена весеннего альгоценоза летним. Показатели численности и биомассы водорослей рассматриваемых биотопов за указанный период даны в табл. 18, 19. К этому времени ст. 1 всех исследованных биотопов почти остались выше уреза воды.

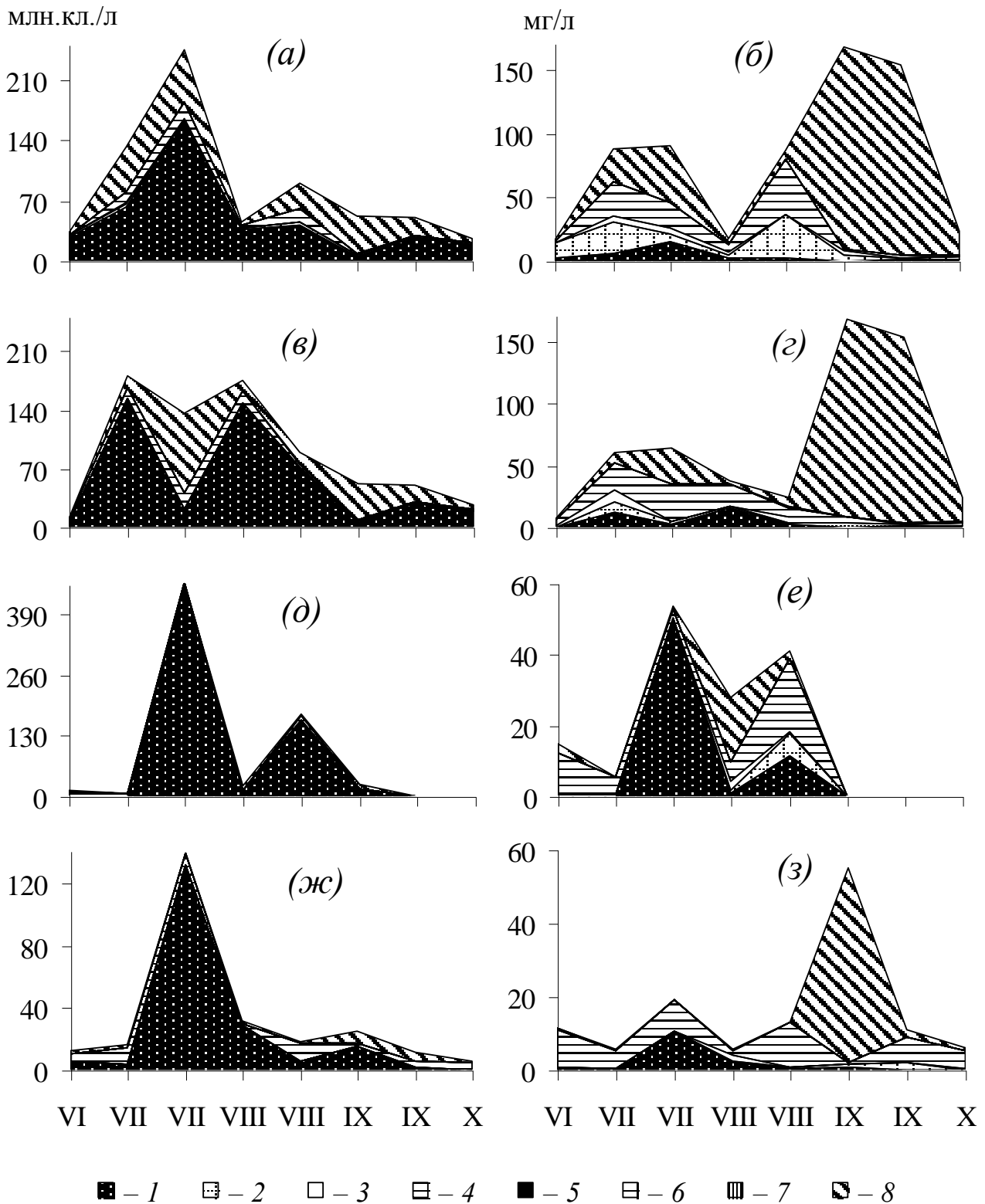


Рис. 12. Динамика общей численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона в различных биотопах участка 1 (а, б, в, г) и 2 (д, е, ж, з): а, б — заросли рогоза; в, г — заросли тростника, д, е — заросли рогоза, ж, з — открытое мелководье, 2002 г.;

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

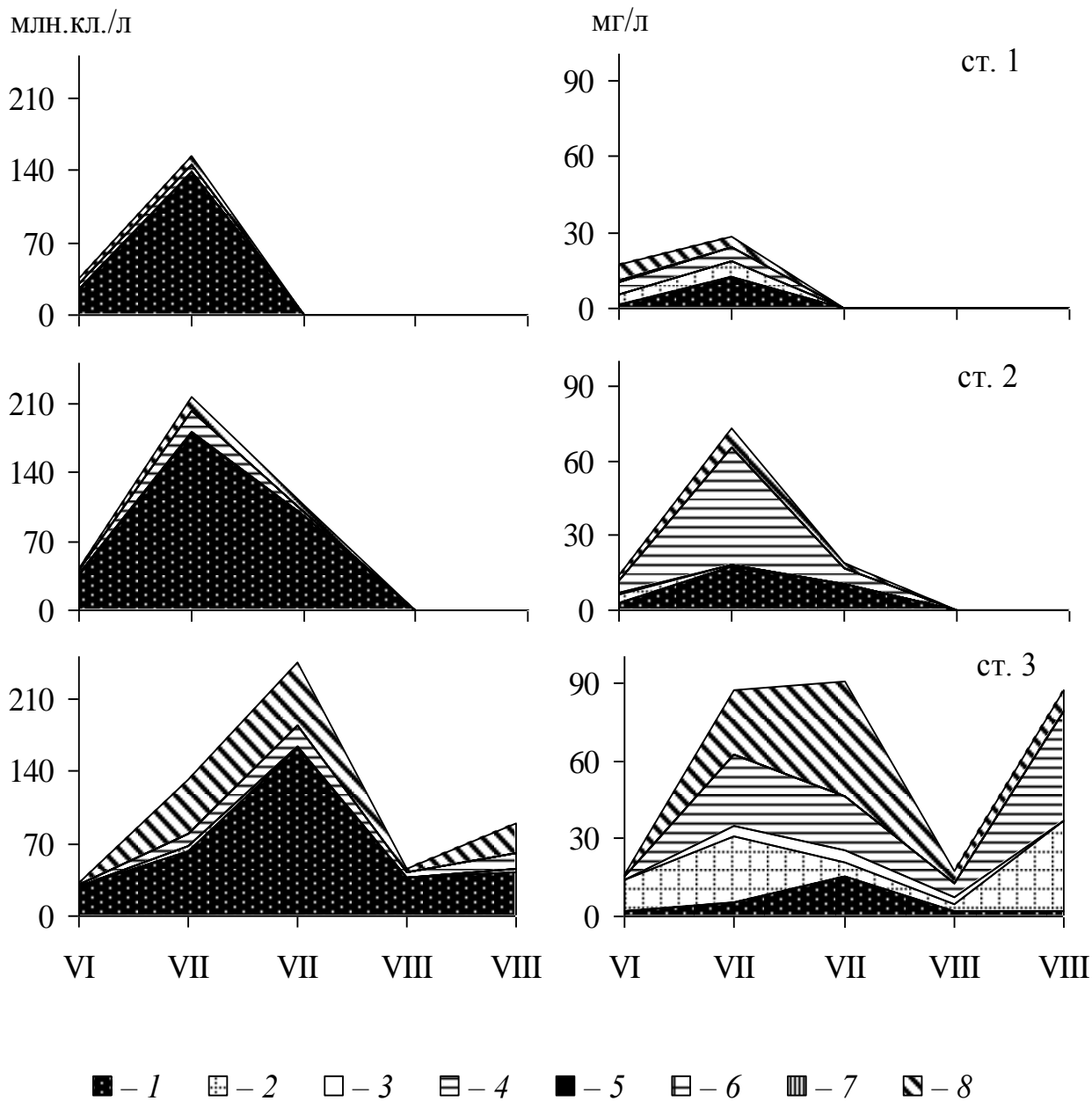


Рис. 13. Сезонная динамика численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона в зарослях рогоза участка 1 (Победилово) на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3), 2002 г.:

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

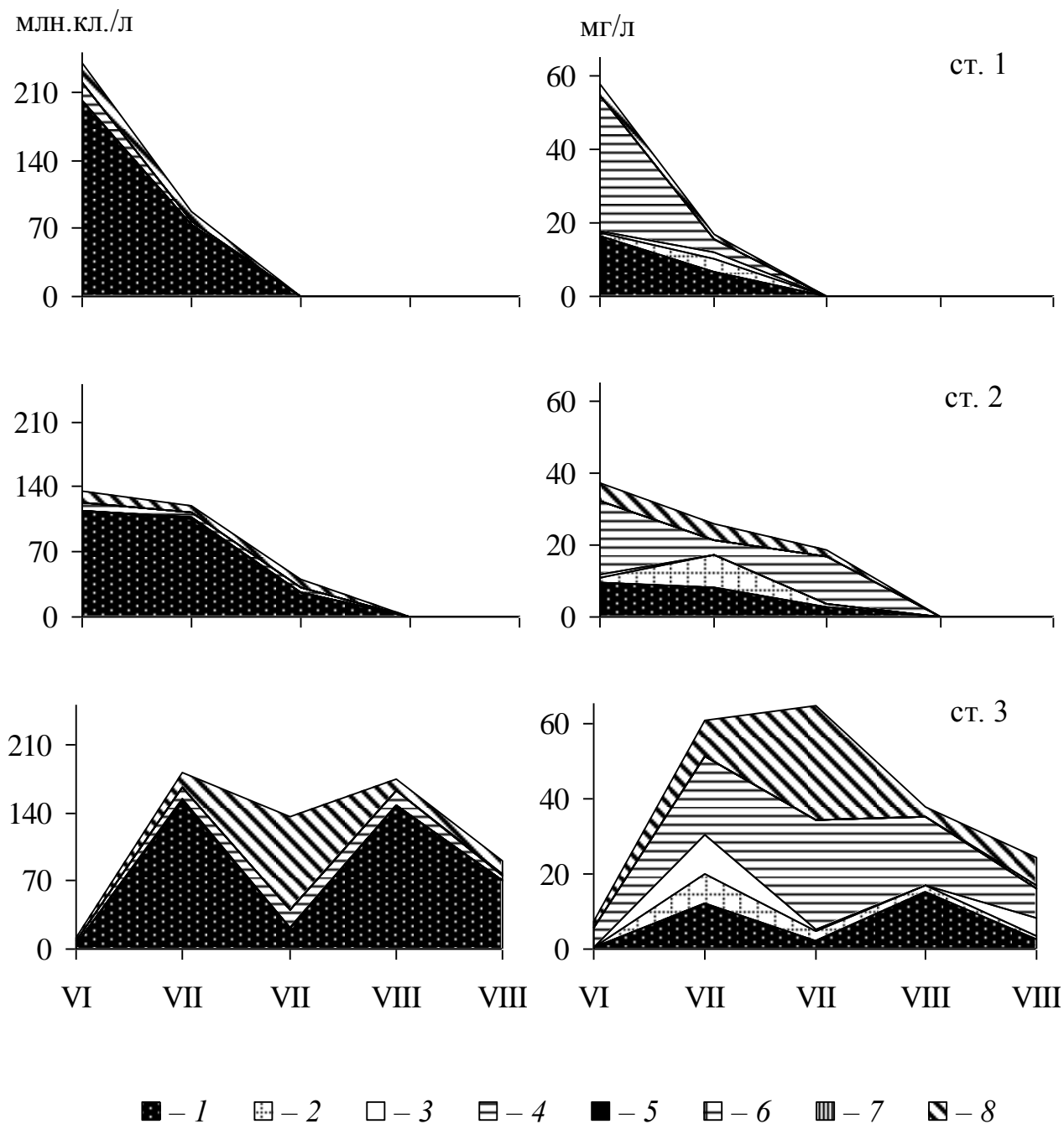


Рис. 14. Сезонная динамика численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона в зарослях тростника участка 1 (Победилово) на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3), 2002 г.:

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

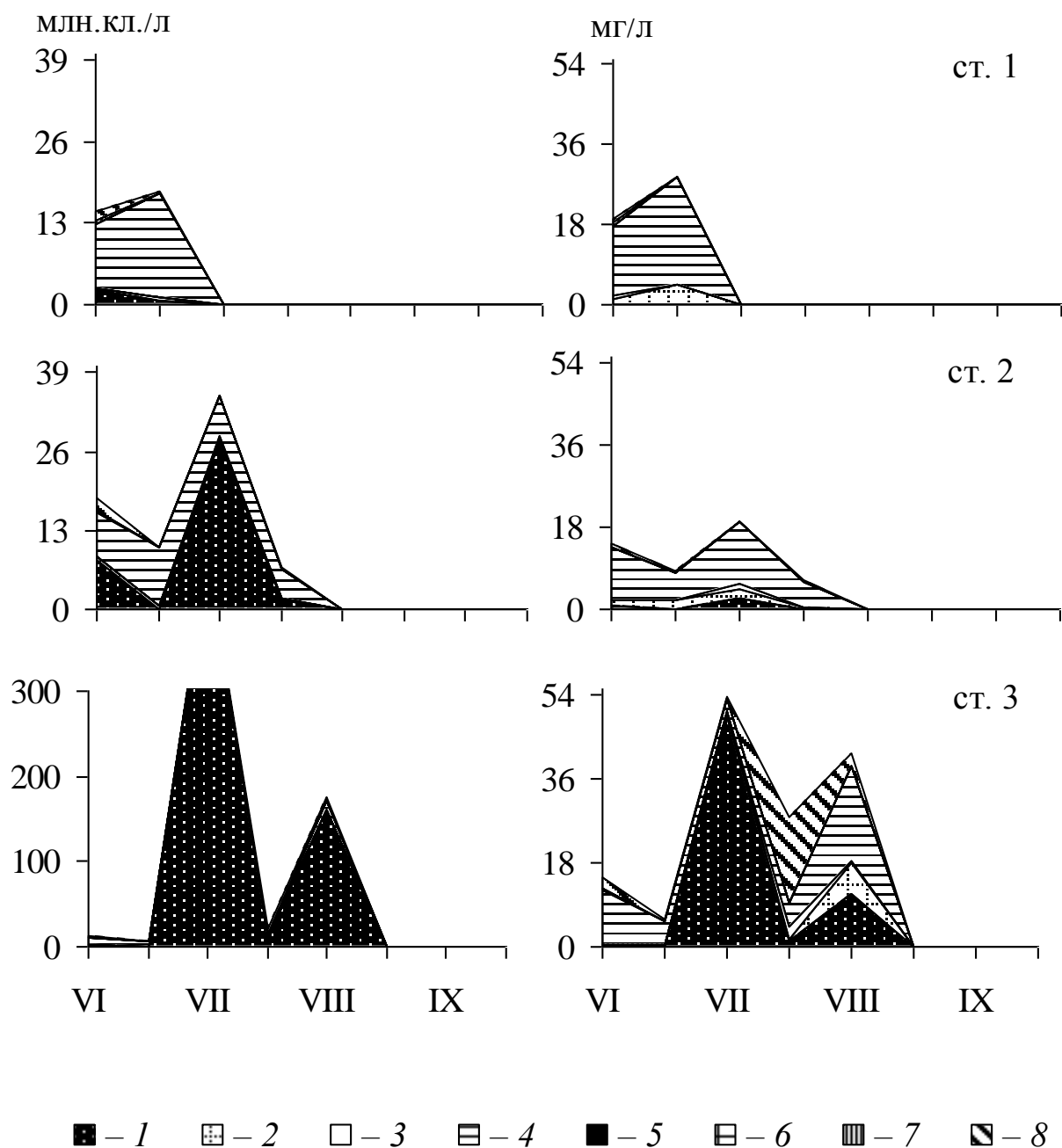


Рис. 15. Сезонная динамика численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона в зарослях рогоза участка 2 (Саралинский) на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3), 2002 г.:

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

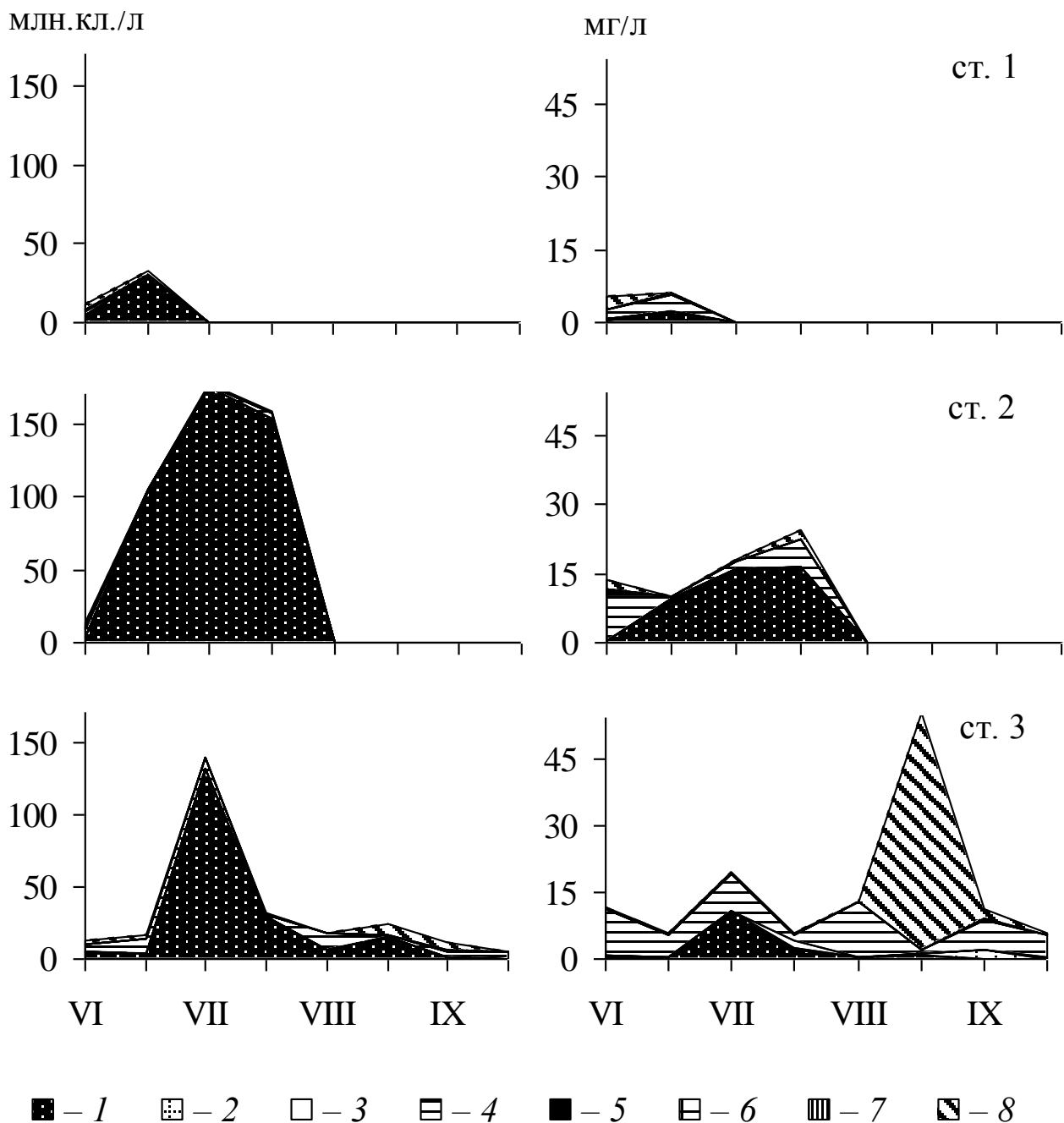


Рис. 16. Сезонная динамика численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона открытого мелководья участка 2 (Саралинский) на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3), 2002 г.:

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые,
5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

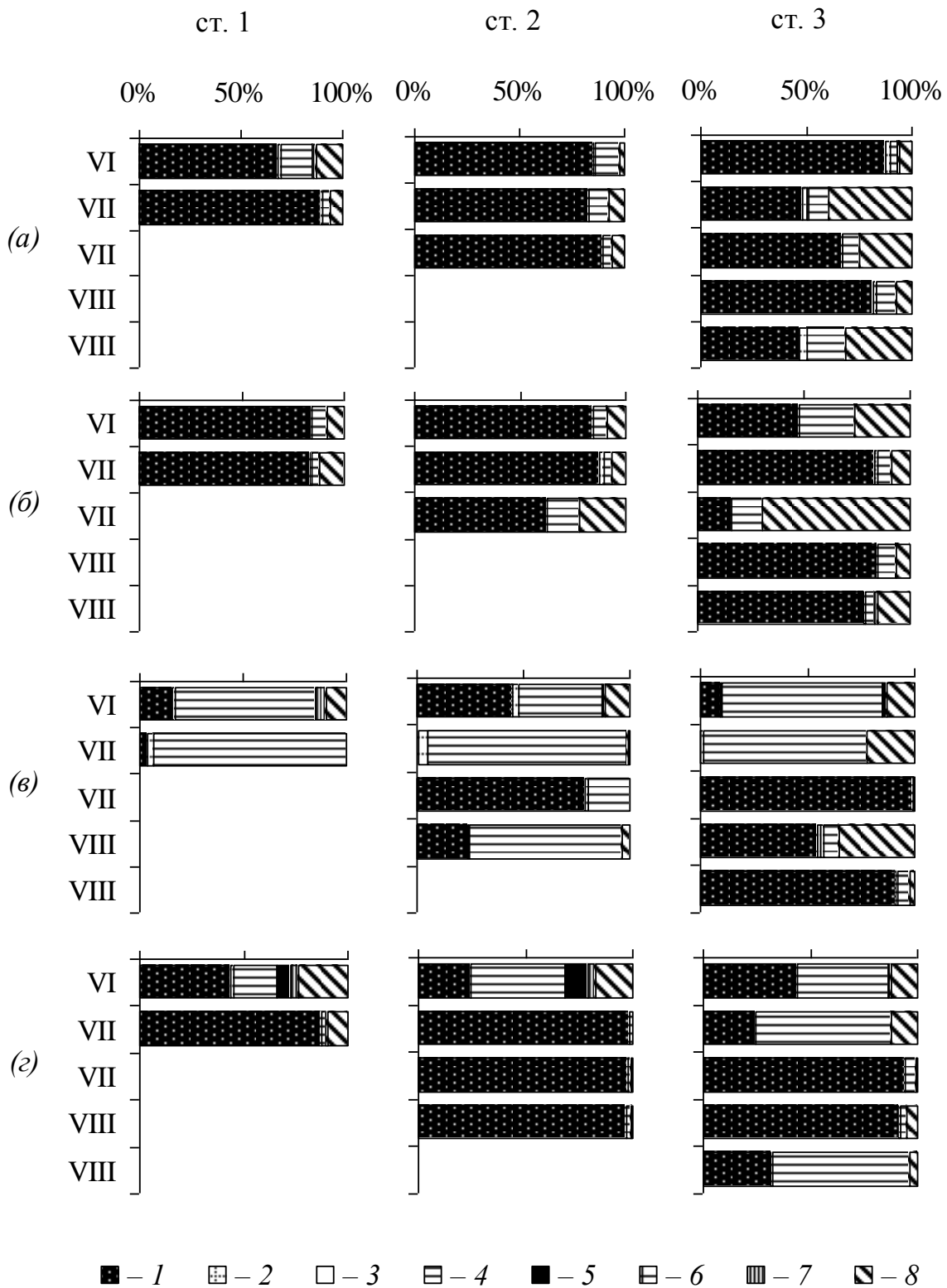


Рис. 17. Сезонная динамика соотношения (%) численности отделов фитопланктона на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3) различных биотопов участка 1 (а, б) и 2 (в, г): а – заросли рогаза, б – заросли тростника, в – заросли рогаза, г – открытое мелководье, 2002 г.:
 1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

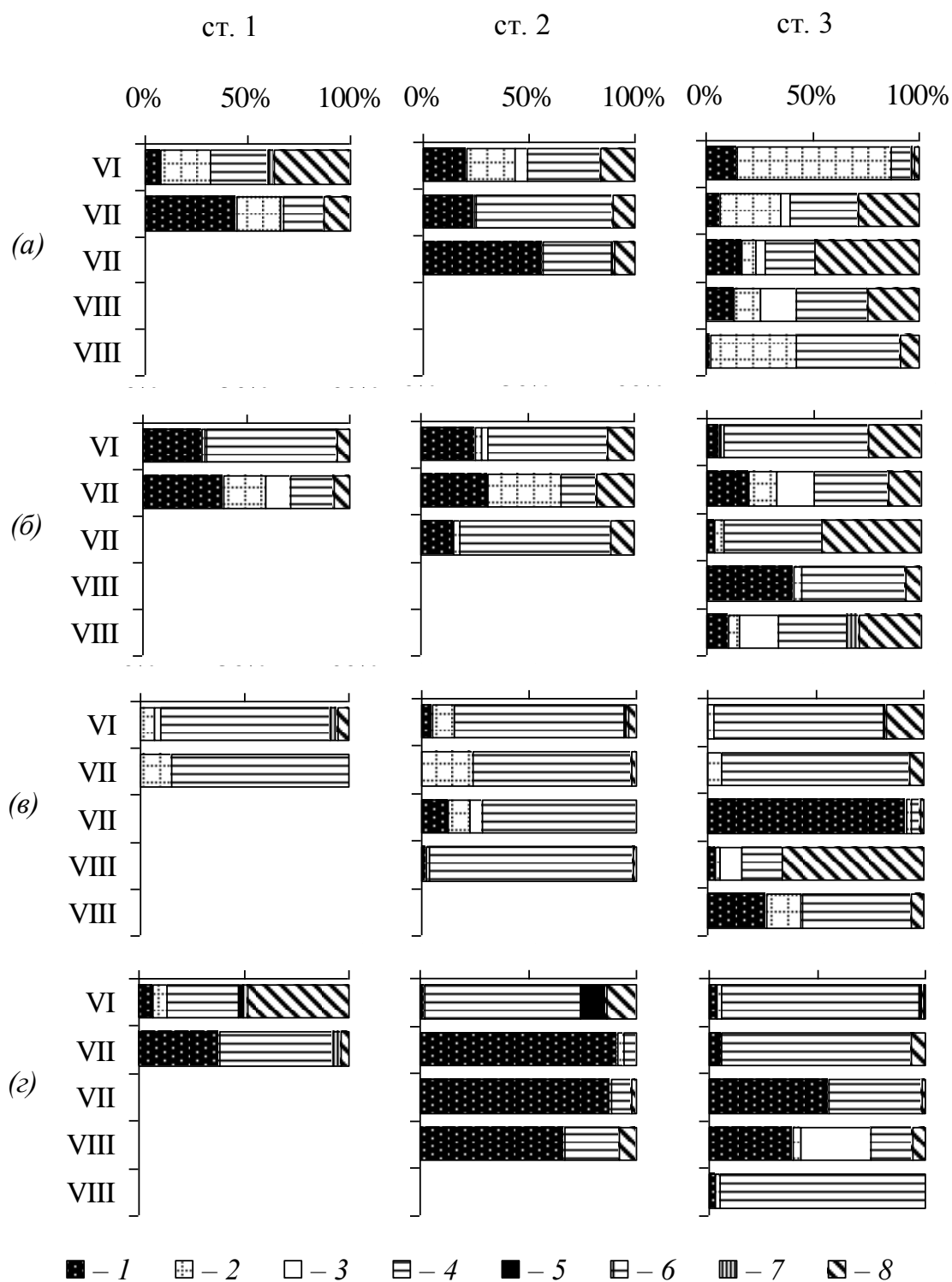


Рис. 18. Сезонная динамика соотношения (%) биомассы отделов фитопланктона на 3-х станциях (ст. 1, ст. 2, ст. 3) различных биотопов участка 1 (а, б) и 2 (в, г):

а — заросли рогаза, б — заросли тростника, в — заросли рогаза,
г — открытое мелководье, 2002 г.:

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые..

Первый максимум численности и биомассы фитопланктона в зарослях и в открытой части мелководья наблюдался к середине июля. На участке 1 общая численность и биомасса доходили до 244.9 млн. кл./л и 90.7 мг/л, на участке 2 — 456.1 млн. кл./л и 53.5 мг/л соответственно.

По численности по всему водохранилищу доминировали сине-зеленые водоросли *A. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *An. scheremetiev*, *M. aeruginosa*, вызывая повсеместно «цветение» воды. Причем их высокая численность наблюдалась на всех станциях обоих участков, кроме 1-й и 2-й станций на открытом мелководье участка 2, где продолжали доминировать диатомовые водоросли (рис. 18, 19). Также к этому времени на участке 1 (Победилово) возросла численность зеленых и эвгленовых водорослей. Сине-зеленые водоросли начали интенсивно развиваться в первую очередь в слабопроточных и защищенных от волновых и ветровых воздействий мелководных участках. Затем это явление распространилось на всю акваторию водохранилища. При тех гидрометеорологических условиях, которые наблюдались в этот период, для вегетации сине-зеленых водорослей наиболее благоприятными оказывались открытые мелководья. На Саралинском участке с высокой гидродинамической активностью, сине-зеленые водоросли также эпизодически накапливались у внешнего края зарослей, достигая очень высоких концентраций (до 452.1 млн. кл./л). Так как гидрологические условия таких участков не способствовали их дальнейшему развитию, такие вспышки концентраций были кратковременными. Сине-зеленые водоросли вследствие высокой динамики на этом участке воды не могли долго задерживаться и в зонах густых зарослей макрофитов.

При сравнении биотопов участка 1 (Победилово) в этот период было отмечено, что сезонные изменения количественных показателей фитопланктонных водорослей в зарослях рогоза и тростника существенных различий не имели. На всех станциях этого участка наблюдалась высокая концентрация сине-зеленых водорослей, которые образовывали 67–89% общей численности и 17–57% общей биомассы фитопланктона. Причем их численность возрастала в зарослях ближе к берегу, где на долю сине-зеленых приходилось 48–67% общей численности и 6–17% общей биомассы.

Биомасса и численность диатомовых увеличились незначительно и составляли в среднем 7.9% общей численности и 36.0% общей биомассы фитопланктона. Преобладали *S. hantzschii*, *C. comta*, *M. varians*, *A. granulata*, *A. italica*, *A. islandica*, *F. construens*, *N. palea*.

С разрастанием макрофитов в зарослях было отмечено снижение концентрации в воде сине-зеленых и диатомовых водорослей. В стоячих водоемах развитие фитопланктона в зарослях обычно лимитируется недостатком биогенных элементов в воде и низкой освещенностью. В густых зарослях тростника и рогоза иногда лишь <1% фотосинтетически активной радиации достигает поверхности воды, что обуславливает невысокую численность фитопланктона (Комаркова и др., 1983). На ст. 2 в этот период также наблюдалось снижение суммарных количественных показателей фитопланктона. И наоборот, численность эвгленовых и динофитовых, т.е. более подвижных и миксотрофных форм, повышалась. Динамика биомассы водорослей этих двух отделов совпадала. Максимальный вклад в общую численность и биомассу эвгленовых водорослей, на долю которых приходилось 2.6% общей численности и 34.3% общей биомассы фитопланктона, вносили *T. hispida*, *T. intermedia*, *E. viridis*, *P. triquetrus*. Доля динофитовых водорослей рода *Peridinium* составляла 0.5% общей численности и 16.9% общей биомассы.

На ст. 3, в зоне контакта сообществ водорослей зарослей и открытой воды, напротив, с развитием зарослей макрофитов, численность и биомасса водорослей увеличились.

К концу июля, когда численность водорослей других отделов в воде начала снижаться, зеленые водоросли достигли максимума этого показателя в сезоне. Их вклад в общую численность фитопланктона колебался в пределах 24.8–69.9%, в общую биомассу – 46.6–49.1%. Доминирующий комплекс состоял из вольвоксовых *Chlamydomonas* sp. sp., *P. morum* и хлорококковых *C. proboscideum*, *C. rectangularis*, *C. tetrapedia*, *Oocystis natans*, *Pediastrum duplex*, *Sc. quadricauda*. В пространственном отношении максимальные значения численности и биомассы зеленых водорослей наблюдались на ст. 3.

На участке 2 (Саралинский) пики количественных показателей фитопланктона наблюдались позже по сравнению с участком 1. В зарослях численность и биомасса фитопланктона 2.5–3 раза превышали таковые на открытом мелководье. Максимальные значения общей численности и биомассы в зарослях достигали 456.1 млн. кл./л и 53.5 мг/л, на открытом мелководье – 178.0 млн. кл./л и 18.0 мг/л. Во всех биотопах наблюдалось скопление сине-зеленых водорослей и «цветение» воды. В зарослях доля сине-зеленых водорослей составляла 99.1% общей численности и 92.1 % общей биомассы, на открытом мелководье – 98.0% общей численности и 88.7% общей биомассы фитопланктона. На открытых участках подальше от берега (ст. 3) отмечалась высокая

численность диатомовых водорослей, представленных преимущественно *M. varians*, *C. placentula*, *C. comta*, *G. olivaceum*, *A. italica*, *A. islandica*, *F. construens*, *S. hantzschii*, *A. ovalis*, *T. fenestrata*, *N. palea*, *Navicula* sp., доля которых достигала 5.4 и 42.8% от общей численности и биомассы фитопланктона.

В зарослях рогоза ближе к урезу воды (ст. 1, 2) доля диатомовых водорослей значительно превышала таковую у сине-зеленых, также отмечалось возрастание численности эвгленовых водорослей *E. viridis*, *P. triquetrus* (10.2–24.0% общей биомассы). К концу июля, когда численность водорослей других отделов в зарослях начала снижаться, повысилась концентрация вольвоксовых водорослей рода *Chlamydomonas* до 7.5 млн. кл./л и 27.8 мг/л (34.8% общей численности и 65.8% общей биомассы фитопланктона).

С июля уровень воды в водохранилище неуклонно падал, снижаясь к концу сентября – началу октября до отметки 51 м, то есть намного ниже среднегодовых значений. Так как в связи с понижением уровня воды часть мелководья оказалась к середине лета осушенным, на ст. 1 и ст. 2 наблюдался лишь один максимум биомассы. Проследить за динамикой развития фитопланктона в течение всего лета и осени было возможно лишь на ст. 3. В начале августа было отмечено снижение в воде численности водорослей всех отделов. Второй максимум численности и биомассы в исследуемых биотопах наблюдался в середине августа.

На участке 1 общая численность и биомасса достигли 174.2 млн. кл./л и 87.0 мг/л, на участке 2 – 175.6 млн. кл./л и 41.2 мг/л соответственно. Пик развития планктонных водорослей был обусловлен интенсивным развитием сине-зеленых (84.6–91.2% общей численности и 27.3–40.0% общей биомассы) и диатомовых (до 50% общей биомассы) водорослей. Максимальные значения численности фитопланктона в зарослях обоих участков были сопоставимы (см. рис. 14–19). На открытом мелководье участка 2 эти показатели гораздо ниже и составляли лишь 24.8 млн. кл./л и 12.9 мг/л. Массовое развитие сине-зеленых в летне-осенний период было вызвано видами *A. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *An. scheremetievi*, *M. aeruginosa*. Численность последнего вида резко возросла в летне-осеннем комплексе водорослей.

Динамика суммарной биомассы фитопланктона рассматриваемых нами биотопов имела существенные различия. Во-первых, в рогозовых ассоциациях обоих участков интенсивно развивались эвгленовые водоросли. На участке 1 их биомасса составила 34.7 мг/л (39.9% общей биомассы фитопланктона), на участке 2.0 – 6.6 мг/л (16.5% биомассы).

Повсеместно доминировали одни и те же виды: *E. viridis*, *P. triquetrus*, *Phacus pleuronectes*, *T. volvocina*, *T. hispida*. Диатомовые водоросли зарослей участка 1 были представлены видами: *S. hantzschii*, *C. comta*, *C. placentula*, *A. italica*, *N. vermicularis*, *M. varians*, *F. construens*, *T. fenestrata*, *Gomphonema acuminatum*, *Nitzschia acicularis*, *Navicula cryptocephala*, *D. elongatum*.

На открытом мелководье участка 2 по биомассе преобладали диатомовые (12.3 мг/л – 94.9% общей биомассы). Чаще всего встречались *N. cryptocephala*, *C. placentula*, *M. granulata*, *S. hantzschii*, *A. ovalis*, *M. varians*, *G. olivaceum*, *Diatoma vulgare*, *N. palea*, *S. ulna*. Соотношение количественных показателей доминирующих видов в зарослях менялось, и ряд доминирующих форм в убывающем порядке был расположен следующим образом: *M. varians*>*G. acuminatum*>*G. olivaceum*>*A. ovalis*>*C. comta*>*T. fenestrata*>*N. palea*.

В летне-осеннюю межень 2002 г. уровень воды в Куйбышевском водохранилище оставался на отметках, намного ниже среднемноголетних (51.0 м). Так продолжалось до середины ноября. К началу сентября мелководья обоих участков пересохли до зоны ниже внешнего края зарослей и далее исследования продолжали на мелководьях ниже зарослей. В этот период количественные показатели доминировавших до этого фитопланктонных водорослей снизились по всей акватории водохранилища. К концу «цветения» воды из-за массового развития сине-зеленых водорослей, на всех участках водохранилища наблюдалась вспышка численности вольвоксовых водорослей *Carteria multifilis* и *Chlamydomonas* sp.sp., которая продолжалась и весной 2003 г. На участке 1 общая численность и биомасса этих водорослей достигали 43.8 млн. кл./л и 158.3 мг/л, на участке 2 – 7.8 млн. кл./л и 53.1 мг/л соответственно.

В начале подъема численности вольвоксовых водорослей было отмечено возрастание в воде содержания биогенных веществ (нитратов, аммония и соединений фосфора) (Ratushnyak et al., 2006 а, б). Старение и отмирание колоний клеток сине-зеленых водорослей, особенно *M. aeruginosa*, биомасса которого была довольно высокой в 2002 г., сопровождалось их минерализацией. В результате этого их клеточное содержимое поступало в воду, что приводило к обогащению среды ОВ. Так как после этого еще долгое время в водохранилище удерживался аномально низкий уровень воды, концентрация биогенных веществ в воде оставалась высокой. Вследствие этого быстро размножающиеся вольвоксовые водоросли могли развиваться в массе и вызывать осеннее «цветение» воды. Известно, что вольвоксовые водоросли рода

Chlamydomonas могут в массовом порядке развиваться при довольно низких температурных условиях (Водоросли ..., 1977). Эти водоросли – обычные представители фитопланктона в Куйбышевском водохранилище поздней осенью и весной.

Подобные случаи «цветения» воды, выраженные в меньшей степени и вызванные развитием других видов вольвоксовых водорослей, в отдельные годы описаны для Чебоксарского, Волгоградского и Саратовского водохранилищ (Охалкин, 1994; Герасимова, 1996). В водохранилищах Среднего Поволжья обычно осенний пик фитопланктона бывает обусловлен вспышкой развития диатомовых водорослей. Осенью 2003 г., а также в другие годы наблюдений такое резкое повышение численности и биомассы вольвоксовых в Куйбышевском водохранилище не отмечалось.

5.4. Особенности сезонной динамики видового разнообразия, численности и биомассы фитопланктона в 2004 г.

Сезонную динамику фитопланктона в 2004 г. изучали в зарослях рогоза и на открытом мелководье участка 1 (Победилово). Динамика и степень флористической насыщенности сообществ планктонных водорослей в 2002 и 2004 гг. исследованных биотопов различались незначительно, хотя эти годы были такие разные по уровенному режиму (рис. 19). Ход сезонной динамики развития фитопланктона в 2004 г. практически повторяет таковой в 2002 г.

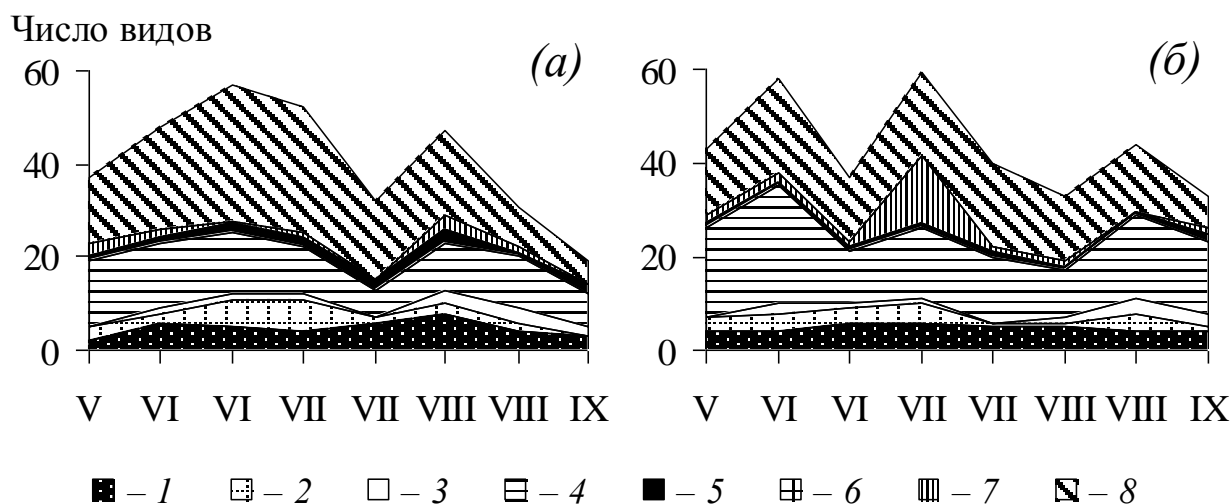


Рис. 19. Сезонная динамика среднего числа видов фитопланктона на 1-у пробу в различных биотопах участка 1 в 2004 г.:

a – заросли рогоза, *б* – открытое мелководье;

1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

Также в динамике количественных показателей фитопланктона было выявлено два пика численности и биомассы – весенне-летний и летне-осенний, в период которых достигались максимальные значения численности и биомассы (рис. 20). Первый максимум численности и биомассы фитопланктона наблюдался к середине июня, то есть на месяц раньше, чем в 2002 г. Общая численность и биомасса фитопланктона в зарослях рогоза доходили до 222.2–281.7 млн. кл./л и 123.2–174.6 мг/л, на открытом мелководье – 187.5–246.3 млн. кл./л и 108.2–121.1 мг/л соответственно (табл. 20).

В конце мая–начале июня показатели фитопланктона рассматриваемых биотопов были схожи, во всех участках преобладали диатомовые и вольвоксковые водоросли. Диатомовые образовывали в зарослях до 50.0% общей численности и 67.9% общей биомассы, на открытом мелководье – 30.4% и 39.0% соответственно. Преобладали виды *S. hantzschii*, *C. comta*, *M. varians*, *A. granulata*, *A. italica*, *A. islandica*, *F. construens*, *N. palea*, *Navicula* sp.

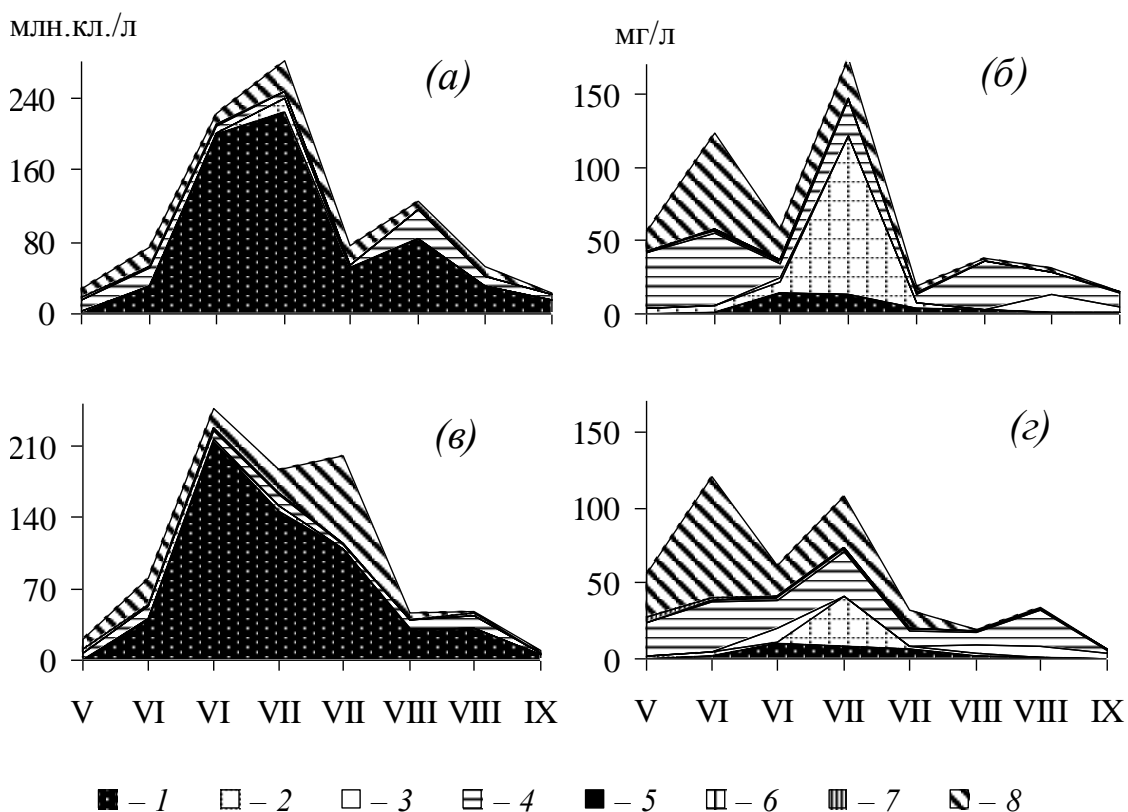


Рис. 20. Динамика общей численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона участка 1 (Победилово) в 2004 г.:

а, б – заросли рогоза; в, г – открытое мелководье;

1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

На долю зеленых водорослей в зарослях приходилось до 40.5% общей численности и 52.4% общей биомассы, на открытом мелководье — 47.7% и 66.8%. Во всех пробах преобладали виды вольвоксовых: *S. globosa*, *Chlamydomonas* sp.sp., *Ph. lenticularis*. На участках без зарослей также довольно многочисленными были хлорококковые *P. duplex* *Sc. guadricauda*, *Sc. acuminatus*, *C. proboscideum*.

Таблица 20. Средняя численность (*N*, млн. кл./л) и биомасса (*B*, мг/л) систематических групп фитопланктона участка 1 (Победилово) в мае–октябре 2004 г.

Отделы	<i>N</i>			<i>B</i>		
	VI–VII	VIII	IX–X	VI–VII	VIII	IX–X
Заросли рогоза						
Сине-зеленые	101.2±46.0	56.5±25.9	15.0±3.6	6.6±2.9	1.6±0.2	1.4±0.6
Эвгленовые	3.5±2.8	0.1±0.0	0.1±0.1	24.9±20.8	0.5±0.4	0.4±0.0
Динофитовые	0.1±0.1	0.4±0.4	0.2±0.1	1.0±0.8	6.1±6.1	2.6±1.0
Диатомовые	10.2±2.7	21.6±11.7	5.1±1.3	25.6±8.1	24.0±8.8	9.5±2.1
Криптофитовые	0.6±0.3	0.1±0.1	1.0±0.1	1.5±0.7	0.2±0.2	1.2±0.2
Золотистые	0.6±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0	0.3±0.2	0.0±0.0	0.0±0.0
Зеленые	19.8±4.2	10.0±1.0	1.1±0.4	26.4±10.2	2.1±0.1	0.2±0.1
Всего:	136.0±49.0	88.7±36.2	22.5±8.1	86.3±27.7	34.5±3.3	15.3±4.2
Открытое мелководье						
Сине-зеленые	101.8±38.0	30.0±0.7	4.5±1.2	5.6±2.0	1.5±0.4	0.2±0.0
Эвгленовые	1.4±0.9	0.2±0.0	0.0±0.0	7.9±6.5	1.3±0.7	0.0±0.0
Динофитовые	0.2±0.2	0.4±0.0	0.1±0.1	1.7±1.7	5.7±0.7	2.9±1.1
Диатомовые	8.3±1.6	9.9±0.8	1.5±0.8	22.8±4.1	16.3±8.1	2.3±0.9
Криптофитовые	1.2±0.3	0.3±0.1	0.8±0.1	1.9±0.3	0.7±0.3	1.1±0.1
Золотистые	1.1±0.7	1.9±1.7	0.0±0.0	0.8±0.6	0.1±0.1	0.0±0.0
Зеленые	32.7±13.8	4.0±1.9	1.1±0.3	35.3±12.1	1.4±0.2	0.8±0.0
Всего:	146.7±41.8	46.7±1.2	8.0±2.0	76.0±16.7	27.0±7.5	7.3±1.8

К концу июня на всех участках началось массовое развитие сине-зеленой водоросли *A. flos-aquae*, на долю которых в зарослях рогоза приходилось 89.9% общей численности и 24.8% общей биомассы, на открытом мелководье ее доля составляла 86.8% общей численности и 17.6% общей биомассы. К этому времени численность диатомовых и зеленых водорослей в воде снизилась.

Одновременно с сине-зелеными в фитопланктоне возросла доля эвгленовых и динофитовых водорослей. Численность и биомасса эвгленовых водорослей в зарослях составили 14.8 млн. кл./л (5.3% общей численности) и 108.1 мг/л (61.9% общей биомассы фитопланктона). На открытом мелководье в это время эвгленовые тоже оставались многочисленными, хотя эти организмы, как показывают многочисленные исследования (Водоросли ..., 1977; Вассер и др., 1989), преимущественно развиваются именно в зарослях макрофитов. К этому моменту в водохранилище наблюдалось резкое повышение уровня воды. Возможно, интенсивная динамика водных масс способствовало распространению этих организмов по всему мелководью. Численность и биомасса эвгленовых на открытых мелководьях составляли 5.2 млн. кл./л (2.88 % общей численности) и 33.9 мг/л (31.3% общей биомассы). Доминировали виды *T. hispida*, *T. intermedia*, *T. volvocina*, *E. viridis*, *Trachelomonas armata*, *P. pleuronectes*. В зарослях до 6.8% и на открытой воде – 13.9% общей биомассы приходилось на динофитовых водорослей рода *Peridinium*.

В конце июля по всему водоему наблюдалось снижение численности и биомассы планктонных водорослей. Тогда же было отмечено повышенное содержание в зарослях криптофитовых водорослей рода *Cryptomonas*, которые составляли до 0.7% общей численности и 7.8% общей биомассы.

Следующий подъем развития фитопланктона в мелководьях начался, как и в 2002 г., со второй половины августа. Причем в зарослевых ассоциациях максимум показателей наступил неделей раньше, чем в открытой зоне, и был не таким интенсивным, как в июле. В зарослях общая численность и биомасса равнялись 124.7 млн. кл./л и 37.8 мг/л, на открытом участке – 47.8 млн. кл./л и 34.5 мг/л. В фитопланктоне доминировали диатомовые и сине-зеленые водоросли.

Массовое развитие сине-зеленых в летне-осенний период был вызван видами *A. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *An. scheremetievi*. В отличие от 2002 г. в 2004 г. водоросль *M. aeruginosa* в пробах отсутствовал. Доля сине-зеленых в зарослях рогоза составляла 66.0% общей численности и 4.8% биомассы, на открытом мелководье – 64.3% численности и 3.2% биомассы

фитопланктона. Также возросло содержание в воде диатомовых водорослей, их вклад в зарослях достигал до 26.7% общей численности и 86.9% общей биомассы фитопланктона, на открытом мелководье — 22.4% и 70.8%, соответственно. Повсеместно преобладали виды *S. hantzschii*, *C. placentula*, *A. italica*, *A. islandica*, *C. compta*, *M. varians*. В состав доминирующих видов в зарослях рогоза также входили *G. olivaceum*, *F. construens*, *Navicula rhynchocephala*, в открытой воде возросла роль *N. palea*, *S. ulna*.

К концу августа было отмечено увеличение численности в воде динофитовых водорослей *C. hirundinella*, *Peridinium* sp.sp. Их численность и биомасса в зарослях рогоза составили 1.5% и 39.0%, а на открытом мелководье — 0.8% и 18.5% суммарных показателей фитопланктона.

В отличие от 2002 г., численность зеленых водорослей в планктоне в 2004 г. была гораздо меньше. Доминировали вольвоксовые *P. morum*, *Chlamydomonas* sp.sp., *Ph. lenticularis*, хлорококковые *C. rectangularis*, *C. tetrapedia*, *Micractinium pusillum*. Вид *C. multifilis*, который столь массово развивалась в 2002 г., в 2004 г. не был обнаружен. Эвгленовые водоросли встречались эпизодически и были представлены теми же видами, что и во время первого максимума.

С начала сентября численность и биомасса фитопланктона начали снижаться и далее подъемов не наблюдалось.

5.5. Сравнительный анализ особенностей сезонной динамики фитопланктона в различных биотопах мелководий

Таким образом, среднее число видов водорослей на 1-у пробу в разных биотопах мелководий Куйбышевского водохранилища мало меняется в течение вегетационного периода и крайне мало зависит от колебаний общей численности и биомассы. Как в 2002 г., так и в 2004 г. ход сезонных изменений общей биомассы и численности фитопланктона в зарослях макрофитов мало отличался от открытых участков водохранилища и в течение вегетационного сезона на всех исследованных участках наблюдались два пика с максимумами в июне–июле и в конце августа. Сроки наступления этих пиков непосредственно зависели от метеорологических условий и колебания уровня воды (рис. 21, 22).

По нашим наблюдениям, развитие планктонных водорослей в зарослях происходит параллельно с сезонным формированием растительных биотопов. В начале лета, пока высшая водная растительность развита в малой степени, качественный и количественный состав фитопланктона на участках с зарослями и открытой воды отличались незначительно.

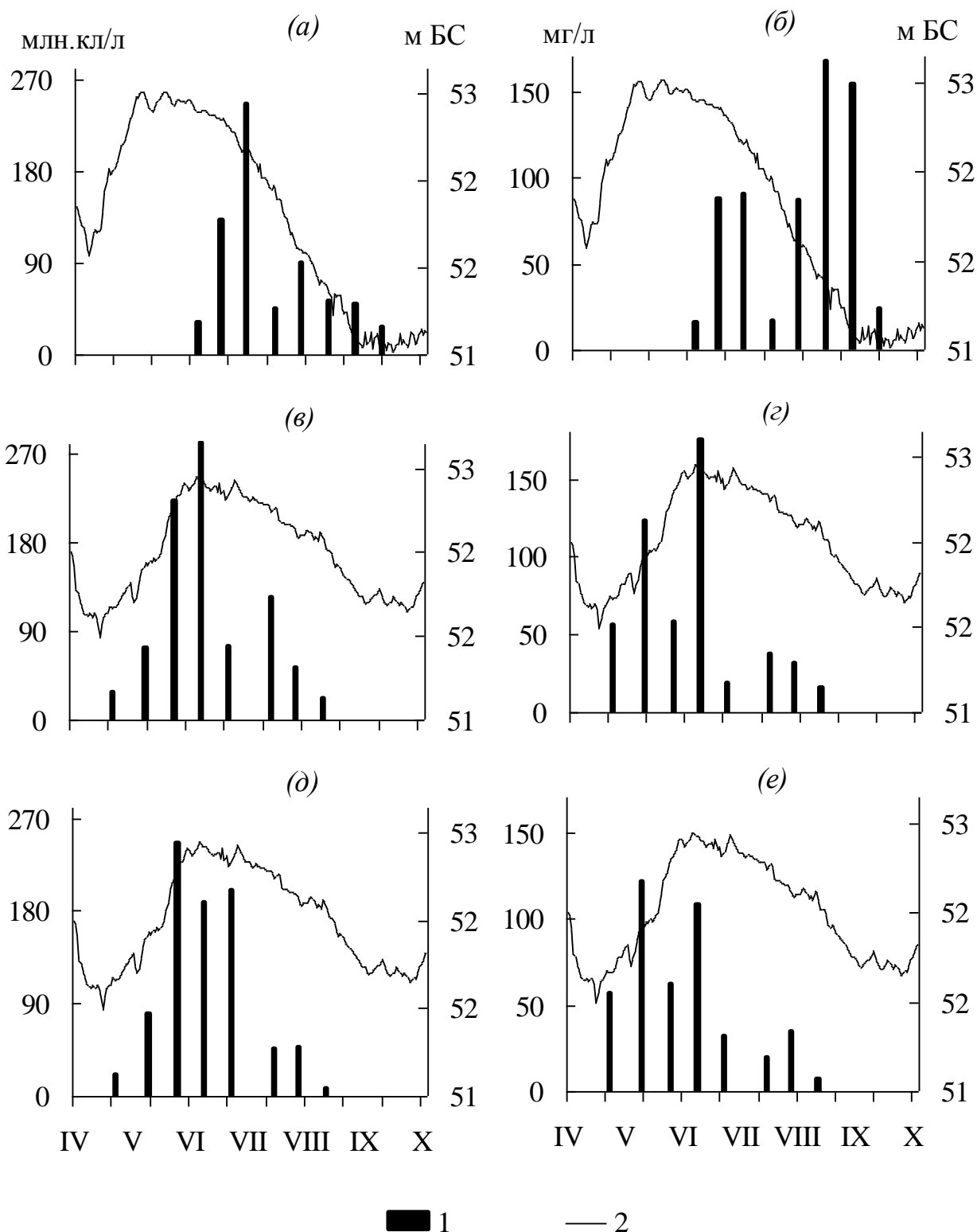


Рис. 21. Динамика количественных показателей (1) фитопланктона (общей численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л)) и уровня воды (2) на участке 1 (Победилово): *а, б* — заросли рогоза в 2002 г.; *в, г* — заросли рогоза в 2004 г.; *д, е* — открытое мелководье в 2004 г.

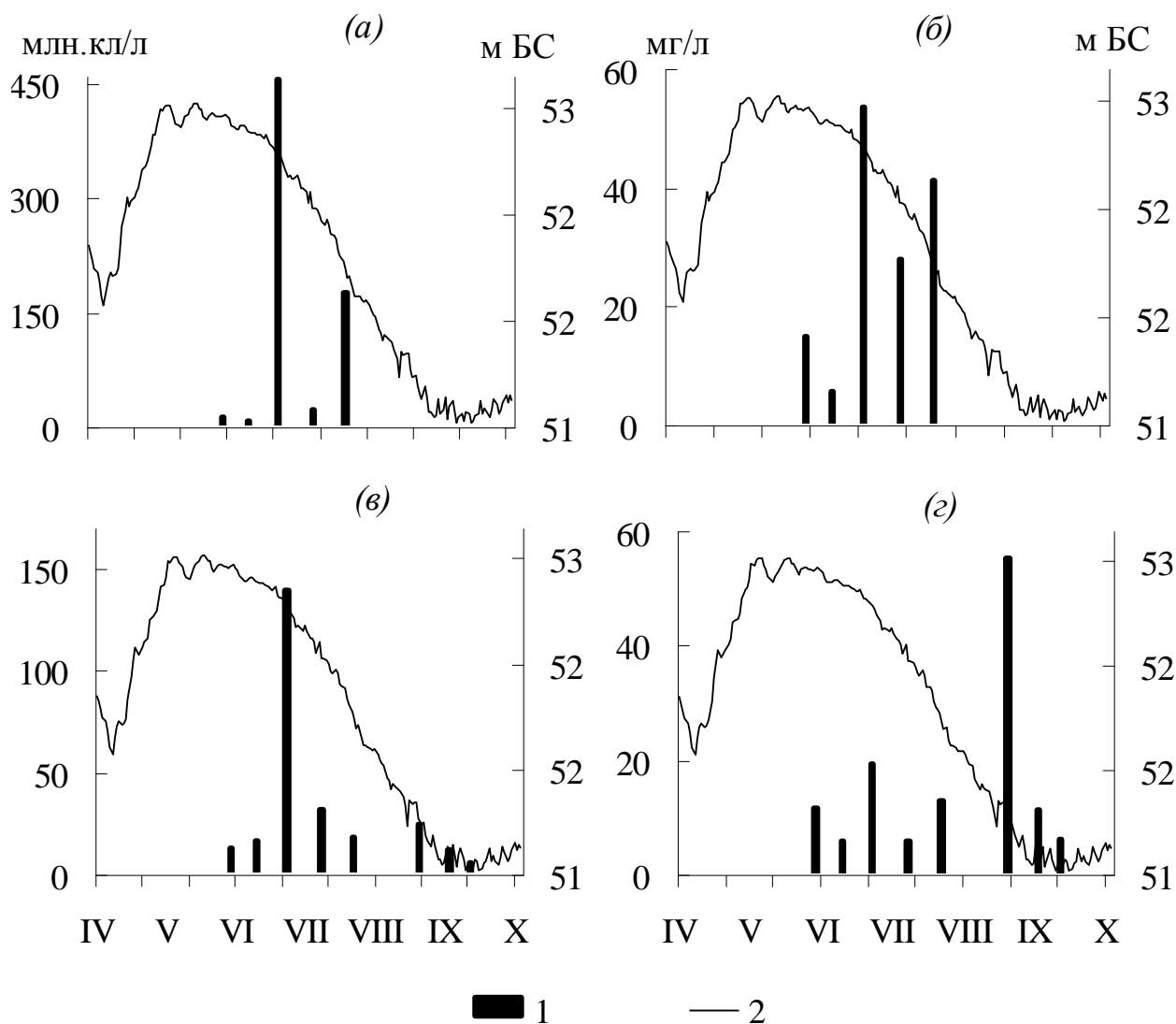


Рис. 22. Динамика количественных показателей (1) фитопланктона (общей численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л)) и уровня воды (2) на участке 2 (Саралинский) в 2002 г.:
а, б — заросли рогаза; *в, г* — открытое мелководье.

Общая численность в этот период была невысокой и определялась развитием центральных диатомовых, сине-зеленых и вольвоксовых водорослей. С началом роста макрофитов к фитопланктону в зарослях присоединялись виды эпипелона и эпифитона (виды пеннатных диатомовых, обрывки зеленых нитчатых и десмидиевые водоросли). С разрастанием макрофитов продукция зеленых фотосинтезирующих водорослей лимитируется низкой освещенностью. Содержание эвгленовых, динофитовых и диатомовых водорослей, то есть подвижных и миксотрофных форм, которые сами могут определить наиболее благоприятное местонахождение для себя, напротив, возрастает.

На мелководьях Куйбышевского водохранилища, особенно на участках, подверженных антропогенному загрязнению, содержание биогенных веществ в воде содержится в избытке, и их концентрация не служит лимитирующим фактором для водорослей. В середине лета в зарослях формируется альгоценоз, отличающийся от фитопланктона открытого мелководья, что было особенно заметно на участке 1 (Победилово), относительно изолированном от пелагиали водохранилища и с более замедленным стоком, а также в периоды стабильности водных масс.

Зона по внешнему краю зарослей, где происходит интенсивный контакт с открытой водой и где существенно увеличивается роль истинного фитопланктона, характеризуется наиболее высоким видовым богатством и обилием водорослей. Для этой зоны характерно наличие «краевого эффекта», то есть имеется тенденция к увеличению биоразнообразия и количественных показателей в зоне смешения.

Несмотря на то, что в ходе исследований удалось выявить доминирующие комплексы и структуру фитопланктона прибрежных биотопов Куйбышевского водохранилища, нельзя утверждать, что сообщества фитопланктона в зарослях макрофитов постоянны, состав и продукция водорослей в них варьирует в зависимости от метеорологических условий, степени затенения, морфологии берегов и колебания уровня воды. В условиях водохранилища все процессы развития в сообществах организмов, направленные на создание структурно-функционального порядка, систематически прерываются различными нарушениями (половодье, дождевые паводки, засуха, образование наносов и т.д.). Сформировавшиеся сообщества, в первую очередь, из-за колебаний уровня воды, постоянно трансформируются, и это не позволяет выявить четкие границы сообществ в разных биотопах. Структура сообществ планктонных водорослей, которые формируются в определенных типах биотопов, в условиях водохранилища постоянно подвергаются нарушению.

Многими исследователями (Коган и др., 1976; Гуревич, 1973) отмечены альгицидные свойства высших водных растений, препятствующие развитию сине-зеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды. Также показано (Ивлев, 1950; Смирнова-Гараева, 1980), что на массовое развитие сине-зеленых водорослей отрицательно влияет высокая концентрация кислорода, наблюдаемая в зарослях высших водных растений. В Куйбышевском водохранилище, особенно на участках с более интенсивной динамикой водных масс (участок 2, Саралинский)

влияние макрофитов на вегетацию сине-зеленых водорослей выражено крайне слабо. В результате сгонно-нагонных явлений у внешнего края зарослей сине-зеленые водоросли эпизодически накапливаются, образуя там очень высокие концентрации.

Также в периоды, когда в водохранилище по разным причинам наблюдается резкое повышение уровня воды, интенсивная динамика водных масс способствует повсеместному распространению жгутиковых гетеротрофных эвгленовых, динофитовых и криптомонадовых водорослей, которые развиваются преимущественно в зарослях макрофитов.

На развитие сообществ водорослей также влияют и сезонные особенности гидрологического режима водохранилища. Как было отмечено выше (см. главу 2), уровеньный режим 2002 и 2004 гг. значительно различался. Уровень воды в 2002 г. весной и на протяжении лета был довольно высоким (>5 м). Также этот год отличался холодной весной и превышением нормы осадков в 1.5–2 раза. Развитие сине-зеленых водорослей не превышало показателей, характерных для мезосапробной зоны загрязнения. К концу лета 2002 г. понижение уровня воды < 51.5 м привело к осенней вспышке численности и биомассы вольвоксовых водорослей, которая продолжалась и весной следующего года. К концу лета — началу осени в силу своих физиологических особенностей сине-зеленые водоросли прекращают развиваться, их массовое развитие в водохранилище в этот период обычно не наблюдается. Таким образом, понижение уровня воды в водохранилище неизбежно приводит к массовому развитию фитопланктона, если не сине-зеленых, то видов из других отделов, представители которых могут быть индикаторами более высоких зон сапробности.

2004 г. оказался одним из самых теплых за последние 30 лет, максимальный уровень воды наступил на месяц позже, чем в 2002 г. и продержался на отметке близкой 53 м до первой декады августа. В отличие от 2002 г. концентрация зеленых водорослей в планктоне было гораздо ниже, вида *C. globosa*, которая столь массово развивалась в 2002 г., в 2004 г. не было обнаружено. С начала сентября численность и биомасса фитопланктона начала снижаться и далее подъемов не наблюдалось.

Таким образом, как сезонные, так и любые флюктуации уровня воды в Куйбышевском водохранилище в первую очередь отражаются на сообществах фитопланктона прибрежных мелководий, причем в одинаковой степени как в зарослях макрофитов, так и на открытом

мелководье. Формирование структуры сообществ и количественные показатели фитопланктона мелководий Куйбышевского водохранилища зависят главным образом, от концентрации биогенных веществ, а также от рельефа, проточности и динамики водных масс, степени зарастания высшей водной растительностью прибрежной мелководно-осушной зоны.

6. СЕЗОННАЯ, МЕЖГОДОВАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА МЕЛКОВОДИЙ В СВЯЗИ С РЕЖИМОМ УРОВНЯ

Сезонные изменения продуктивности фитопланктона водохранилищ, как и других водоемов, можно объяснить динамикой погодных и гидрологических условий (Минеева, Пырина, 1986; Пырина, Минеева, 1990). Причины и механизмы межгодовых вариаций продуктивности фитопланктона в один и тот же биологический сезон разных лет остаются пока недостаточно раскрытыми.

В данном разделе проанализированы результаты многолетних исследований сезонной динамики фитопланктона мелководных участков Волжско-Камского плеса (приустьевой участок р. Меша) Куйбышевского водохранилища в зависимости от гидрологических условий. В работе использованы данные за 1975, 1981–1984 гг. (Экология ..., 1989; Паутова, Номоконова, 1994), а также собственные материалы, полученные в 1988–1990 и 2002 гг. Сведения по гидрохимическому и гидрологическому режиму водохранилища, а также по метеорологическим условиям района исследований были собраны автором, также использованы данные из литературы (Гидрометеорологический ..., 1978; Паутова, Номоконова, 1994). Особое внимание в сообщении уделено сравнительному анализу динамики сине-зеленых водорослей в связи с меняющимся уровнем режимом из года в год в Куйбышевском водохранилище.

6.1. Особенности гидрометеорологических условий в водохранилище (в период исследования)

Как уже говорилось, одна из главных особенностей Куйбышевского водохранилища – высокая амплитуда сезонного колебания уровня воды, обычно превышающая 5 м (Куйбышевское ..., 1983). Годовой ход уровня воды водохранилища обусловлен величиной притока и стока воды. Ежегодно в течение весеннего половодья водохранилище наполняется до максимальных отметок, затем в течение 2–3 месяцев уровень удерживается на отметке близкой к нормальному подпорному уровню (53 м). Начиная с июля уровень постепенно понижается к началу ледостава до отметок 48–49 м. Снижение уровня воды сопровождается большими изменениями морфологических, гидрологических, биолого-продукционных и других параметров водохранилища, особенно в его мелководных участках (Гидрометеорологический ..., 1978).

Весенний прогрев и осеннее охлаждение воды в разные годы проходят с различной интенсивностью в зависимости от синоптических процессов в атмосфере, а также от величин притока воды с верховий Волги и Камы, расхода через плотину Волжской ГЭС и, соответственно, колебания объема и уровня воды, а также проточности водохранилища (табл. 21). Смена водных масс в водохранилище в течение года осуществляется >3 раз, в отдельные годы – до 6 раз. Наиболее интенсивный расход воды характерен для мая, летом и осенью он значительно меньше.

В ряду рассмотренных нами лет самыми низкими уровнями и объемами воды на протяжении всего периода открытой воды отличались в 1975 и в 1989 г. (табл. 21; рис. 23). Напротив, 1990 г. выделялся наибольшим уровнем и объемом водных масс в водохранилище (приход воды на протяжении всего безледного периода был выше среднееголетнего). 1984 г. отличался минимальной амплитудой колебания уровня воды и чрезвычайно низким уровнем воды весной. Максимальный подъем наблюдался в осенний период за счет интенсивного наполнения из выше расположенных водохранилищ.

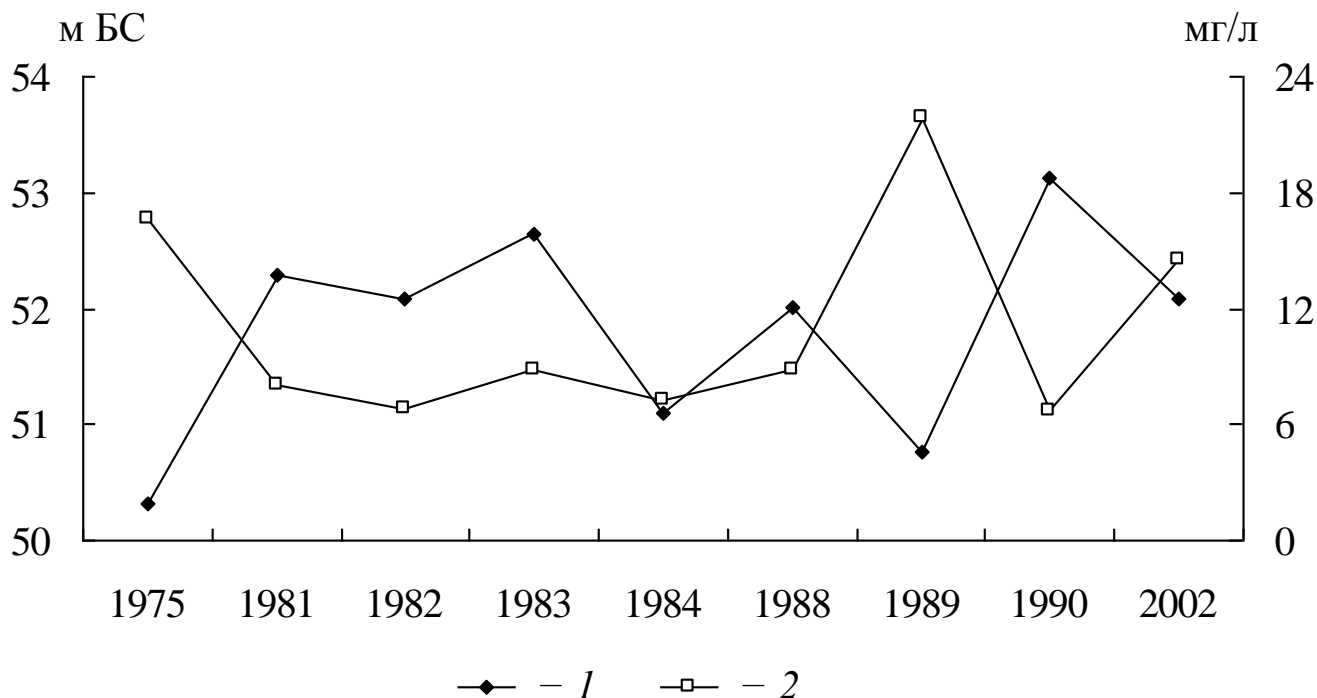


Рис. 23. Динамика среднегодовых уровней воды (1) и общей биомассы фитопланктона (2) в Волжско-Камском плесе в 1975–2002 гг.

Таблица 21. Гидрологические показатели Куйбышевского водохранилища и среднегодовая биомасса, мг/л, фитопланктона Волжско-Камского плеса (прочерк — отсутствие данных)

Показатель	1975 г.	1981 г.	1982 г.	1983 г.	1984 г.	1988 г.	1989 г.	1990 г.
Уровень воды (среднее значение за год), м, БС	50.3	52.3	52.1	52.6	51.1	52.0	50.8	53.1
Коэффициент условного водообмена (средне - годовой)	2.9	4.0	4.2	3.8	4.7	—	—	—
Месяц, в котором наблюдался максимальный уровень воды	IV	Y	Y	IV	IV-Y	Y	VI	III-IV
Месяц, в котором наблюдался минимальный уровень воды	I	II-III	II-III	II	III	II	I	II
Водность года	Мало-водный	Много-водный	Средне-водный	Средне-водный	Мало-водный	Средне-водный	Мало-водный	Много-водный
Суммарный приток (основной и боковой приток, осадки), км ³ , и их отклонения от среднеголетних значений, %	165.6 (-33.6)	294.0 (+17.8)	233.0 (-6.6)	247.0 (-1.0)	221.0 (-11.4)	209.0 (-16.2)	217.0 (-22.2)	338.0 (+4.0)
Осадки, км ³ , и их отклонения от среднеголетних значений, %*	1.8(-32.0)	2.2(-17.7)	2.7 (1.9)	2.9 (+10.2)	2.2(-16.2)	2.5 (-4.5)	—	—
Среднегодовая биомасса, мг/л фитопланктона	16.7±2.3	8.1±1.8	6.8±2.4	8.8±1.9	7.2±3.3	8.9±1.8	21.8±5.2	6.8±1.3

* — по: (Динамика ..., 1991)

Годы также различались по характеру наполнения и сработки воды в водохранилище. Весеннее наполнение до максимальных для каждого года отметок самым ранним было в 1990 г. (в конце марта), поздним — в 1989 г. (в июне). Минимальное снижение уровня воды к осени наблюдалось в 1983 и 1990 гг., а в 1990 г. его практически не было.

В данной главе более подробно рассмотрены гидрометеорологические условия 1988–1990 гг. Если сравнивать отдельные сезоны в эти годы, то очень сильно различались весенние процессы, определяющие начало развития фитопланктона.

Весна **1988** г. была затяжной, дождливой и беспокойной по ветровому режиму. Окончание ледостава и очищение ото льда произошло в сроки, близкие к среднемноголетним. Переход через 10°C воды наблюдался 25 мая (рис. 24). Начало лета характеризовалось антициклонической циркуляцией, позднее лето — циклонами с ливневыми осадками. Наибольший прогрев наблюдался раньше обычного на 4–10 суток, температура в июне и июле превышала среднюю на 0.5 и 3.4°C соответственно, в августе — примерно на 1°C , в конце сентября приблизилась к норме. Выше 20°C она удерживалась с 27 июня до 4 сентября. Сработка водохранилища началась в конце июня и постепенно продолжалась до ледостава. Водность была меньше среднемноголетней, приток воды был ниже стока, в результате объем воды за сезон уменьшился в 2 раза. Осень выдалась спокойной и теплой (Паутова, Номоконова, 1994).

Весной **1989** г. очищение водоема ото льда произошло в третьей декаде апреля, т.е. в сроки, близкие к средним многолетним. В течение мая погода определялась циклонами с большим количеством осадков, в третьей декаде с антициклоном пришла волна холода. Переход температуры воды через 10°C наблюдался 14–20 мая. При маловодности весны уровень воды оставался ниже нормы. Наполнение водохранилища продолжалось до второй декады июня. Достигнутый уровень был ниже нормы на 1.1 м. Затем началась сработка, и к концу сентября он упал на 2.6 м. Благодаря жаркой погоде температура воды через 20°C перешла уже 11 июня (раньше, чем в предыдущие годы) и удерживалась до 28 августа. Температура воды значительно превышала среднемноголетние показатели. Третья декада июня, июль и август отличались циклоническим типом циркуляции воздушных масс (Паутова, Номоконова, 1994).

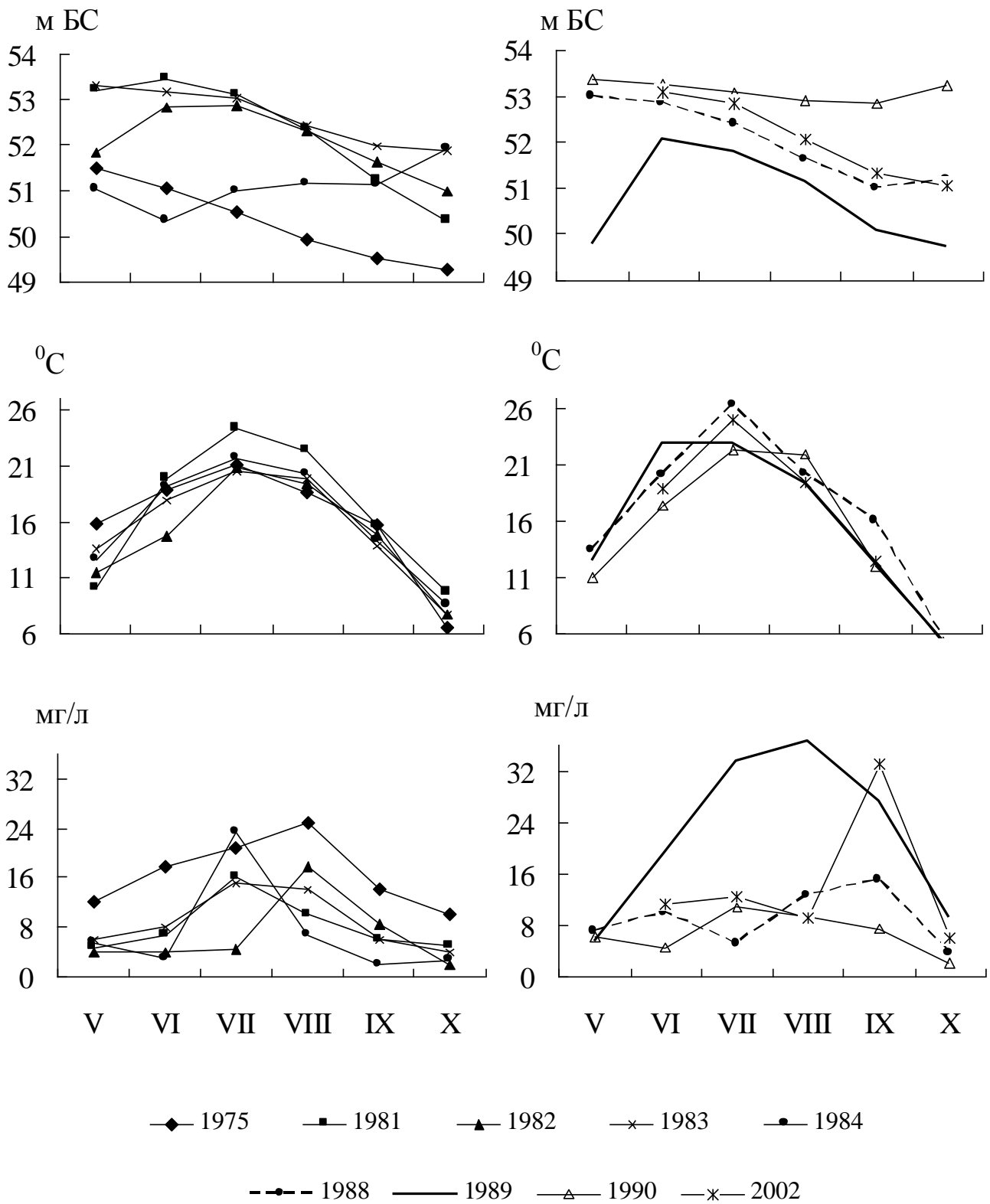


Рис. 24. Динамика уровня режима (м БС), температуры воды (°С) и общей биомассы (мг/л) фитопланктона Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 1975–2002 гг.

Необычайно рано началась весна в 1990 г. Весенний паводок при ранней весне прошел раньше обычного, приход воды превысил средний многолетний объем, и наполнение водохранилища проходило раньше обычных сроков. Уровень воды до конца года превышал средние значения. Очищение водоема ото льда произошло также рано – в первой половине апреля, но затем прогрев воды замедлился, и температура воды летом оказалась ниже, чем в 1989 г. Из-за прохождения циклонов к середине мая температура воды достигла лишь 11.8°C. Также наблюдалось усиление ветрового перемешивания водных масс в водохранилище. Весна 1990 г. оказалась затяжной, температура воды через 10°C перешла 14 мая, а через 20°C – только 8 июля. Летний прогрев воды не превышал 22.4°C. В октябре прошел осенний паводок, также повысился уровень воды в водохранилище. Осенью этого года приход воды в водохранилище был самым высоким (Паутова, Номоконова, 1994).

Гидрометеорологические условия 2002 г. рассмотрены в главе 5 (Государственный ..., 2003).

По нашим наблюдениям, начиная с июня, температура воды находится в отрицательной связи с водностью: в 1989 г. она была выше среднемноголетней, а в 1990 г. – ниже. Таким образом, если по водности можно выделить как относительно маловодный 1989 г. и многоводный 1990 г., то по термическим условиям на протяжении всего периода открытой воды относительно жаркого и холодного года в этом ряду наблюдений нет.

6.2. Сезонная динамика фитопланктона

Динамика сообществ фитопланктона в вегетационный период определяется, главным образом, сезонными изменениями гидрометеорологических условий. Фитопланктон слабо развит под заснеженным льдом зимой и беден в паводковых водах при высокой их мутности и сильном течении. С возникновением термической стратификации, имеющей неустойчивый характер на протяжении всего периода открытой воды, увеличивается обилие зеленых и диатомовых водорослей. К концу весны при массовом развитии зоопланктона численность водорослей обычно снижается и наступает непродолжительная фаза «чистой воды». При дальнейшем прогреве водных масс до 20°C и выше интенсивно развиваются сине-зеленые водоросли, которые определяют облик фитопланктона в озеровидных расширениях водохранилища, нередко вплоть до ледостава. Наряду с ними летом интенсивно развиваются зеленые и диатомовые водоросли.

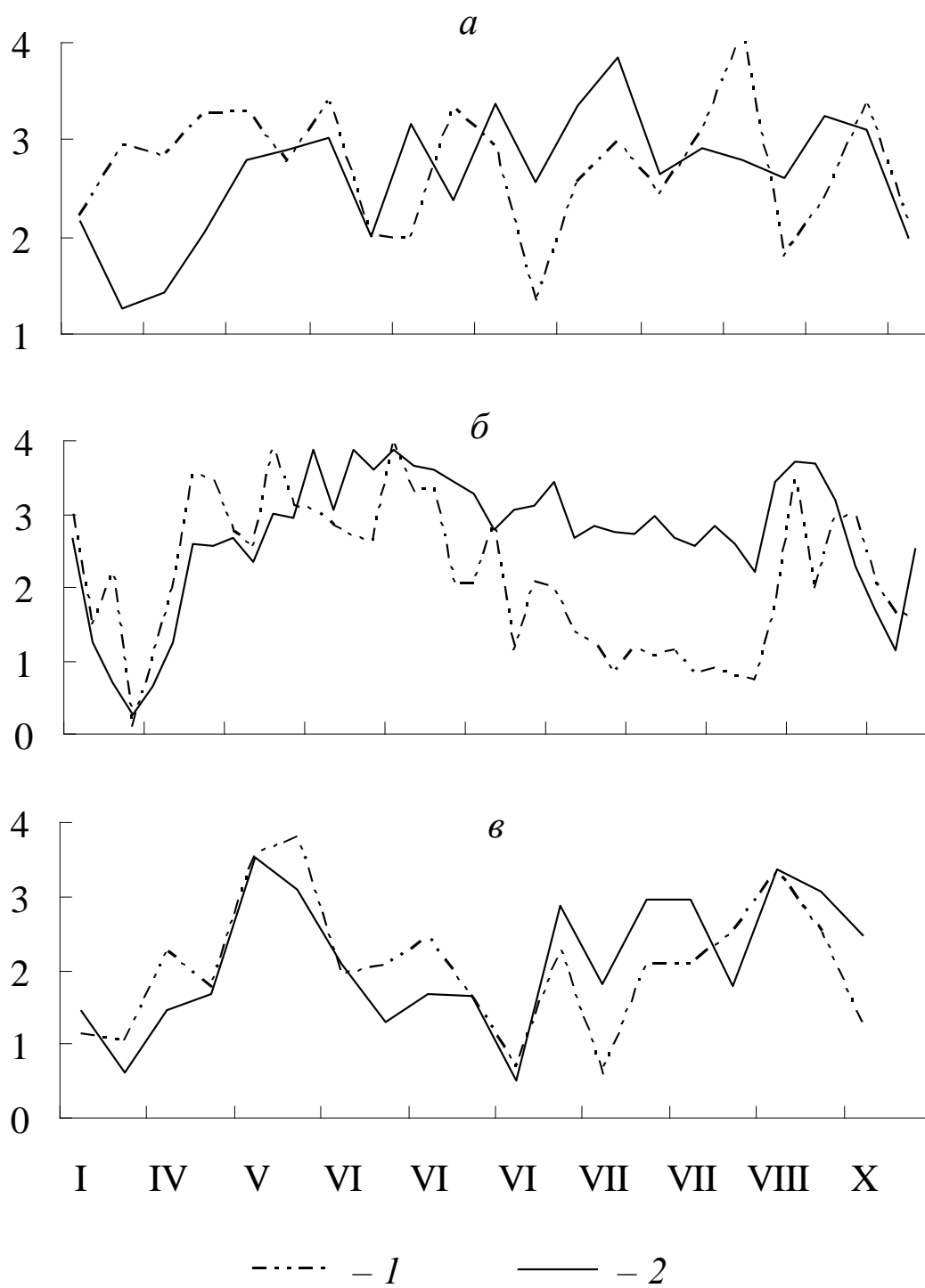


Рис. 25. Динамика индекса Шеннона (бит/экз.) по численности (1) и по биомассе (2) фитопланктона в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища: *a* — 1988 г., *б* — 1989 г., *в* — 1990 г.

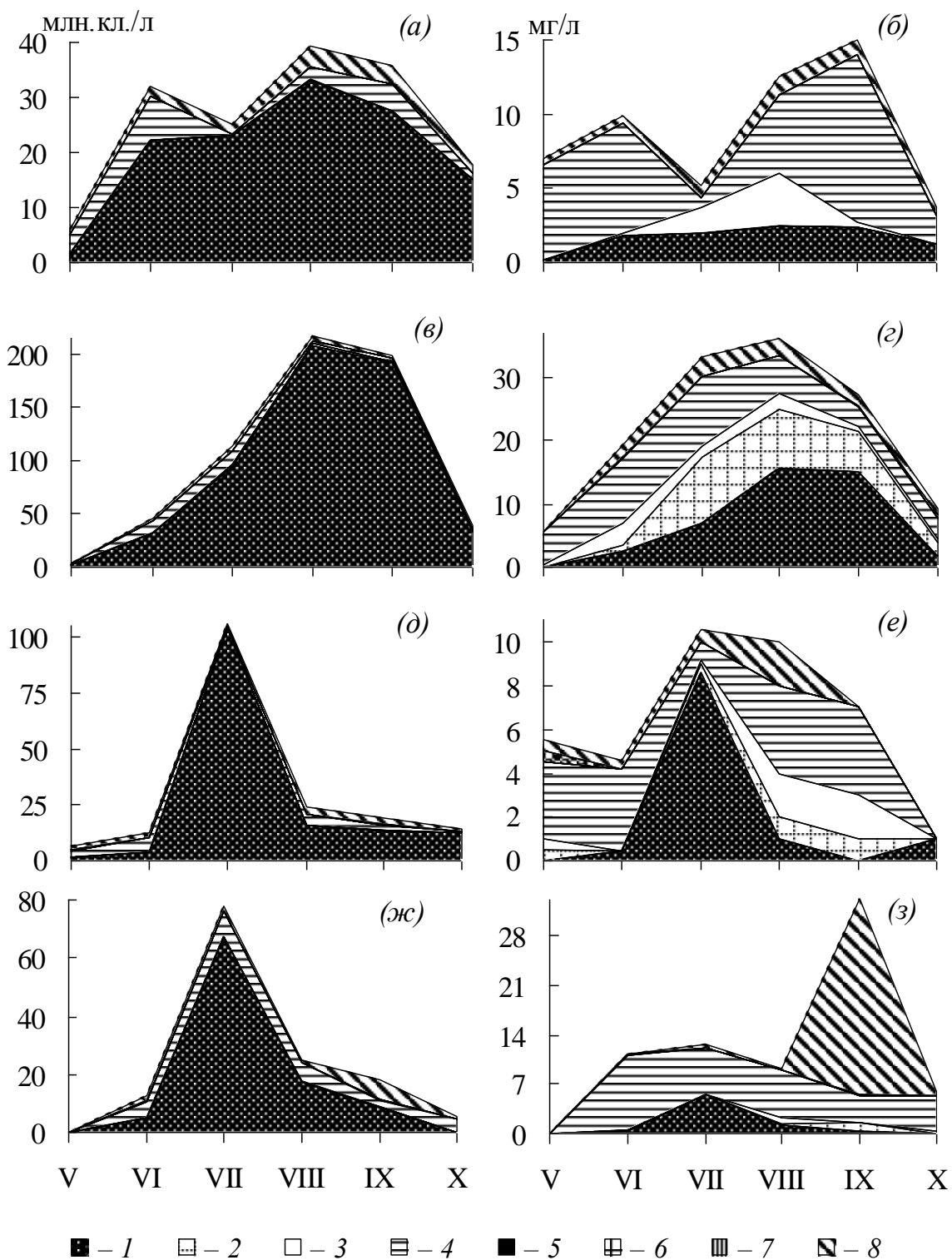


Рис. 26. Динамика общей численности (млн. кл./л), и биомассы (мг/л), основных групп фитопланктона Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища: *а, б* – 1988 г., *в, г* – 1989 г., *д, е* – 1990 г., *ж, з* – 2002 г.: 1 – сине-зеленые, 2 – эвгленовые, 3 – динофитовые, 4 – диатомовые, 5 – желтозеленые, 6 – криптофитовые, 7 – золотистые, 8 – зеленые.

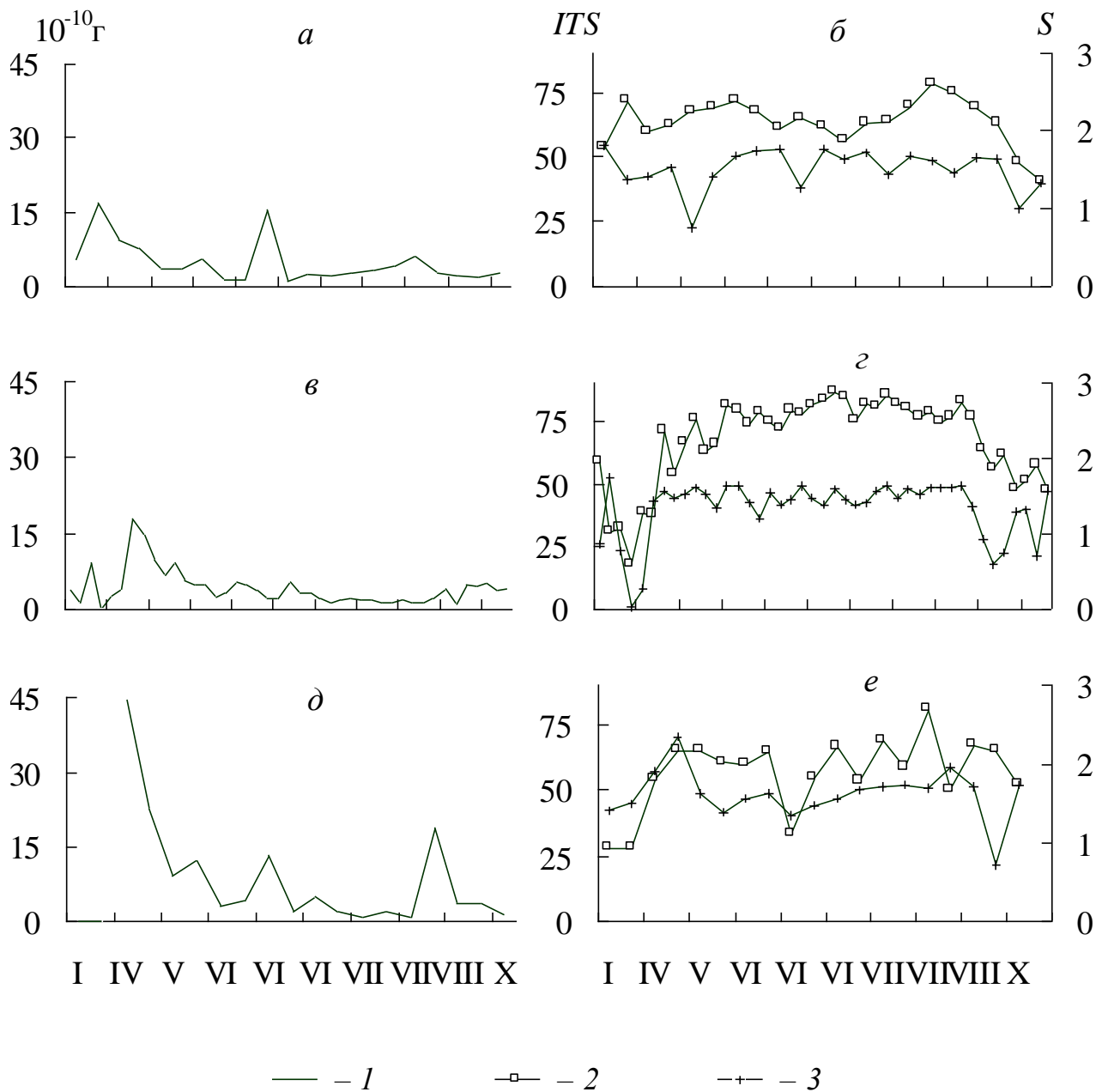


Рис. 27. Динамика средней массы (10^{-10} г) клеток водорослей (1), индексов трофности (ITS, 2) и сапробности по биомассе (S, 3) в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища в разные годы:
а, б — 1988 г., в, г — 1989 г., д, е — 1990 г.

В отдельные годы диатомовые регистрируются в концентрациях, позволяющих говорить об осеннем максимуме в развитии фитопланктона (Экология ..., 1989; Халиуллина и др., 2002).

По многолетним наблюдениям в фитопланктоне Волжско-Камского плеса зимой и ранней весной в водорослевом комплексе доминируют *A islandica* и *Oscillatoria planctonica*, в весенне-летний период — *A. islandica*, *A. italica*, *S. hantzschii*, *C. comta*, *D. elongatum*, *N. palea*, *N. acicularis*, *A.*

flos-aquae, в летне-осенний период — *A. islandica*, *A. italica*, *S. hantzschii*, *A. flos-aquae*, *An. flos-aquae*, *An. scheremetievi*, *M. aeruginosa*, *Microcystis pulverea*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Sc. quadriquadra*, *Tetrastrum triacantum*, *Kirchneriella lunaris*, *T. volvocina*, *Trachelomonas planctonica*. Видовое разнообразие фитопланктона в течение всего вегетационного периода остается высоким, что подтверждается величинами индекса Шеннона (рис. 25).

В сезонной динамике фитопланктона наблюдаются два пика численности и биомассы – весной–летом и летом–осенью, в периоды которых достигаются максимальные значения численности (308.6 млн. кл./л) и биомассы (44.0 мг/л) (рис. 26). В летне-осенний период «цветение» воды связано с массовым развитием сине-зеленых водорослей родов *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*. Воды Волжско–Камского плеса в течение большей части вегетационного сезона относятся к β -мезасапробному типу и соответствуют умеренно-загрязненной зоне (рис. 27).

6.3. Межгодовая динамика фитопланктона

При стабильном характере сезонной сукцессии доминирующих в фитопланктоне Куйбышевского водохранилища видов водорослей резко различается по годам их продуктивность (рис. 28, 29; табл. 22). В зависимости от водности в Куйбышевском водохранилище изменяется направленность развития фитопланктона. На фоне межгодовых флуктуаций фитопланктона выявляется определенный тренд в изменениях количественных показателей. Увеличение продуктивности фитопланктона по времени совпадает с окончанием многоводной фазы, характерной для европейской части России, циклических колебаний увлажненности, когда повышается интенсивность потока биогенов с водосбора и накопление их в донных отложениях водохранилищ.

К настоящему времени анализу межгодовой изменчивости фитопланктона в озерах и водохранилищах посвящено много работ, в которых рассмотрены самые разнообразные зависимости от температуры, прозрачности и других факторов, включая солнечную и геомагнитную активность (Kalff, Knoechel, 1978; Левич, 1980, 1989; Михеева, 1983; Силкин, Хайлов, 1988; Трифонова, 1986; Sommer et al., 1986; Tailing, Heneu, 1988; Reynolds, 1990; Девяткин, Вайновский, 1993; George, Hewitt, 1998; Девяткин и др., 1996, 2000 а, б, 2001; Пырина, 2000; George, 2002; Минеева, 2004 и др.).

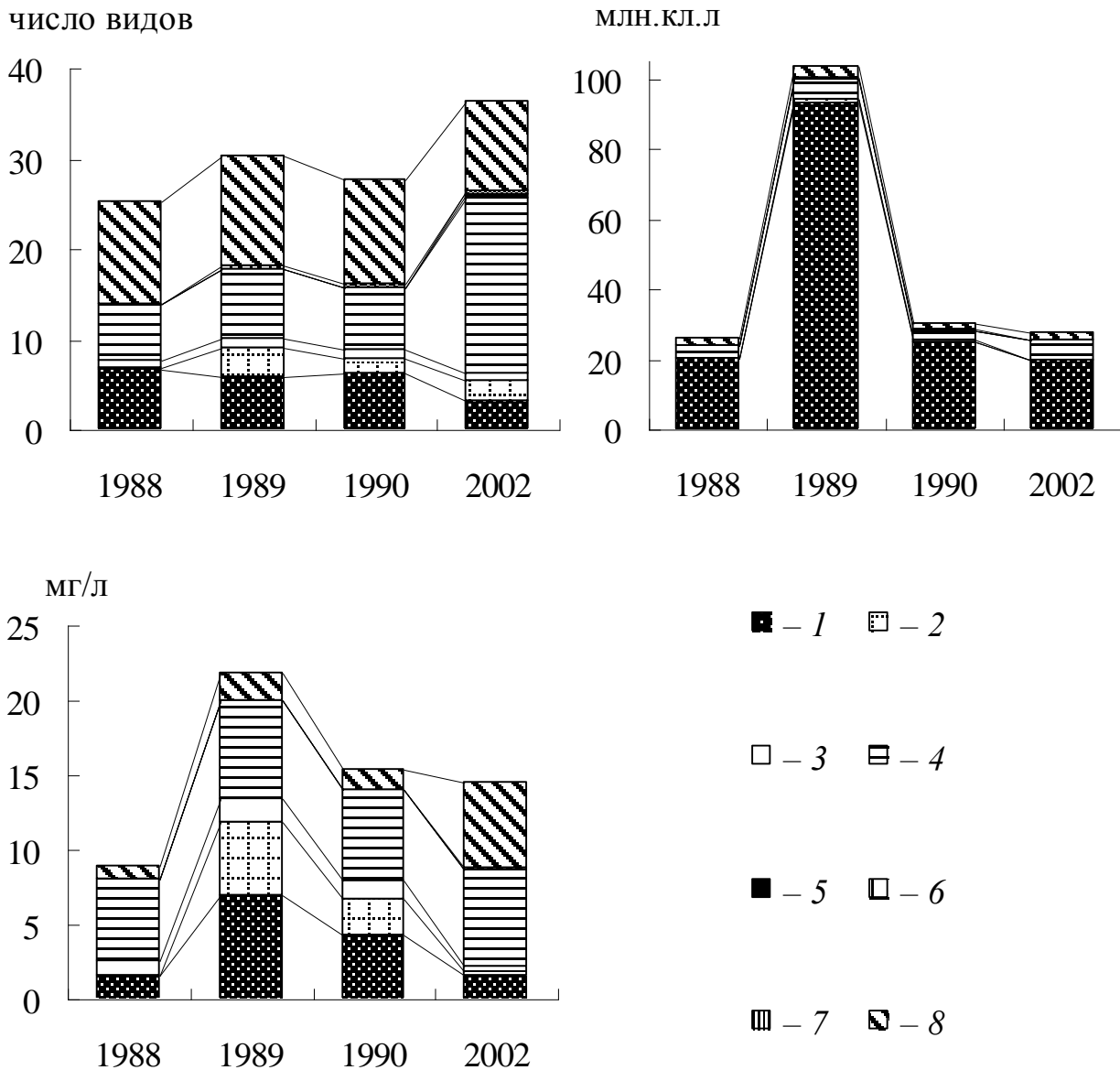


Рис. 28. Среднегодовые показатели видового разнообразия (число видов), численности (млн. кл./л) и биомассы (мг/л) фитопланктона в Волжско-Камском плесе (1988–2002 гг.):

1 — сине-зеленые, 2 — эвгленовые, 3 — динофитовые, 4 — диатомовые, 5 — желтозеленые, 6 — криптофитовые, 7 — золотистые, 8 — зеленые.

По литературным данным, результаты корреляционного анализа выявляют слабую связь содержания хлорофилла «а» от гидрометеорологических показателей Волжских водохранилищ. Более или менее значимое влияние обнаружено лишь для температуры воды и скорости ветра. Также отмечена связь межгодовых колебаний концентрации хлорофилла «а» с показателями водности водохранилищ. Наибольшие количественные показатели фитопланктона наблюдаются в годы с низким уровнем воды (Экология ..., 1989; Паутова, Номоконова,

1994; Минеева, 2004). В ряду рассмотренных нами лет таковыми были 1975 и 1989 гг.

Температура воды, безусловно, в значительной степени определяет различия по годам продолжительности отдельных сезонов. В летний период температура воды, суммарная численность, биомасса фитопланктона и его основных систематических групп (за исключением хризофитовых) на рассматриваемой акватории Куйбышевского водохранилища характеризуются положительной корреляционной связью ($p < 0.03$). Однако значительные вариации содержания фитопланктона при близких термических условиях разных лет указывают, что его изменения регулируются другими факторами. Кроме того, при близких температурах воды в разные годы средние и максимальные концентрации фитопланктона различаются во много раз. Полагают (Минеева, 2004), что среди возможных факторов наиболее вероятны в этом плане условия, определяющие пятнистость в горизонтальном распределении водорослей, или кратковременные нарушения стабильности водных масс.

Как показано в главе 5, «цветение» и признаки эвтрофирования водохранилища всегда начинаются в мелководных зонах, где ветровое перемешивание обеспечивает подток биогенных веществ в зону фотосинтеза. Также их развитию благоприятствует достаточно высокая температура воды на этих участках на протяжении большей части периода вегетации. Доминирующие виды водорослей в летне-осенний период формируют сообщества водорослей в водохранилище и в начале вегетационного сезона следующего года. По нашим наблюдениям, дальнейшее развитие фитопланктона и его состав зависят, главным образом, от уровня режима. Понижение уровня воды неуклонно приводит к превращению более глубоководных участков в мелководные, что делает более доступными для фитопланктона биогенные вещества, поступающие из донных отложений.

При повышении уровня воды биогенная нагрузка на водохранилище также повышается. Показано, что в многоводные годы увеличивается вынос минеральных элементов с водосборной площади, в частности увеличение концентраций некоторых биогенных элементов (общего фосфора) (Шилькрот, 1979). Дополнительным источником биогенных веществ в многоводные годы становятся залитые участки осушной зоны с остатками обильных зарослей высшей растительности, образовавшихся в предшествующие вегетационные сезоны. При таких условиях в водохранилище следовало бы ожидать интенсивной вспышки фитопланктона. Однако этого не наблюдается даже в годы с довольно благоприятными погодными условиями.

Таблица 22. Средняя численность (N , млн. кл./л) и биомасса (B , мг/л) основных систематических групп фитопланктона Волжско-Камского плеса Куйбышевского водохранилища в мае–октябре 1988–1990 и 2002 гг.

Отделы	N					B				
	1988 г.	1989 г.	1990 г.	2002 г.		1988 г.	1989 г.	1990 г.	2002 г.	
Сине-зеленые	19.4±3.9	95.5±15.2	38.9±26.6	19.8±12.3		1.6±1.1	7.1±1.2	3.1±2.2	1.5±1.0	
Эвгленовые	0.0±0.0	1.0±0.2	0.1±0.0	0.1±0.1		0.1±0.1	5.8±1.2	0.5±0.1	0.3±0.2	
Динофитовые	0.1±0.0	0.1±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0		1.0±0.6	1.9±0.5	0.3±0.2	0.3±0.2	
Диатомовые	3.3±0.9	7.3±1.2	3.3±1.1	5.5±1.0		5.5±1.4	7.7±1.0	2.6±0.6	6.5±1.1	
Зеленые	2.0±0.3	3.6±0.4	1.8±0.4	2.3±1.1		0.8±0.1	2.1±0.4	0.7±0.1	5.7±5.5	
Прочие	0.1±0.0	0.2±0.1	0.0±0.0	0.0±0.0		0.0±0.0	0.1±0.0	0.0±0.0	0.1±0.0	
Всего	24.9±4.2	107.7±15.3	44.3±26.3	27.7±12.9		9.0±2.4	24.7±2.7	7.2±2.1	14.4±4.8	

Известно, что многие из поступающих с поверхностным стоком биогенных элементов, в частности фосфор, мигрируют вместе со взвесью, которая, попадая в водохранилище, быстро оседает (Зиминова, 1967). В Куйбышевском водохранилище, как и в других мелководных перемешиваемых водоемах (Пырина, Сигарева, 1986), существенную роль в снабжении фитопланктона питательными веществами играют, очевидно, внутренние источники – взмученные со дна частицы или не успевший осесть детрит.

Также на функционирование фитопланктона мелководий Куйбышевского водохранилища влияют ветра, характер и степень воздействия которых зависят, в первую очередь, от глубин и площади мелководий, морфологии береговой линии и ряда других факторов. Наиболее интенсивные перестройки в сообществах планктонных водорослей происходят на участках с низкими берегами (Салахутдинов, Халиуллина, 1995). Ветра способствуют исчезновению температурной и кислородной стратификации, выносу водорослей из придонных слоев в поверхностные, что приводит к усилению продукционных процессов, увеличению фотического слоя воды. В то же время очень интенсивные ветра ведут к дестабилизации верхних слоев донных отложений, выносу детрита в пелагиаль, уменьшению прозрачности, что ведет к перестройке структуры и угнетению фитопланктонного сообщества прибрежных зон водохранилища. Наибольшему влиянию подвержены сообщества фитопланктона открытых мелководий. При нагонных ветрах в прибрежной зоне наблюдаются мощные скопления сине-зеленых водорослей.

С целью выяснения влияния интенсивных ветров на структуру фитопланктона в августе 1992 г. было проведено изучение структурных перестроек фитопланктона в течение суток в штормовых условиях. При штормовой погоде из доминантов почти полностью исчезли виды, приуроченные к поверхностным слоям 0–2 м (*An. flos-aquae* и *An. scheremetievi*). Численность планктонных водорослей, распределяющихся в слое 0–4 м (*A. flos-aquae*) снижалась в 10 раз. Однако сразу после окончания шторма их количество начинало восстанавливаться. Численность диатомовых водорослей, обитающих в слое 2 м – дно, оставалась практически без изменений. Проведенные исследования показали, что в условиях Куйбышевского водохранилища даже сильные ветра мало влияют на динамику количественных показателей фитопланктона. Массовое развитие сине-зеленых водорослей,

вызывающих «цветение» воды, не прерывается и лишь претерпевает кратковременные изменения (Салахутдинов, Халиуллина, 1995).

Также разные годы отличались степенью развития водорослей отдельных систематических групп и, соответственно, структурой альгоценозов по соотношению их численности и биомассы. Так, в 1983 г. при очень низком уровне воды в первой половине лета и при температуре воды выше среднего, общая биомасса фитопланктона составляла 25.0 мг/л. Во второй половине лета произошло искусственное заполнение Куйбышевского водохранилища водами выше расположенных водохранилищ выше отметки 52 м. Несмотря на то, что поступившая вода содержала в себе достаточное количество клеток фитопланктона и лето было жарким, общая биомасса фитопланктона уменьшилась до 3.0 мг/л. В дальнейшем в этом году возрастание биомассы водорослей не наблюдалось.

Чрезвычайно схожими по уровенному режиму были 1990 и 2002 г. (не ниже отметок 53 м) весной и на протяжении почти всего лета, хотя по метеорологическим условиям эти годы сильно различались (жаркая весна и дефицит атмосферных осадков в 1990 г., холодная весна и превышение нормы осадков в 1.5–2 раза в 2002 г.) (см. табл. 21, рис. 24). Однако, несмотря на это, динамика и состав фитопланктона были сходными (рис. 27). Развитие сине-зеленых водорослей не превышало показателей мезосапробной зоны загрязнения. К концу лета 2002 г. понижение уровня воды <51.5 м привело к осенней вспышке численности и биомассы вольвоксовых водорослей *C. multifilis* и видов рода *Chlamydomonas*, которая продолжалась и весной 2003 г. (см. главу 5). В этот период повысилось содержание в воде растворенных биогенных веществ. В 1990 г., по погодным условиям более благоприятном для развития фитопланктона, при поддержании уровня воды в водохранилище не ниже 53 м БС, повышение биомассы фитопланктона в течение всего лета и осени не наблюдалось. Таким образом, понижение уровня воды в водохранилище неизбежно приводит к массовому развитию фитопланктона, если не сине-зеленых, то видов из других отделов, индикаторов примерно такой же зоны сапробности.

В работе также оценивали достоверность различий показателей фитопланктона (числа видов, численности и биомассы водорослей, в том числе сине-зеленых) между вегетационными периодами (май–сентябрь) 1988, 1989, 1990 гг., различающихся по водности и по динамике уровня воды в весенний и летние периоды (1988 – средневодный, 1989 – маловодный, 1990 – многоводный; см. главу 5.1) с использованием анализа

ANOVA (Tukey HSD test). Были выявлены достоверные различия по количеству видов сине-зеленых между 1988 и 1990 гг. ($p < 0.0002$) и между 1989 и 1990 гг. ($p < 0.0002$). Также между указанными годами выявились различия по численности сине-зеленых (1988 и 1990 гг., $p < 0.03$; 1989 и 1990 гг., $p < 0.0002$). По биомассе выявлены несколько иные результаты – различались 1988 и 1990 гг. ($p < 0.005$), а также, 1989 и 1990 гг. ($p < 0.002$). Различия в уровне воды также отразились на общей численности и биомассы фитопланктона между 1988 и 1989 гг. и между 1989 и 1990 гг. ($p < 0.02$). Таким образом, статистический анализ также подтвердил, что рассмотренные годы, различающиеся по водности, динамике уровня воды и другим показателям, характеризовались разной степенью развития планктонных водорослей в вегетационный период. В 1989 г., отличающемся наиболее низким уровнем воды, разнообразие и количественные показатели сине-зеленых максимальные, а минимальные величины приходятся на многоводный 1990 г. Этот вывод подтверждается также результатами корреляционного анализа, показывающими обратные зависимости между уровнем воды и показателями фитопланктона (табл. 23).

Таблица 23. Величины коэффициента ранговой корреляции Спирмэна (r) и уровни их достоверности (p), рассчитанные с показателями фитопланктона и сине-зеленых водорослей (вегетационные периоды 19988, 1989 и 1990 гг.)

Показатель	r	p
Число таксонов фитопланктона	-0.40	< 0.002
Число таксонов сине-зеленых	-0.35	< 0.005
Численность фитопланктона	-0.51	< 0.00002
Численность сине-зеленых	-0.55	0.000004
Биомасса фитопланктона	-0.53	0.000008
Биомасса сине-зеленых	-0.52	0.0001

6.4. Многолетняя динамика сине-зеленых водорослей

Сине-зеленые водоросли — широко распространенные доминанты фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Их преобладание в планктоне — показатель высокого уровня трофности. Виды *M. aeruginosa*, *M. pulverea*, *An. flos-aquae*, *An. scheremetievi*, *A. flos-aquae* — одни из наиболее известных и хорошо изученных представителей сине-зеленых

водорослей, вызывающих «цветение» воды и оказывающих токсичное воздействие на гидробионтов. На рис. 29 и 30 показаны динамика биомассы основных возбудителей «цветения» воды Куйбышевского водохранилища в разные годы.

По нашим наблюдениям, при ранней и теплой весне и при относительно низком уровне воды (< 52 м) в начале вегетационного сезона, уже к середине лета фитопланктон в Куйбышевском водохранилище вызывает стойкое «цветение» воды, обусловленное развитием более токсичных видов сине-зеленых водорослей из родов *Microcystis* и *Anabaena*. Однако, при таких же метеорологических условиях, но при поддержании уровня воды не ниже 53 м показатели фитопланктона не превышают мезотрофного уровня, а «цветение» воды связано с развитием видов рода *Aphanizomenon*, отличающихся меньшей токсичностью их экзометаболитов для водных организмов (Водоросли ..., 1989; Toxic ..., 1999) по сравнению с представителями вышеназванных родов (рис. 30, 31).

Часто в пробах, собранных с поверхностных слоев воды, преобладает один вид сине-зеленых водорослей, тогда как в интегрированных пробах, охватывающих весь столб воды до дна, доминирующих видов сине-зеленых может быть несколько. В вегетационные периоды 1991–1993 и 1999 гг. была исследована суточная динамика численности и биомассы, а так же вертикальная миграция *M. aeruginosa* и *A. flos-aquae* в водах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. Пробы воды брали через каждые 2–3 ч. круглосуточно с глубин 0.5, 2.0, 4.0 и 7.0 м в русловой части и с глубин 0.5, 1.0, 1.5 м в прибрежных мелководьях (Халиуллина, 2002; 2004; 2006 а, б).

Численность и биомасса *M. aeruginosa* и *A. flos-aquae* в одних и тех же точках отбора и горизонтах водной толщи в течение суток существенно изменялись даже при отсутствии сгонно-нагонных, ветровых и стоковых перемещений воды. При наличии вышеупомянутых явлений характер суточной миграции также менялся незначительно. Для *M. aeruginosa* было характерно скопление в поверхностных слоях между 24–9 ч., причем большая часть находилась не на самой поверхности, а на глубине 0.5–2.0 м. К полудню наблюдалась массовая миграция водорослей к придонным слоям воды, после 15 ч. максимальное количество клеток *M. aeruginosa* обнаруживалось на горизонте 4–5 м и к вечеру – снова на глубинах 1.5–2.0 м. Такое поведение клеток *M. aeruginosa* ранее описывали и Л.А. Сиренко и П.Н. Кокырца (1981).

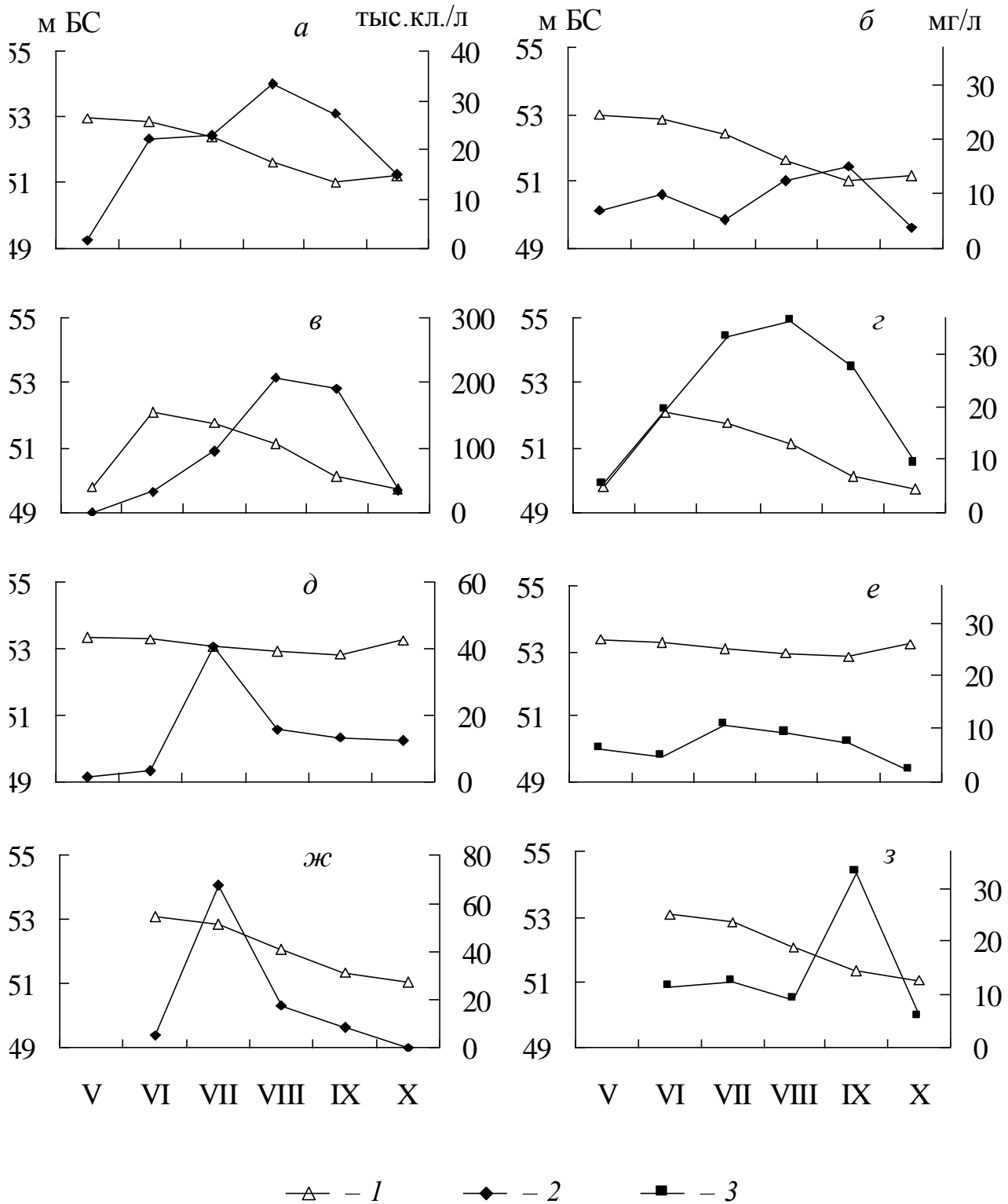


Рис. 29. Динамика уровня воды (м, БС), численности (тыс. кл./л) сине-зеленых водорослей и общей биомассы (мг/л) фитопланктона в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища за годы наблюдений: *а, б* — 1988 г., *в, г* — 1989 г., *д, е* — 1990 г., *ж, з* — 2002 г.; *1* — уровень воды, *2* — численность, *3* — общая биомасса.

Anabaena flos-aquae (3.2 мг/л)

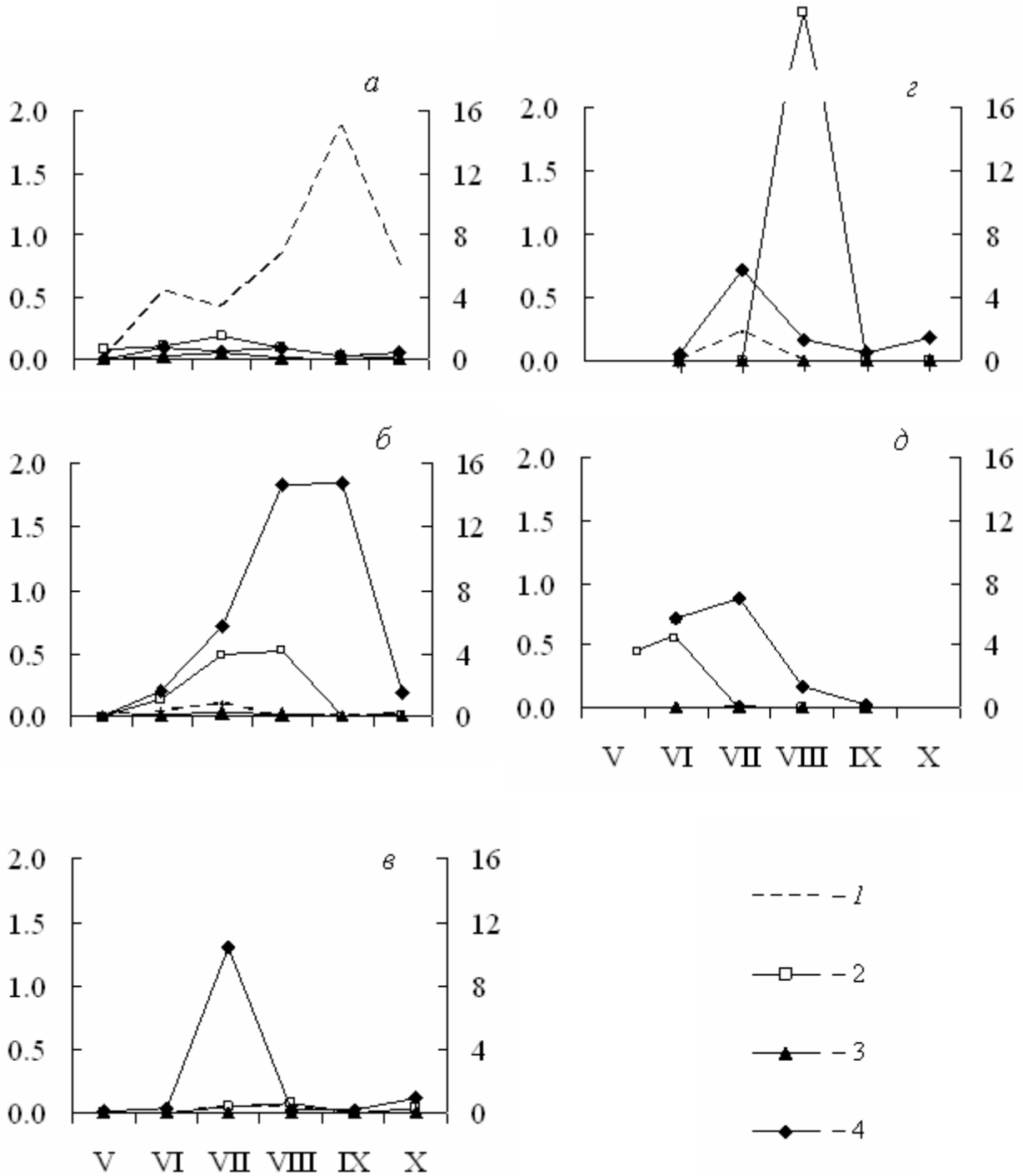


Рис. 30. Динамика биомассы (мг/л) видов сине-зеленых водорослей в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища в разные годы: а — 1988 г., б — 1989 г., в — 1990 г., г — 2002 г., д — 2004 г.; 1 — *Microcystis aeruginosa*, 2 — *Anabaena flos-aquae*, 3 — *Anabaena scheremetievi*, 4 — *Aphanizomenon flos-aquae* (на правой оси ординат показана биомасса *Aphanizomenon flos-aquae*).

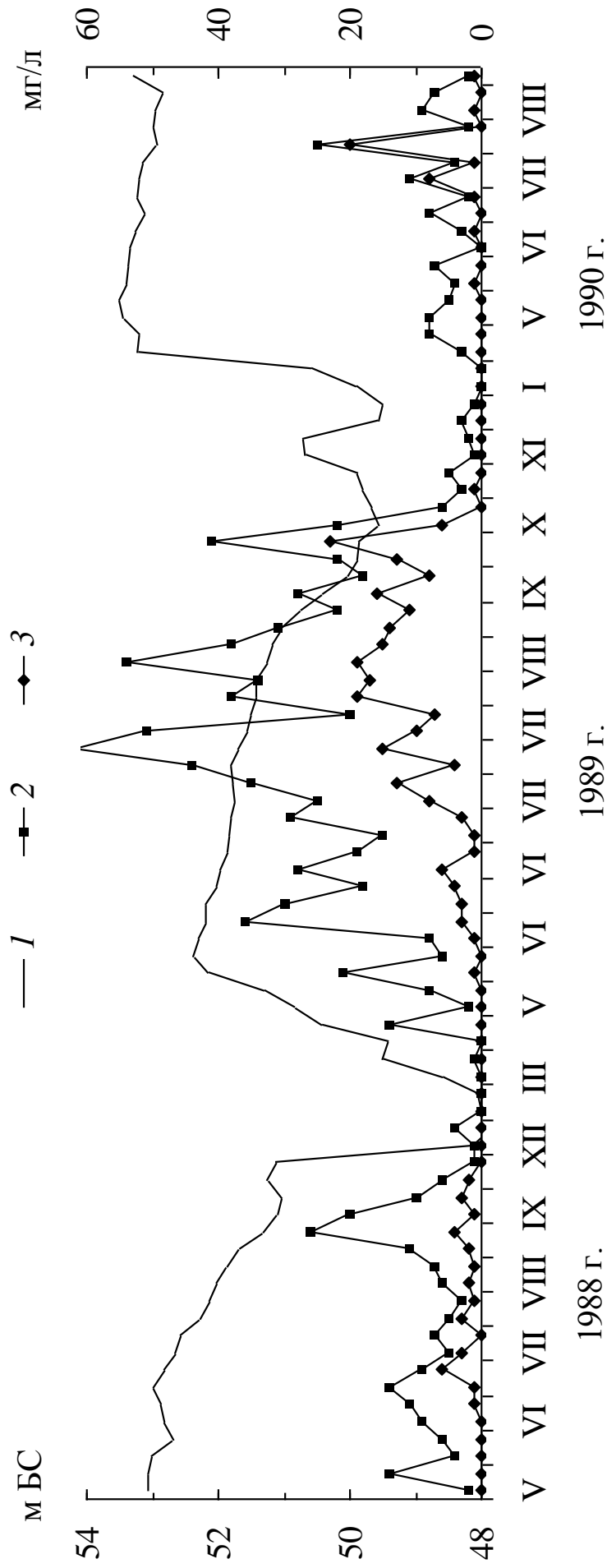


Рис. 31. Динамика уровня воды (1), общей биомассы (мг/л) фитопланктона (2) и биомассы (мг/л) сине-зеленых водорослей (3) в Волжско-Камском плесе Куйбышевского водохранилища в 1988–1990 гг.

Несколько по-другому вела себя *A. flos-aquae*. Максимальная численность клеток этой водоросли на поверхности была отмечена в первой половине дня — с 6 до 12 ч. С этого момента нитчатые колонии *A. flos-aquae* начинали опускаться ко дну и к 15 ч. основная масса водорослей сосредоточилась на глубине 2 м. Только с 18 ч. наблюдалось массовое опускание колоний к придонным слоям воды, где они оставались до утра.

Таким образом, амплитуды колебаний численности клеток выше рассмотренных видов сине-зеленых водорослей на различных горизонтах водной толщи абсолютно не совпадали, и даже наблюдалась противоположная направленность их вертикальной миграции в течение суток. Выделение веществ, задерживающих рост других представителей альгофлоры, доказано для *M. aeruginosa* и *A. flos-aquae*. Причем начало выделения активных метаболитов их клетками совпадает с интенсификацией процессов их жизнедеятельности и наиболее интенсивно ингибиторы роста продуцируются в период логарифмической фазы их роста (Сиренко, Гавриленко, 1978). Вероятно, возможность находиться на различных горизонтах и расхождение по времени всплывания *M. aeruginosa* и *A. flos-aquae* в течение суток, позволяет сосуществовать этим, в принципе антагонистическим организмам, тем более в периоды, когда оба вида испытывают недостаток в обеспечении биогенными элементами. Собственные гидрохимические данные также указывали на существенное значение вертикальной миграции в жизнедеятельности этих водорослей и в первую очередь в обеспечении клеток соединениями азота за счет его наиболее восстановленных форм.

Безусловно, механизм такого поведения и сосуществования этих популяций водорослей требует тщательного изучения, и в первую очередь на уровне физиологии клеток. К настоящему времени отсутствует четкое представление о механизмах, регулирующих взаимоотношения между представителями фитопланктона.

6.5. Проблемы регулирования численности водорослей в условиях равнинных водохранилищ

Таким образом, результаты проведенных исследований многолетней и сезонной динамики фитопланктона в различные годы, отличающиеся гидрометеорологическими условиями и уровнем режимом, свидетельствуют о том, что такие климатические факторы как солнечная энергия, скорость ветра и температура воды сами по себе не являются

основными факторами межгодовых флуктуаций фитопланктона мелководий верхней части Куйбышевского водохранилища. Гидрофизические и гидрохимические параметры водохранилища (прозрачность, цветность, содержание биогенных соединений), как известно, обусловлены, прежде всего, колебанием уровня воды. Несмотря на то, что не было обнаружено прямых корреляционных связей между показателями фитопланктона и значениями уровня воды в период исследований, результаты исследований показывают, что именно динамика уровня режима в Куйбышевском водохранилище в сочетании с климатическими условиями — определяющий фактор развития фитопланктона. Отсутствие парной корреляции между численностью водорослей и абиотическими характеристиками не является свидетельством того, что последние не оказывают влияния на развитие фитопланктона. Это влияние часто бывает не прямым, а опосредованным, и проявляется с некоторым запаздыванием (Harris, 1987; Девяткин и др., 2001, 2006; Минеева, 2004), или же действие факторов перекрывается.

Реакция на краткосрочные воздействия формирует отклик сообщества на более длительное воздействие экологического характера (формирование пищевого резерва для животных, поток ОВ, процесс деструкции). Потенциальные скорости роста водорослей реагируют на внешние изменения с временным масштабом порядка «недели-месяцы», из которых складываются наиболее регулярные годовые или сезонные циклы (Reynolds, 1990).

В этой связи возникает возможность целенаправленно регулировать развитие водорослей, включая токсичные виды, в водохранилищах. Многие исследователи сходятся во мнении (Сиренко, 1972; Сиренко, Гавриленко, 1978; Девяткин и др., 2000 а, б; Nakanson, Boulion, 2001), что реально снизить отрицательные последствия эвтрофирования в виде «цветения» воды можно, изменяя некоторые гидрологические и физические характеристики водоема, в частности, усилением проточности и увеличением водообмена, а также усилением разбавления за счет притока обедненных биогенными веществами вод. Однако в связи с дефицитом воды для ряда регионов метод регулирования интенсивности «цветения» с помощью усиления проточности и увеличения водообмена нереален.

Полученные в ходе исследований результаты показывают, что основное регулирующее влияние на развитие фитопланктона Куйбышевского водохранилища может оказывать уровень режим. Повышение трофического статуса и ухудшение качества воды — отклик

экосистемы равнинных водохранилищ на снижение уровня воды. Выявление пороговых величин гидрологических параметров, при достижении которых начинается процесс «цветения», открывает возможности прогноза условий «цветения» и управления качеством воды.

Изучение динамики состава, обилия и продуктивности планктонных водорослей при зарегулировании стока волжских вод имеет огромное теоретическое и практическое значение для населения бассейна р. Волга. Дальнейшие исследования должны быть направлены на разработку систем уравнений, связывающих содержание фитопланктона с гидрохимическими, морфометрическими и гидрофизическими параметрами и которые отражали бы поведение доминирующих в фитопланктоне видов водорослей и динамику водной экосистемы в целом. Становится очевидным необходимость регулярных наблюдений за состоянием фитопланктона и процессов «цветения» воды Волжских водохранилищ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В фитопланктоне мелководий Волжского и Волжско-Камского плесов Куйбышевского водохранилища обнаружено всего 336 таксонов водорослей (323 вида), относящихся к 8 отделам, среди которых по видовому разнообразию преобладают зеленые (36.8%), диатомовые (26.2%) и сине-зеленые (12.1%) водоросли, на долю других групп приходится от 2.2% (криптофитовые) до 7.8% (эвгленовые). Фитопланктон открытых участков формируют преимущественно сине-зеленые, диатомовые, вольвоксовые и хлорококковые водоросли; зарослей макрофитов – эвгленовые, динофитовые, диатомовые, десмидиевые. Состав и общие количественные показатели фитопланктона в зарослях рогоза и тростника отличаются незначительно. Наибольшее видовое разнообразие характерно для летне-осеннего периода.

В фитопланктоне зимой и ранней весной доминируют *Aulacoseira islandica* и *Oscillatoria planctonica*, в весенне-летний период – *Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira italica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella comta*, *Diatoma elongatum*, *Nitzschia palea*, *Nitzschia acicularis*, *Aphanizomenon flos-aquae*, летом и осенью – *Aulacoseira islandica*, *Aulacoseira italica*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena scheremetievi*, *Microcystis aeruginosa*, *Microcystis pulvereae*, *Gomphosphaeria lacustris*, *Scenedesmus quadriquadra*, *Tetrastrum triacantum*, *Kirchneriella lunaris*, *Trachelomonas volvocina*, *Trachelomonas planctonica*. В сезонной динамике выявлены два пика количественных показателей – весенне-летний и летне-осенний; во время последнего наблюдается «цветение» воды, обусловленное массовым развитием сине-зеленых водорослей родов *Aphanizomenon*, *Anabaena*, *Microcystis*.

Формирование структуры сообществ и количественные показатели фитопланктона прибрежных мелководий зависит от геоморфологии берегов, проточности и динамики водных масс, степени зарастания высшей водной растительностью, и главным образом, от концентрации биогенных веществ на данном участке водохранилища. Максимальные качественные и количественные показатели фитопланктона характерны для защищенных мелководий загрязненных и слабопроточных участков. В отличие от мелководий, подверженных воздействию ветра и волн, защищенным мелководьям с более высоким уровнем трофности воды характерны разнокачественность видовой структуры фитопланктона между открытым мелководьем и зарослями макрофитов, при этом общие количественные показатели в зарослях и на открытых мелководьях

отличаются незначительно. Влияние макрофитов на вегетацию планктонных водорослей в условиях повышенной трофности воды выражено слабее, биогенные вещества, содержащиеся в избытке на этом участке, не служат лимитирующим фактором для водорослей.

На участках с интенсивной динамикой водных масс и с более высоким качеством воды, напротив, общие количественные показатели фитопланктона в зарослях превышают таковых на открытых мелководьях. В то же время на этом участке наблюдается более схожий видовой состав и соотношение водорослей между сообществами фитопланктона в зарослях макрофитов и на мелководьях без высшей водной растительности

Основные различия сообществ фитопланктона различных типов биотопов мелководий проявляются в структуре доминирования определенных видов водорослей; с ростом уровня трофности происходит повышение показателя доминирования и упрощение структуры фитопланктона. Наиболее выровненные и с высоким видовым разнообразием сообщества формируются в зарослях макрофитов. Пограничная зона зарослей характеризуется существенным повышением роли истинного фитопланктона, а также более высоким видовым богатством и обилием водорослей из различных экологических групп, что можно объяснить «краевым эффектом».

В условиях Куйбышевского водохранилища структура сообществ фитопланктона различных типов биотопов мелководий не постоянна и систематически нарушается вследствие как сезонных, так и любых флюктуаций уровня воды, а также других факторов, которые сглаживают различия фитопланктона в разных биотопах. Уровненный режим в водохранилище в сочетании с климатическими условиями — определяющий фактор развития фитопланктона на мелководьях. Наибольшая перестройка структуры сообщества происходит при смене фазы гидрологического цикла — переходе от многоводного периода к маловодному и наоборот.

Повышение концентрации доступных водорослям биогенных веществ при снижении уровня воды — причина изменения структуры и повышения продуктивности фитопланктона мелководий. При поддержании уровня воды < НПУ (53 м БС) в июне–октябре создаются благоприятные условия для массового развития планктонных водорослей и «цветения» воды. При ранней весне и относительно низком уровне воды (< 52 м) в начале лета, в дальнейшем наблюдается стойкое «цветение» воды, обусловленное развитием наиболее токсичных видов сине-зеленых водорослей родов *Microcystis* и *Anabaena*. При тех же метеорологических

условиях, но при обеспечении НПУ не ниже 53 м такого массового развития сине-зеленых водорослей не происходит, а «цветение» воды вызывают менее токсичные водоросли рода *Aphanizomenon*. Отрицательные последствия эвтрофирования и «цветения» воды в Куйбышевском водохранилище можно уменьшить путем поддержания оптимального уровня воды в водохранилище — не ниже НПУ (53 м) в летний период.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А.* Водохранилища. М.: Мысль, 1987. 326 с.
2. *Авакян А.Б.* Многоликие водохранилища – феномен XX века // Актуальные проблемы водохранилищ: Тезисы докл. Всеросс. конф. Ярославль, 2002. С. 3–4.
3. *Авакян А.Б.* Современные проблемы создания и комплексного использования водохранилищ // Научные и технические аспекты охраны окружающей среды: Обзорная информация ВИНТИ, 1990. № 3. С. 20–59.
4. *Авакян А.Б., Ривьер И.К.* Уровненный режим как фактор становления и функционирования экосистем водохранилищ // Водные ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 389–399.
5. *Алексеевнина М.С., Преснова Е.В.* Роль мелководной зоны Воткинского водохранилища в формировании его биоты // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ: Материалы международной конф. Казань, 2004. С. 3–5.
6. *Андроникова И.Н.* Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л.: Наука, 1988. С. 47–53.
7. *Андроникова И.Н.* Классификация озер по уровню биологической продуктивности // Теоретические вопросы классификации озер. СПб.: Наука, 1993. С. 51–72.
8. *Андроникова И.Н.* Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. Л.: Наука, 1996. 189 с.
9. *Астапович И.Т.* Методы определения фотосинтеза макрофитов в неглубоких водоемах // Тезисы докл. к совещ. по методике гидробиол. исслед. в целях рыбохозяйственного освоения водоемов. Л., 1967. С. 6–8.
10. *Астапович И.Т.* Фотосинтез макрофитов в неглубоких водоемах // Тр. Белорус. НИИ рыб. хоз-ва, 1972. Т. 8. С. 88–97.
11. *Астапович И.Т., Головнев В.И., Воронова Г.П.* и др. Зарастаемость прудов макрофитами и их влияние на продукционные процессы // Первая Всесоюзная конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям: Тезисы докл. Борок, 1977. С. 38–39.

12. *Бакастов С.С.* Температурный режим осушной зоны Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 13–22.
13. *Баранов И.В.* Опыт биогидрохимической классификации водохранилищ Европейской части СССР // Изв. ГосНИОРХ, 1961. Т. 50. С. 279–322.
14. *Башкатова Е.Л.* Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища по наблюдениям 1971–1974 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 84–105.
15. *Бенинг А.Л.* К изучению придонной жизни р. Волги. Саратов, 1924. № 1. 398 с.
16. *Богданов Р.И., Миргородченко Н.Н.* Сине-зеленые водоросли Куйбышевского водохранилища // Проблемы охраны водных и рыбных ресурсов Поволжья: Тезисы докл. II конф. молодых ученых. Казань, 1980. С. 11–12.
17. *Боровиков В.П., Боровиков И.П.* Statistica® – Статистический анализ и обработка данных в средах Windows®. Изд. 2-е. М.: Филинь, 1998. 608 с.
18. *Буторин Н.В.* Абиотические факторы продуктивности водохранилищ // Биол. ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 8–23.
19. *Вандыш О.М.* Зоопланктон как индикатор состояния озерных экосистем Кольского полуострова при воздействии стоков горно-промышленных предприятий // Экология. 2004. № 2. С. 134–140.
20. *Вендров С.Л., Дьяконов К.Н.* Водохранилища и окружающая среда. М., 1976. 210 с.
21. Вода России. Водохранилища. Екатеринбург: АКВА-ПРЕСС, 2001. 700 с.
22. Водоросли. Лишайники // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1977. Т. 3. 487 с.
23. Водоросли. Справочник. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
24. Водохранилища Верхней Волги. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 291 с.
25. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 224 с.
26. *Гаевская Н.С.* Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов. М.: Наука, 1966. 202 с.
27. *Генкал С. И.* Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
28. *Герасимова Н.А.* Фитопланктон и первичная продукция Саратовского и Волгоградского водохранилищ (1968–1971 гг) // Вопросы рыбохозяй-

- ственного освоения водохранилищ: Изв. ГосНИОРХ, 1974. Т. 95. С. 54–58.
29. *Герасимова Н.А.* Фитопланктон и первичная продукция Волгоградского водохранилища в 1968-1971 гг. // Волгоградское водохранилище: Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1976. Т. 14. С. 32–54.
 30. *Герасимова Н.А.* Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1996. 200 с.
 31. *Герасимов Ю.В., Поддубный С.А.* Роль гидрологического режима в формировании скоплений рыб на мелководьях равнинных водохранилищ. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. тех. ун-та, 1999. 171 с.
 32. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР: Куйбышевское и Саратовское водохранилища. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 269 с.
 33. *Гладышев М.И.* Биоманипуляция как инструмент управления качеством воды в континентальных водоемах (обзор литературы 1990–1999 гг.) // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 3–15.
 34. *Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И.* Сине-зеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Госиздат, 1963. Вып. 2. 652 с.
 35. *Голлербах М.М., Полянский В.И.* Пресноводные водоросли и их изучение // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Госиздат, 1951. Вып. 1. 198 с.
 36. *Голубева И.Д., Шнак Т.Л.* Флора и растительность островных экосистем Куйбышевского водохранилища // Структура островных экосистем Куйбышевского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 55–80.
 37. *Голубева И.Д., Папченков В.Г., Шнак Т.Л.* Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Казань, 1990 а. Ч. 1. 83 с.
 38. *Голубева И.Д., Папченков В.Г., Шнак Т.Л.* Растительность островов и мелководий Куйбышевского водохранилища. Казань, 1990 б. Ч. 2. 128 с.
 39. *Голубева И.Д., Попов А.В., Шнак Т.Л.* Картограммы растительности мелководий Куйбышевского водохранилища. М.: ВДНХ СССР, 1988. 56 с.
 40. *Гончаров А.В., Даценко Ю.С.* Зависимость степени развития фитопланктона от уровня воды в московских водохранилищах // Актуальные проблемы водохранилищ: Тезисы докл. Всерос. конф. Ярославль: ИБВВ РАН, 2002. С. 63–64.
 41. *Гончаров А.В., Калашикова Е.Г., Писарева М.И.* Оценка Вазузского и Яузского водохранилищ по степени етрофирования // Водоснабжение и сан. техника. 2005. № 1. С. 21–24.

42. Горин Ю.И. Водные массы в Волго-Камском и Тетюшском плесах Куйбышевского водохранилища // Тезисы докл. Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги «Волга-1». Тольятти, 1968. С.18–20.
43. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды республики Татарстан в 2002 году. Казань: Мин-природы РТ, 2003. 357 с.
44. Государственный доклад о состоянии природных ресурсов и об охране окружающей среды республики Татарстан в 2004 году. Казань: Мин-природы РТ, 2005. 481 с.
45. Государственный контроль качества воды. М.: ИПК, Изд-во стандартов, 2003. 776 с.
46. Гусева К.А. «Цветение» воды, его причины, прогноз и меры борьбы с ним // Труды всесоюзного гидробиологического общества. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С.3-92.
47. Гусева К.А., Экзерцев В.И. Формирование фитопланктона и высшей водной растительности в равнинных водохранилищах // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 92–98.
48. Гуревич Ф.А. Фитоценозы водных и прибрежных растений и их роль в гидробиоценозах: Автореф. ... дис. канд. биол. наук. Иркутск, 1973. 29 с.
49. Девяткин В.Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983. С. 52–70.
50. Девяткин В.Г., Вайновский П.А. Сезонная и многолетняя динамика продукционно-деструкционных процессов. Оценка продуктивности фитопланктона. Новосибирск: Наука, 1993. С. 112–117.
51. Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Фитопланктон и его фотосинтетическая активность в прибрежной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 27–43.
52. Девяткин В.Г., Митропольская И.В., Метелева Н.Ю. Статистическая модель динамики видового разнообразия фитопланктона // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 26–28.
53. Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В. Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: Влияние гидрофизических факторов на динамику фотосинтеза фитопланктона // Биол. внутр. вод. 2000 а. № 1. С. 45–52.

54. *Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В.* Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: влияние гидрофизических факторов на содержание хлорофилла *a* // Биол. внутр. вод. 2000 б. № 4. С. 47–52.
55. *Девяткин В.Г., Метелева Н.Ю., Митропольская И.В.* Гидрофизические факторы продуктивности литорального фитопланктона: оценка и прогноз содержания хлорофилла *a* и интенсивности фотосинтеза // Биол. внутр. вод. 2001. № 1. С. 36–45.
56. *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М.* Желтозеленые водоросли. Xanthophyta // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 5. 272 с.
57. *Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов А. А.* Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые (Chlorophyta: Volvocineae) // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 8. 230 с.
58. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука, 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.
59. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, 1992. Т. 2, вып. 2. 125 с.
60. Динамика ландшафтов в зоне влияния Куйбышевского водохранилища. СПб.: Наука, 1991. 224 с.
61. *Довбня М.В.* Значение гидрофильной растительности мелководий волжских водохранилищ в круговороте веществ / Флора и растительность водоемов бассейна верхней Волги: Тр. ИБВВ АН СССР. Рыбинск, 1979. Вып. 42(45). С. 155–168.
62. *Дуплаков С.Н.* Исследование процесса обрастаний в Глубоком озере // Тр. гидробиол. ст. на оз. Глубокое. 1925. Т. 6, вып. 2–3. С. 20–32.
63. *Дуплаков С.Н.* Некоторые наблюдения над вертикальным распределением обрастаний в Глубоком озере // Тр. гидробиол. ст. на оз. Глубокое. 1928. Т. 6, вып. 4. С. 20–37.
64. *Елизарова В.А.* Некоторые данные о скорости размножения планктонных водорослей в прибрежье Рыбинского водохранилища // Гидробиологические характеристики водохранилищ волжского бассейна. Л., 1982. С. 57–68.
65. *Елизарова В.А.* Фитопланктон прибрежного мелководья Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюлл. Л., 1988. № 80. С. 13–17.
66. *Елизарова В.А., Королева М.Б.* Интенсивность роста фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с небольшими добавками фосфора

- и азота // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов бассейна Волги. Л., 1990. С. 189–199.
67. *Елизарова В.А., Сигарева Л.Е.* Содержание пигментов фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 133–147.
68. *Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С.* Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская наука, 1951. Вып. 4. 619 с.
69. *Закиров А.Г.* Влияние изменения уровня воды на экологическое состояние водохранилищ: Дисс. ... канд. техн. наук. Казань, 2001. 167 с.
70. *Зимбалева Л.Н.* Распределение фитофильных беспозвоночных и методы их количественного учета // Гидробиол. журн. 1972. Т. 8, № 2. С. 49–55.
71. *Зимбалева Л.Н.* Распределение фитофильных беспозвоночных и методы их количественного учета // Гидробиол. журн. 1973. Т. 6, № 9. С. 38–48.
72. *Зимбалева Л.Н., Плигин Ю.В., Хороших Л.А.* и др. Структура и сукцессии литоральных биоценозов Днепровских водохранилищ. Киев: Наукова думка, 1987. 204 с.
73. *Зиминова Н.А.* Факторы, определяющие количество и состав взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище // Круговорот веществ и энергия в озерных водоемах. М., 1967. С. 124–131.
74. *Ивлев В.С.* Влияние тростниковых зарослей на биологию и химический режим водоемов // Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 79–102.
75. *Киселев И.А.* К вопросу о качественном и количественном составе фитопланктона водохранилища на Волге // Тр. ЗИН. 1948. Т. 8, вып. 3. С. 567–584.
76. *Киселев И. А.* Пирофитовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская наука, 1954. Вып. 6. 212 с.
77. *Князев В.П.* Влияние маломерного флота на водные экосистемы // Исследование гидробионтов реконструированных водоемов Среднего Поволжья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1988. С. 126–136.
78. *Коган Ш.И., Садыков Х.С., Чиннова Г.А.* и др. Влияние высших водных растений на развитие водорослей в водоемах Туркменской ССР // Формирование и контроль качества поверхностных вод. Киев: Наукова думка, 1976. Вып. 2. С. 133–136.

79. *Кожевников Г.П.* Значение мелководий в биологическом режиме водохранилищ // Изв. ГосНИОРХ. 1974. 89 с.
80. *Кокин К.А.* Экология высших водных растений. М.: Изд-во МГУ, 1982. 158 с.
81. *Комаркова И.Я., Марван П., Рычкова М.А.* Первичная продукция и роль водорослей в лиоральной зоне водоемов различного типа // Гидробиологические процессы в водоемах. Л.: Наука, 1983. С. 81–91.
82. Компьютерные методы в зоологии // Учебно-методическое пособие / Сост. Яковлев В.А. Казань, 2002. Ч. 1. 19 с.
83. Компьютерные методы в зоологии // Учебно-методическое пособие / Сост. Яковлев В.А. Казань, 2003. Ч. 2. 50 с.
84. *Корелякова И.Л.* Растительность Кременчугского водохранилища. Киев, 1977. 198 с.
85. *Корнева Л.Г.* Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л., 1983. С. 38–51.
86. *Корнева Л.Г.* Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 50–113.
87. *Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Елизарова В.А. и др.* Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1999. 264 с.
88. *Копылова Т.В.* Влияние минеральных удобрений и зарыбления на развитие высшей водной растительности в прудах // Тр. Белорус. НИИРХ. 1974. С. 51–58.
89. *Косинская Е. К.* Конъюгаты, или сцеплянки (2) // Флора споровых растений СССР. Десмидиевые водоросли. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Вып. 1. 706 с.
90. *Кузмичев А.И., Стройкина В.Г.* Сине-зеленые водоросли Куйбышевского водохранилища // Экология и физиология сине-зеленых водорослей. М.-Л., 1965. С. 40–42.
91. *Кузнецова А.А.* Сток фитопланктона в незарегулированном потоке // Тр. Куйбышев. мед. ин-та. Куйбышев, 1961. Т. 16. С. 31–38.
92. *Кузьмин Г.В.* Современное состояние фитопланктона Волги // Волга – 2: Тезисы докл. Второй конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Борок, 1974. С. 85–90.
93. Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 215 с.

94. Куйбышевское водохранилище (Научно-информационный справочник). — Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
95. *Кутова Т.Н.* О соотношении развития высших растений и фитопланктона в озере Едрово // Изв. ГосНИОРХ. 1973. Т. 84. С. 96–107.
96. *Кутова Т.Н.* Растительность мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. Л., 1974 а. Т. 89. С. 30–36.
97. *Кутова Т.Н.* Растительность Мшичинского залива // Тр. Дарвинского гос. заповедника. Вологда, 1974 б. Вып. 12, ч. 3. С. 98–110.
98. *Лаврентьева Г.М.* Фитопланктон мелководий Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974 а. Т. 89. С. 37–40.
99. *Лаврентьева Г.М.* Фитопланктон мелководий трех водохранилищ Волжского каскада // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. — Л., 1974 б. № 12. С. 50–54.
100. *Лаврентьева Г.М.* Фитопланктон водохранилищ Волжского каскада // Изв. ГосНИОРХ. 1977. Т. 114. 166 с.
101. *Левич А.П.* Структура экологических сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1980. 180 с.
102. *Левич А.П.* Потребности фитопланктона в ресурсах среды и пути управления структурой альгоценозов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, вып. 3. С. 316–328.
103. *Литвинов А.С., Рощупко В.Ф.* Многолетняя и сезонная изменчивость водного баланса и водообмена водохранилищ Верхней Волги // Вод. ресурсы. 2000. Т. 27, № 4. С. 424–434.
104. *Литвинов А.С., Рощупко В.Ф.* Многолетние и сезонные колебания уровня Рыбинского водохранилища и их роль в функционировании его экосистемы // Вод. ресурсы. 2007. Т. 34, № 1. С. 33–40.
105. *Лукин А.В.* Куйбышевское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. 1961. Т. 50. С. 62–76.
106. *Лукин А.В., Курбангалиева Х.М.* Свияжский залив Куйбышевского водохранилища и его значение в воспроизводстве рыбных запасов // Результаты комплексного изучения фауны Свияжского залива Куйбышевского водохранилища в период ее формирования. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1965. С. 3–30.
107. *Лукин В.Б.* Перестройки в сообществе фитоперифитона в ходе сезонной сукцессии: оседание планктонных форм и пресс фитофагов (личинки хирономид) // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63, № 5. С. 263–272.
108. *Лукин В.Б.* Механизмы, формирующие видовую структуру перифитона в ходе сезонной сукцессии: роль межвидовой конкуренции и оседания планктонных форм // Журн. общ. биол. 2003. Т. 64, № 3. С. 439–46.

109. *Лурье Ю.Ю.* Унифицированные методы анализа вод. М.: Химия, 1973. 376 с.
110. *Ляхнович В.П.* Минеральное удобрение рыбохозяйственных водоемов // Тр. БелНИИРХ. 1973. Т. 9. С. 16–34.
111. *Ляхов С.М., Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Состояние бентоса волжских водохранилищ и определяющие его факторы // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 112–118.
112. *Матвеев В.И., Соловьева ВВ., Саксонов С.В.* Экология водных растений: Учебное пособие. Самара: Изд-во Самар. НЦ РАН, 2004. 235 с.
113. *Матвиенко А. М.* Золотистые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1954. Вып. 3. 188 с.
114. *Мережко А.И.* Роль высших растений в самоочищении водоемов // Гидробиол. журн. 1973. № 4. С. 48–53.
115. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
116. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 34 с.
117. *Мингазова Н.М., Котов Ю.С., Сайфуллин Р.Р. и др.* Оценка экологического состояния и закономерности концентраций тяжелых металлов в компонентах экосистемы Куйбышевского водохранилища в пределах ТССР // Тезисы докл. VII съезда Всесоюз. гидробиол. общ-ва. Мурманск, 1991. Т. 2. С. 195–196.
118. *Минеева Н.М.* Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона водоемов разного типа: Дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 1986. 199 с.
119. *Минеева Н.М.* Формирование первичной продукции планктона Рыбинского водохранилища в летний период // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб., 1993. С. 114–140.
120. *Минеева Н.М.* Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
121. *Минеева Н.М., Пырина И.Л.* Исследования пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 91–105.
122. *Миргородченко Н.Н.* Особенности альгологического режима в летне-осенний период 1963-1966 гг. // Волга-1: Первая науч. конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1968. С. 99–100.

123. *Миргородченко Н.Н.* Фитопланктон // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. 1970. Вып. 2. С. 18–20.
124. *Миргородченко Н.Н.* Фитопланктон // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы / Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. 1972. Вып. 12. С. 10–15.
125. *Миргородченко Н.Н.* Фитопланктон и первичная продукция мелководий Куйбышевского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1974. Т. 89. С. 165–166.
126. *Михеева Т.М.* Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы. Минск: Изд-во БГУ им. Ленина, 1983. 70 с.
127. *Михеева Т.М., Бусько С.Ф.* К изучению фитопланктона р. Волги и его продукционных особенностей // Вод. ресурсы. 1975. № 1. С. 102–108.
128. *Мороховец Л.В.* Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в год его заполнения // Тр. ИБВВ АН СССР. 1959. Вып. 2(5). С. 22–30.
129. *Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
130. *Мордухай-Болтовской Ф.Д.* Исследования мелководной прибрежной зоны водохранилищ Верхней Волги // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 3–12.
131. *Одум Ю.* Экология. М., 1986. Т. 2. 328 с.
132. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 337 с.
133. *Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский П.Н. и др.* Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.
134. *Охапкин А.Г.* Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 275 с.
135. *Охапкин А.Г.* История и основные проблемы исследований речного фитопланктона // Бот. журн. 2000. Т. 85, № 10. С. 1–10.
136. *Охапкин А.Г.* Состав и экология доминирующих видов фитопланктона водотоков и водоемов бассейна Средней Волги: зеленые, эвгленовые, криптофитовые, динофитовые, золотистые и сине-зеленые водоросли // Биол. внутр. вод. 2001. № 2. С. 70–76.
137. *Охапкин А.Г., Кузьмин Г.В.* Оценка сапробности волжских водохранилищ по фитопланктону // Вод. ресурсы. 1978 а. № 1. С. 187–190.
138. *Охапкин А.Г., Кузьмин Г.В.* Общая характеристика сапробности Горьковского водохранилища по фитопланктону // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. 1978 б. № 40. С. 20–24.

139. *Оханкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.М.* Фитопланктон Волги: Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. 224 с.
140. *Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые. Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiaceae // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л., 1982. Вып. 11(2). 624 с.
141. *Папченков В.Г.* Экотонные системы с разным гидрорежимом // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 67–72.
142. *Паутова В.Н., Номоконова В.И.* Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. 188 с.
143. *Паутова В.Н., Номоконова В.И.* Динамика фитопланктона Нижней Волги - от реки к каскаду водохранилищ. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. 279 с.
144. *Паутова В.Н., Номоконова В.И., Горбунов М.Ю.* Сезонная сукцессия фитопланктона в Куйбышевском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2001. № 3. С. 29–35.
145. *Песенко Ю.А.* Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М: Наука, 1982. 285 с.
146. *Петрова Н.А.* Экспериментальное определение потребности водорослей в биогенных элементах // Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982. С. 138–144.
147. *Петрова Н.А.* Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Л., 1990. 198 с.
148. *Пидгайко М.Л.* Изучение зоопланктонных комплексов оз. Пестово в связи с вопросами зарастания водоемов // Тр. ГосНИОРХ, 1968. Т. 67. С. 190–201.
149. *Поддубный С.А.* Задачи гидроэкологии в связи с проблемой повышения биологической продуктивности Волжских водохранилищ / Эколого-гидрологические проблемы изучения и использования водных ресурсов. Казань, 2006. С. 257–261.
150. *Попова Т.Г.* Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1955. Вып. 7. 281 с.
151. *Попченко В.И., Ломакина Л.В., Попченко И.И.* Фитофильные комплексы организмов Саратовского водохранилища // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 25–30.
152. *Потапов А.А.* Кормовое значение водной и прибрежной растительности водохранилищ // Вестн. сель.-хоз. науки. 1958. № 6. С. 139–144.

153. *Празукин А.В., Хайлов К.М.* Пространственная организация полога диатомового обрастания на экспериментальных конструкциях (в сравнении с другими фотосистемами) // Гидробиол. журн. 1998. Т. 34, № 5. С. 38–48.
154. *Приймаченко А.Д.* Фитопланктон прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. Л., 1959. Т. 1(4). С. 82–101.
155. *Приймаченко А.Д.* Состав и основные закономерности распределения биомассы фитопланктона в водохранилищах равнинных рек СССР // Тр. ИБВВ АН СССР. 1960. Вып. 3(6). С. 59–86.
156. *Приймаченко А.Д.* Основные особенности развития волжского фитопланктона после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Гидробиол. журн. 1966 а. Т. 2, № 2. С. 17–23.
157. *Приймаченко А.Д.* Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин // Растительность волжских водохранилищ. М.–Л., 1966 б. С. 33–35.
158. *Пырина И.Л.* Первичная продукция фитопланктона в Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов // Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.–Л.: Наука, 1966. С. 249–270.
159. *Пырина И.Л.* Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 37–44.
160. *Пырина И.Л., Башкатова Е.Л., Сигарева Л.Е.* Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971–1972 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 106–132.
161. *Пырина И.Л., Минеева Н.М.* Содержание пигментов фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л.: Наука, 1990. С. 176–188.
162. *Пырина И.Л., Сигарева Л.Е.* Содержание пигментов фитопланктона в Рыбинском водохранилище в различные по гидрометеорологическим условиям годы (1972–1976 гг.) // Биология и экология водных организмов. Л.: Наука, 1986. С. 65–89.
163. *Раменский Л.Г.* Проблемы и методы изучения растительного покрова. Избранные работы. Л.: Наука, 1971. 333 с.
164. *Распопов И.М.* Многолетние изменения в зарастании водоема, подвергшегося антропогенному воздействию // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 2008. С. 72–74.

165. Ривьер И.К., Баканов А.И. Кормовая база рыб // Биологические ресурсы водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 100–132.
166. Рогозин А.Г. Особенности структурной организации зоопланктонного сообщества в озерах разного трофического статуса. Видовые популяции // Экология. 2000. № 6. С. 438–443.
167. Рошкован Д.М. Роль водных растений в защите прудов от заиления растительными остатками // Природа и хоз-во Молдавии. Кишинев, 1977. С. 58–88.
168. Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Экология прибрежно-водной растительности. М.: Изд-во НИА-Природа, РЭФИА, 2004. 220 с.
169. Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 200 с.
170. Салахутдинов А.Н., Халиуллина Л.Ю. Влияние абиотических факторов на функционирование фитопланктона мелководных озер и прибрежной зоны Куйбышевского водохранилища. // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан: Тезисы док. II Респ. науч. конф. Казань, 1995. С. 71.
171. Свирижев Ю.М. Математические модели биологических сообществ // Итоги науки и техники. Математическая биология и медицина. М., 1978. Т. 1. С. 117–165.
172. Силкин В.А., Хайлов К.М. Биоэкологические механизмы управления в аквакультуре. Л.: Наука, 1988. 230 с.
173. Сиренко Л.А. Физиологические основы размножения сине-зеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наукова думка, 1972. 204 с.
174. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев: Наукова думка, 1978. 232 с.
175. Сиренко Л.А., Кокырца П.Н. Суточная вертикальная миграция *Microcystis aeruginosa* Kutz. Emend Elenk и ее влияние на содержание азотистых компонентов в клетках // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 50–58.
176. Смирнова-Гараева Н.В. Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение. Кишинев: Штиинца, 1980. 135 с.
177. Снитыко Л.В., Рогозин А.Г. К оценке структурной организации фитопланктона (озеро Большое Миассово, южный Урал) // Экология. 2002. № 6. С. 426–431.
178. Современное состояние рыбных запасов Рыбинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. тех. ун-та, 1997. 232 с.

179. Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: Состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. тех. ун-та, 2000. 284 с.
180. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2002. 368 с.
181. *Соловьева В.В., Розенберг Г.С.* Современное представление об экотонах или теория экотон // Успехи современной биологии. 2006. Т. 126, № 6. С. 531–549.
182. *Сорокин Ю.И.* Сезонная динамика продуктивности планктона прибрежья и открытой части Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. Л., 1968. № 3. С. 7–10.
183. *Сорокин Ю.И.* Сравнительная оценка продуктивности планктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971. С. 5–16.
184. *Старикова Д.М., Сорокин Ю.И.* Сезонные наблюдения за динамикой биологических процессов в Волжском плесе и прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ИБВВ АН СССР. Л., 1971. № 11. С. 8–14.
185. *Степанова Н.Ю.* Экологические критерии нормирования нагрузки на водоем в условиях его загрязнения возвратными водами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1999. 50 с.
186. *Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А.* Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос и бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 28 с.
187. *Стройкина В.Г.* Численность и биомасса сине-зеленых водорослей в поверхностном горизонте воды Куйбышевского водохранилища в период «цветения» 1957 и 1958 гг. // Бюлл. ИБВВ АН СССР. 1960. № 8–9. С. 9–13.
188. *Стройкина В.Г.* Основные черты формирования фитопланктона Куйбышевского водохранилища // Тезисы докл. совещ. по типологии и биологическому обоснованию рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев, 1962 а. С. 196–200.
189. *Стройкина В.Г.* Сезонная динамика фитопланктона в Куйбышевском водохранилище // 1 науч.-техн. совещ. по вопросам изучения Куйбышевского водохранилища. Ставрополь-на-Волге, 1962 б. С. 174–175.

190. *Стройкина В.Г.* О распределении сине-зеленых водорослей в нижней части Волжского каскада водохранилищ // Бюл. ИБВВ АН СССР. 1962 в. № 12. С. 3–7.
191. *Стройкина В.Г.* Сезонная динамика фитопланктона в Куйбышевском водохранилище // Гидробиология, ихтиология, гидрохимия: Материалы Первого науч.-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища. Куйбышев, 1963. Вып. 3. С. 111–117.
192. *Трифонов И.С.* Сезонная и основная сукцессия озерного фитопланктона // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 3. С. 21–28.
193. *Федоров В.Д., Кондрин Е.К., Левич А.П.* Ранговое распределение численности фитопланктона Белого моря // Докл. АН СССР, 1977. Т. 236, № 1. С. 264–267.
194. *Фрейндлинг А.В.* Заращение разнотипных озер Карелии (продукционный и динамический аспекты): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 24 с.
195. *Халиуллина Л.Ю.* Сезонная динамика и суточная вертикальная миграция *Microcystis aeruginosa* Kutz. emend Elenk. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs // Фундаментальные и прикладные проблемы популяционной биологии. Нижний Тагил, 2002. С. 188–190.
196. *Халиуллина Л.Ю.* Особенности сезонной и суточной динамики сине-зеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды Куйбышевского водохранилища // Актуальные экологические проблемы РТ: Тезисы докл. VI республ. науч. конф. Казань, 2004. С. 230–231.
197. *Халиуллина Л.Ю.* Особенности сезонной и суточной динамики сине-зеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды Куйбышевского водохранилища // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы междунар. науч. конф. Казань, 2006 а. Ч. 1. С. 241–244.
198. *Халиуллина Л.Ю.* Механизмы сукцессий фитопланктона Куйбышевского водохранилища // Эколого-гидрологические проблемы изучения и использования водных ресурсов. Казань, 2006 б. С. 305–310.
199. *Халиуллина Л.Ю., Палагушкина О.В., Салахутдинов А.Н. и др.* Фитопланктон поверхностных вод республики Татарстан // Вестник ТО РЭА. 2002. № 3–4 (13–14). С. 30–45.
200. *Харченко Т.А.* Концепция экотонов в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991. Т. 27, № 4. С. 3–9.
201. *Царенко П.М.* Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наукова думка, 1990. 208 с.
202. *Шилькрот Г.С.* Типологические изменения режима озер в условиях культурных ландшафтов. М., 1979. 168 с.

203. *Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 224 с.
204. *Экзерцев В.А., Довбня И.В.* Годовая продукция гидрофильной растительности водохранилищ Волги // Вторая конф. по высшим водным и прибрежно-водным растениям. Рыбинск, 1974. С. 24–28.
205. *Экзерцев В.А.* О растительности Саратовского водохранилища. Бюлл. ИБВВ. 1975. № 26. С. 22–25.
206. Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Л.: Наука, 1989. 304 с.
207. Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Яросл. гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
208. *Benning A.L.* Das Leben der Wolga // Die Binnengewasser. Stuttgart, 1928. Vol. 27. S. 45–62.
209. *Cornell H.V., Orias E.C.* The ecological regulation of species diversity // Amer. Natur. 1964. Vol. 98, No. 903. P. 399–413.
210. *Cornell H.V., Lawton J.H.* Species interactions, local and regional process, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective // J. Animal Ecol. 1992. Vol. 61. P. 1–12.
211. *Forrester G.E., Dydley T.L., Grimm M.B.* Trophic interactions in open systems: Effects of predators and nutrients on stream food chains // Limnol. and Oceanogr. 1999. Vol. 44, No. 5. P. 1187–1197.
212. *George D.G.* Regional-scale influences on the long-term dynamics of lakes // Phytoplankton productivity. Carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems. Bangor, 2002. P. 23–62.
213. *George D.G., Hewitt D.P.* The influence of year-to-year changes in position of the Atlantic Gulf Stream on the biomass of zooplankton in Windemere North Basin, U.K. // Management of lakes and reservoirs during global climate change. Dordrecht etc: Kluwer, 1998. P. 223–244.
214. *Ghilarov A.M., Timonin A.G.* Relation between biomass and species diversity in marine and freshwater zooplankton community // Oikos. 1972. Vol. 23. P. 190–196.
215. *Goodman D.* The theory of diversity-stability relationships in ecology // Quart. Rev. Biol. 1975. Vol. 50, No. 3. P. 237–266.
216. *Hakanson L., Boulion V.V.* Regularities in primary production, Secchi and fish yield and a new system to define trophic and humic state indices for lake ecosystems // Intern. Rev. Hydrobiol. 2001. Vol. 86, No. 1. P. 23–62.
217. *Harris G.P.* Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation // N.-Y., USA: Chapman and Hall, 1987. 384 p.

218. *Hurlbert S.H.* The nonconcept of species diversity: A critique and alternative parameters // *Ecology*. 1971. Vol. 52, No. 4. P. 577–586.
219. *Kalff J., Knoechel R.* Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1978. Vol. 9, No. 6. P. 475–495.
220. *Kazda M., Yakovlev V., Ivanov D. et al.* The importance of *Typha* for littoral communities of the Kuybishev Water Reservoir // *Ecological problems of littoral in flat water reservoirs: Internat. conf. Kazan: «Otechestvo», 2004. P. 45–48.*
221. *Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986. 976 s.
222. *Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epitemiaceae, Surirellaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag, 1988. 596 s.
223. *Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991 a. 576 s.
224. *Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula (Lineolatae) und Gomphonema. Geamt-literaturverzeichnis // *Susswasserflora von Mitteleuropa*. Stuttgart, Jena: Gustav Fischer Verlag, 1991 б. 437 s.
225. *Levins R.* *Evolution in Changing Environments* // Princeton. N.-J.: Princeton Univ. Press. 1968.
226. *Losos B., Hetesa J.* Hydrobiological studies on the Lednicke rybny ponds // *Acta Sci. Nat.* 1971. No. 5. P. 1–54.
227. *McCormic P.V., Stevenson R.J.* Mechanism of bentic algal succession in lotic environments // *Ecology*. 1991. Vol. 72, No. 5. P. 1835–1848.
228. *Litvinov A.S.* Ecological consequences of the Rybinsk reservoir level decrease // *Reservoir Management and Water Supply – a Sutedgrated System*. Prague: Czech Republic, 1997. Vol. 2. P. 267.
229. *Pridmore R.D., Vant W.N., Rytherford J.C.* Chlorophyll-nutrient relationships in North Island lakes (New Zealand) // *Hydrobiologia*. 1985. Vol. 121, No. 4. P. 181–189.
230. *Ratushnyak A.A., Borisovich M.G., Valeev V.S. et al.* The hydrochemical and hydrobiological analysis of the condition of the Kuibyshev reservoir littorals (Republic of Tatarstan, Russia) // *Ecology*. 2006 a. Vol. 15, No. № 61. P. 22–28.
231. *Ratushnyak A.A., Borisovich M.G., Valeev V.S. et al.* Diagnostics of the water quality of the Kuibyshev reservoir littorals with anthropogenic load: hy-

- drobiological and multifractal analysis // *Fresenius Environ. Bull.* 2006 b. Vol. 15, No. 7. P. 626–632.
232. *Reynolds C.S.* The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge Univ. Press, 1984. 384 p.
233. *Reynolds C.S.* Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton // *Freshwater Biol.* 1990. Vol. 21, No 1. P. 23–53.
234. *Round F.E.* The ecology of benthic algae // *Algae and man.* N.Y., 1964. P. 138–184.
235. *Sakamoto M.* Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependens on lake depth // *Arch. Hydrobiol.* 1966. Bd. 62, No. 1. P. 1–28.
236. *Smith V.H.* The nitrogen and phosphorus dependence of algae biomass in lakes: An empirical and theoretical analysis // *Limnol. and Oceanogr.* 1982. Vol. 27. P. 1101–1112.
237. *Shannon C.B., Weaver W.* The mathematical theory of communication. Urbana (Illinois): Univ. Press, 1963. 117 p.
238. *Sladecék V.* System of water quality from the biological point of view. // *Arch. Hydrobiol., Beiheftz., Ergebnisse der Limnol.* 1973. Bd. 7. 189 p.
239. *Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncam A.* The PED-model of seasonal succession in planktonic events in fresh waters // *Arch. Hydrobiol.* 1986. Vol. 106, No. 4. P. 433–471.
240. *Sommer U.* The role of competition for resources in phytoplankton succession // *Plankton Ecology: succession in plankton communities.* Berlin; Heidelberg; New York; London; Paris; Tokyo: Springer-Verlag, 1989. P. 57–107.
241. *Sommer U.* Periphython architecture and susceptibility to grazing // *Intern. Rev. Hydrobiol.* 1999 a. Vol. 84, No. 2. P. 197–204.
242. *Sommer U.* The impact of herbivore type and grazing pressure on benthic microalgal diversity // *Ecology Letters.* 1999 b. No. 2. P. 65–69.
243. *Tailing J.F., Heney S.I.* Long-term changes in some English (Cumbrian) lakes subjected to increased nutrient input // *Algae and aquatic environment.* Bristol: Biopress, 1988. P. 1–29.
244. *Toxic Cyanobacteria in Water: A Guide to their Public Health Consequences, Monitoring, and Management* // Eds. Chorus I., Bartram J London-New York: World Health Organization, E.&F.N. Spon. 1999. 416 p.

Приложение

Список таксонов фитопланктона исследуемых биотопов Куйбышевского водохранилища (1988–2005 гг.)

№ п/п	Таксон	Участок 1			Участок 2		Участок 3	
		заросли рогоза	заросли тростника	без зарослей	заросли рогоза	без зарослей	без зарослей	без зарослей
1	2	3	4	5	6	7	8	
	Отдел Сине-зеленые водоросли – Суапорхута							
	Класс Chroococcophyceae							
	Порядок Chroococcales							
1	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.			+				
2	<i>Synechococcus aeruginosus</i> Nag.					+		
3	<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Laut. emend. Hollerb.		+					
4	<i>Dactylococcopsis raphidoides</i> Hansg.	+	+	+	+	+	+	+
5	<i>Dactylococcopsis Elenkinii</i> Roll.			+				
6	<i>Dactylococcopsis acicularis</i> Lemm.			+	+	+	+	+
7	<i>Merismopedia glauca</i> (Ehr.) Nag.	+	+	+				+
8	<i>Merismopedia major</i> (Smith.) Geite.			+				+
9	<i>Merismopedia minima</i> G.Beck.				+			+
10	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.			+				+
11	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kutz. emend. Elenk.	+	+	+	+	+	+	+
12	<i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>flos-aquae</i> (Witttr.) Elenk.		+	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8
13	<i>Microcystis aeruginosa</i> f. <i>sphaerodictyoides</i> Elenk.	+					
14	<i>Microcystis pulverea</i> (Wood.) Forti emend. Elenk.	+	+	+	+	+	+
15	<i>Microcystis pulverea</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.).	+		+	+		+
16	<i>Microcystis pulverea</i> f. <i>planctonica</i> (G.M. Smith.) (Lemm.).	+	+			+	
17	<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G.S. West.			+			
18	<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemm.) Hollerb.			+			+
19	<i>Gloeocapsa turgida</i> (Kiitz.) Hollerb. Emend.		+	+		+	+
20	<i>Gloeocapsa minor</i> (Kiitz.) Hollerb. ampl.					+	+
21	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nag.			+		+	+
22	<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod.	+		+	+		+
23	<i>Gomphosphaeria lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk.					+	
24	<i>Gomphosphaeria aronina</i> Kutz.			+			
25	<i>Snovella rosea</i> (Snow.) Elenk.			+			
26	<i>Woronichinia naegeliana</i> (Ung.) Elenk.		+				+
	Класс Нормогониофусеае						
	Порядок Oscillatoriales						
27	<i>Oscillatoria planctonica</i> Wotosz.		+	+	+	+	+
28	<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.	+					+

1	2	3	4	5	6	7	8
29	<i>Oscillatoria rupicola</i> Hansg.			+			
30	<i>Oscillatoria</i> sp.	+	+				+
31	<i>Spirulina flavovirens</i> Wisl.			+	+		+
32	<i>Spirulina princeps</i> W. et G.S. West.		+				
33	<i>Phormidium frigidum</i> F.E. Fritsch.	+					
34	<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.		+	+			+
35	<i>Phormidium ambiguum</i> Gom.			+			
36	<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.		+	+		+	+
37	<i>Lyngbya limnetica</i> f. <i>jacutica</i> Kissel.			+			
	Порядок Nostocales						
38	<i>Anabaenopsis</i> sp.			+			+
39	<i>Anabaena flos-aquae</i> Breb.	+	+	+	+	+	+
40	<i>Anabaena flos-aquae</i> f. <i>jacutica</i> (Kissel.) Elenk.		+			+	+
41	<i>Anabaena flos-aquae</i> f. <i>aptekariana</i> Elenk.	+					
42	<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenk.	+		+	+	+	+
43	<i>Anabaena scheremetievi</i> f. <i>rotundospora</i> Elenk.			+			
44	<i>Anabaena scheremetievi</i> f. <i>ovalispora</i> Elenk.				+		+
45	<i>Anabaena augstumalis</i> f. <i>incrassata</i> (Nyg.) Elenk.		+				
46	<i>Anabaena contorta</i> Bachm.			+			+

1	2	3	4	5	6	7	8
47	<i>Anabaena affinis</i> Lemm.		+	+			
48	<i>Anabaena circinalis</i> (Kütz.) Hansg.			+			
49	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs.	+	+	+	+	+	+
	Отдел Криптофитовые водоросли – Скруторфyta						
	Класс Скруторфусеae						
	Порядок Скрутомонадаles						
1	<i>Rhodomonas lacustris</i> Pasch. et Ruttn.	+					+
2	<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.		+				
3	<i>Скрутомонас curvata</i> Ehr.	+	+	+	+	+	+
4	<i>Скрутомонас caudata</i> Sciller.		+		+		
5	<i>Скрутомонас ovata</i> Ehr.				+	+	
6	<i>Скрутомонас</i> sp.1	+	+	+		+	
7	<i>Скрутомонас</i> sp.2	+					+
	Отдел Динофитовые водоросли – Динофyta						
	Класс Динофусеae						
	Порядок Гутнодиниалес						
1	<i>Гутнодиниум</i> sp.	+			+	+	+
	Порядок Перидиниалес						
2	<i>Гленодиниум</i> sp.		+				+

1	2	3	4	5	6	7	8
3	<i>Peridinium aciculiferum</i> Lemm.				+		+
4	<i>Peridinium bipes</i> Stein.	+	+		+		+
5	<i>Peridinium cinctum</i> (O.F.M.) Ehr.	+		+	+	+	+
6	<i>Peridinium inconspicuum</i> Lemm.			+			+
7	<i>Peridinium</i> sp.1				+		+
8	<i>Peridinium</i> sp.2					+	
9	<i>Ceratium hirundinella</i> (O.P.M.) Schrank.	+	+	+	+	+	+
10	<i>Ceratium</i> sp.	+	+	+		+	+
11	<i>Tetradinium</i> Klebs. sp.	+	+				+
12	<i>Cystodinium</i> Klebs. sp.		+		+		
	Отдел Золотистые водоросли – Chrysoophyta						
	Класс Chrysophyceae						
	Порядок Chromulinales						
1	<i>Chromulina tenera</i> Matv.			+	+	+	+
2	<i>Chromulina crassa</i> Bachm.						+
3	<i>Chromulina</i> sp.			+			+
4	<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs.		+				
5	<i>Chrysococcus biporus</i> Skuja.					+	
6	<i>Chrysococcus triporus</i> Matv.			+			

1	2	3	4	5	6	7	8
7	<i>Chrysococcus</i> sp.		+				
8	<i>Kephyrion moniliferum</i> (Schmid.) Bourrelly.		+				
9	<i>Kephyrion rubri-claustri</i> Conr.			+			
10	<i>Kephyrion</i> Pacher sp.				+		
	Порядок <i>Ochromonadales</i>						
11	<i>Uroglena volvox</i> Ehr.				+		+
12	<i>Uroglena gracilis</i> (Korsch.) Bourrelly.		+				+
13	<i>Dinobryon divergens</i> Imhof.	+	+		+	+	+
14	<i>Synochromonas pallida</i> Korsch.	+	+		+	+	+
15	<i>Pseudokephrion Schilleri</i> Conr.	+		+	+	+	+
16	<i>Pseudokephrion</i> sp.			+			+
17	<i>Mallomonopsis robusta</i> Matv.		+		+	+	+
18	<i>Mallomonopsis elliptica</i> Matv.			+			
19	<i>Mallomonas</i> sp.1		+				
20	<i>Mallomonas</i> sp.2	+	+		+	+	+
21	<i>Synura uvella</i> Ehr. emend. Korsch.	+					+
22	<i>Synura</i> sp.	+			+		+
	Отдел Диатомовые водоросли – Bacillariophyta						
	Класс <i>Centrophyceae</i>						

1	2	3	4	5	6	7	8
	Порядок <i>Thalassiosirales</i>						
1	<i>Thalassiosira bramaputrae</i> (Ehr.) Hakansson et Locker			+	+	+	
2	<i>Stephanodiscus agassizensis</i> Hakansson et Kling.			+			
3	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Crun.	+	+	+	+	+	+
4	<i>Stephanodiscus rotula</i> (Kiitz.) Hendeey.	+					
5	<i>Stephanodiscus minutulus</i> (Kiitz.) Cleve et Moller.		+				+
6	<i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kiitz.) Krieg.			+	+	+	+
7	<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round.	+	+	+	+	+	+
8	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kiitz.	+	+				
9	<i>Cyclotella comta</i> (Ehr.) Kiitz.	+	+	+	+	+	+
10	Порядок <i>Melosirales</i>						
	<i>Melosira varians</i> Ag.	+	+	+	+	+	+
	Порядок <i>Aulacosirales</i>						
11	<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grun.) Sim.		+				
12	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.	+	+	+	+	+	+
13	<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Mull.) Sim.	+	+	+	+	+	+
14	<i>Aulacoseira italica</i> (Kiitz.) Sim.	+	+	+	+	+	+
15	<i>Aulacoseira distans</i> (Ehr.) Sim.	+	+		+	+	+
	Класс <i>Pennatophyceae</i>						

1	2	3	4	5	6	7	8
	Порядок <i>Agarhales</i>						
16	<i>Fragilaria construens</i> (Ehr.) Grun.	+	+	+	+	+	+
17	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.		+				+
18	<i>Synedra acus</i> Kiitz.						+
19	<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	+	+	+	+	+	+
20	<i>Synedra vaucheriae</i> Kiitz. var. <i>vaucheriae</i>	+					
21	<i>Ophephora Martyi</i> Heib.	+					+
22	<i>Asterionella formosa</i> Hass.			+	+	+	+
23	<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag. var. <i>elongatum</i>	+	+		+	+	+
24	<i>Diatoma hiemale</i> (Lyngb.) Heib.					+	+
25	<i>Diatoma vulgare</i> Bory.	+	+		+	+	+
26	<i>Diatoma anceps</i> (Ehr.) Kirchn.		+				+
27	<i>Meridion circulare</i> Ag.				+		
28	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kiitz.	+	+	+	+	+	+
29	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth.) Kutz.		+				
	Порядок <i>Raphales</i>						
30	<i>Navicula capitataradiata</i> Germain.			+			+
31	<i>Navicula cryptocephala</i> Kiitz.	+	+	+	+	+	+
32	<i>Navicula nivalis</i> Ehr.		+				

1	2	3	4	5	6	7	8
33	<i>Navicula peregrina</i> (Ehr.) Kiitz.			+			+
34	<i>Navicula radiosa</i> Kiitz.		+		+		
35	<i>Navicula reinhardtii</i> (Grun.) Grun.		+			+	
36	<i>Navicula rhynchocephala</i> Kiitz.				+	+	+
37	<i>Navicula rrhynchocephala</i> Kiitz. var. <i>rhynchocephala</i>	+	+	+	+	+	+
38	<i>Navicula dicephala</i> var. <i>elginensis</i> (Greg.) Grun.				+		+
39	<i>Navicula</i> sp.	+	+		+		+
40	<i>Stauroneis</i> sp.	+	+		+		+
41	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kiitz.) Rabenh.	+	+		+	+	+
42	<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.			+		+	
43	<i>Pinnularia fasciata</i> Lagerst.	+		+	+	+	+
44	<i>Pinnularia interrupta</i> W Sm.	+	+		+		
45	<i>Pinnularia legumen</i> (Ehr.) Ehr.	+			+		+
46	<i>Pinnularia</i> sp.		+				+
47	<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cl.	+	+		+		+
48	<i>Neidium affine</i> (Ehr.) Pfitz.	+					
49	<i>Neidium dubium</i> (Ehr.) Cl..		+				
50	<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	+		+	+	+	+
51	<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	+			+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8
52	<i>Achnanthes</i> sp.	+	+	+	+	+	+
53	<i>Eunotia fallax</i> A. Cl.				+	+	+
54	<i>Eunotia septentrionalis</i> Ostr.		+				
55	<i>Eunotia</i> sp.	+					+
56	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh.) Lange-Bertalot.	+		+	+	+	
57	<i>Cymbella affinis</i> Kiitz.	+	+		+		
58	<i>Cymbella cistula</i> (Ehr.) Kirchn.	+		+	+	+	
59	<i>Cymbella silesiaca</i> Bleisch.	+			+		
60	<i>Cymbella</i> sp.		+				+
61	<i>Amphora libyca</i> Ehr.	+					
62	<i>Amphora ovalis</i> Kiitz.	+	+		+	+	+
63	<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	+			+		+
64	<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kiitz.	+	+		+	+	+
65	<i>Gomphonema truncatum</i> Ehr.		+				
66	<i>Epithemia turgida</i> (Ehr.) Kiitz.		+				
67	<i>Epithemia</i> sp.				+		+
68	<i>Denticula tenuis</i> Kiitz.	+					
69	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehr.) O. Miil.	+			+		+
70	<i>Rhopalodia</i> sp.		+				

1	2	3	4	5	6	7	8
71	<i>Nitzschia acicularis</i> W.Sm.	+	+	+	+	+	+
72	<i>Nitzschia draveillensis</i> Coste et Ricard.		+	+			
73	<i>Nitzschia palea</i> (Kiitz). W.Sm.	+	+	+	+	+	+
74	<i>Nitzschia paleacea</i> Grun.			+			
75	<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch.		+				
76	<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch.) W.Sm.	+	+		+	+	+
77	<i>Nitzschia vermicularis</i> (Kiitz.) Grun.	+	+	+	+	+	+
78	<i>Nitzschia</i> sp.		+	+			+
79	<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	+					
80	<i>Surirella angustata</i> Kiitz.						
81	<i>Surirella brebissonii</i> Krammer et Lange-Bertalot.	+	+		+		+
82	<i>Surirella minuta</i> Breb.	+					
83	<i>Surirella linearis</i> W.Sm.	+	+		+	+	+
84	<i>Суматорплеура elliptica</i> (Breb.) W.Sm.	+	+		+	+	+
85	<i>Суматорплеура solea</i> (Breb.) W.Sm.	+	+		+	+	+
	Желтозеленые водоросли – Xanthophyta						
	Класс Xanthosporophyceae						
	Порядок Heterosoccales						
1	<i>Nephrodiella lunaris</i> Pacher.	+	+				

1	2	3	4	5	6	7	8
2	<i>Chlorocloster raphidioides</i> Pacher.						
3	<i>Pleurogaster lunaris</i> Pacher.			+			
4	<i>Polyedriella aculeata</i> Pacher.	+					
5	<i>Tetraedriella limbata</i> Pacher.		+				
6	<i>Tetraedriella gigas</i> Pacher.		+				
7	<i>Tetraedriella spinigera</i> Skuja	+					
8	<i>Goniochloris parvula</i> Pacher.			+			
9	<i>Goniochloris spinosa</i> Pacher.						
10	<i>Isthomochloron trispinatum</i> (W. et G.S. West.) Skuja.		+				
11	<i>Gloeobotrys chlorinus</i> Pacher.		+				
12	<i>Ophiocytium capitatum</i> Wolle.						
13	Sp. sp.	+	+				
	Класс Xanthosiphonophyceae						
	Порядок Botrydiales						
14	<i>Vaucheria</i> sp.						
	Отдел Эвгленовые водоросли – Euglenophyta						
	Класс Euglenophyceae						
	Порядок Euglenonales						
1	<i>Trachelomonas armata</i> (Ehr.) Stein.	+	+		+		

1	2	3	4	5	6	7	8
2	<i>Trachelomonas cylindracea</i> (Playf.) Popova.						
3	<i>Trachelomonas hispida</i> (Perty.) Stein emend. Defl.	+	+	+	+	+	+
4	<i>Trachelomonas horrida</i> Palmer.	+					+
5	<i>Trachelomonas intermedia</i> Dang.	+	+	+	+	+	+
6	<i>Trachelomonas planctonica</i> Swir.			+			+
7	<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	+	+	+	+	+	+
8	<i>Strombomonas fluviatilis</i> (Lemm.) Defl.				+		
9	<i>Strombomonas Scauinslandii</i> (Lemm.) Defl.	+			+		+
10	<i>Strombomonas volgensis</i> (Lemm.) Defl.					+	+
11	<i>Eutreptia</i> sp.	+					
12	<i>Euglena acus</i> Ehr.	+	+		+	+	+
13	<i>Euglena pisciphormis</i> Klebs.			+			
14	<i>Euglena texta</i> (Daj.) Hubner.	+	+	+		+	+
15	<i>Euglena tripteris</i> (Duj.) Klebs.	+					+
16	<i>Euglena viridis</i> Ehr.	+	+	+	+	+	+
17	<i>Euglena</i> sp. 1	+					+
18	<i>Euglena</i> sp. 2		+				
19	<i>Lepocinclis fusiformis</i> (Carter.) Lemm.	+					
20	<i>Phacus hispidulus</i> (Eichw.) Lemm.	+					

1	2	3	4	5	6	7	8
21	<i>Phacus longicauda</i> (Ehr.) Daj.		+		+		+
22	<i>Phacus monilatus</i> Stokes.		+				+
23	<i>Phacus pleuronectes</i> (Ehr.) Daj.	+	+	+			+
24	<i>Phacus</i> sp.	+					+
25	<i>Astasia klebsii</i> Lemm.	+					
	Отдел Зеленые водоросли – Chlorophyta						
	Класс Volvocophyceae						
	Порядок Tetraselmiales						
1	<i>Tetraselmis cordiformis</i> (Cart.) Stein.	+					
	Порядок Chlamydomonadales						
2	<i>Chlamydomonas aulata</i> Pasch.				+		
3	<i>Chlamydomonas gelatinosa</i> Korschik.					+	+
4	<i>Chlamydomonas globosa</i> Snow.	+	+	+	+	+	+
5	<i>Chlamydomonas monadina</i> Stein.		+				
6	<i>Chlamydomonas mucosa</i> (Korschik.) Pasch.				+		
7	<i>Chlamydomonas reinhardii</i> Dang.		+				+
8	<i>Chlamydomonas pertyi</i> Gorosch.			+			
9	<i>Chlamydomonas snowiae</i> Printz.		+				
10	<i>Chlamydomonas</i> sp.	+		+		+	+

1	2	3	4	5	6	7	8
11	<i>Carteria globosa</i> Korschik.	+	+	+	+	+	+
12	<i>Carteria</i> sp.		+	+			
13	<i>Chlorogonium aculeatum</i> (Korschik.) Pasch.	+					
14	<i>Chlorogonium elongatum</i> Dang.		+				
15	<i>Lobomonas stellata</i> Chod.	+	+	+			+
16	<i>Diplostauron angulosum</i> Korschik.			+			
17	<i>Furcilla lobosa</i> Stokes.					+	
18	<i>Phacotus lenticularis</i> (Ehr.) Stein.	+	+	+	+	+	+
19	<i>Pteromonas aculeata</i> Lemm.	+	+		+		+
20	<i>Polytoma spicatum</i> Krass.	+	+	+		+	+
	Порядок Volvocales						
21	<i>Pyrobotrys elongata</i> Korsch.	+					+
22	<i>Gonium pectorale</i> O.F.Miil.		+				+
23	<i>Pandorina morum</i> (Mill.) Bory.	+	+	+	+	+	+
24	<i>Pandorina charkoviensis</i> Korschik.	+					
25	<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	+	+		+		+
26	<i>Volvox globator</i> Linne.				+		+
27	<i>Volvox aureus</i> Ehr.	+					

1	2	3	4	5	6	7	8
	Класс <i>Protozoophyceae</i>						
	Порядок <i>Chlorococcales</i>						
28	<i>Chlorococcum</i> sp.	+			+		+
29	<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourr.			+			+
30	<i>Schroederia setigera</i> (Schroed.) Lemm.		+				+
31	<i>Schroederia spiralis</i> (Printz.) Korschik.			+			
32	<i>Schroederia robusta</i> Korschik.					+	+
33	<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern.				+		+
34	<i>Treubaria planctonica</i> (G.M.Smith.) Korschik.					+	+
35	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.	+					+
36	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen.	+	+	+	+	+	+
37	<i>Pediastrum simplex</i> Meyen.	+	+			+	+
38	<i>Pediastrum tetras</i> (Ehr.) Ralfs.	+	+		+		+
39	<i>Golenkinia radiata</i> Chod.				+		+
40	<i>Golenkiniopsis solitaria</i> (Korsch.) Korschikoff.			+			+
41	<i>Polyedriopsis spinulosa</i> Schmidle.	+					+
42	<i>Tetraedron arthrodesmiforme</i> Chod.	+		+	+		+
43	<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda.) Hansg.	+		+	+		+
44	<i>Tetraedron enorme</i> Hansg.	+					+
45	<i>Tetraedron minimum</i> (A.Br.) Hansg.	+		+			+

1	2	3	4	5	6	7	8
46	<i>Tetraedron triangulare</i> Korschik.		+				+
47	<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	+	+			+	+
48	<i>Acanthosphaeria Zachariasi</i> Lemm.					+	
49	<i>Coenococcus planktonicus</i> Korschik.					+	+
50	<i>Coenocystis obtusa</i> Korschik.			+			
51	<i>Coenochloris korschikoffi</i> Hindak.					+	+
52	<i>Nephrochlamus subsolitaria</i> (G.S.West.) Korschik.	+	+				
53	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood.	+	+	+	+	+	+
54	<i>Dictyosphaerium</i> sp.						
55	<i>Chlorella vulgaris</i> Beyer.			+		+	+
56	<i>Siderocelis ornata</i> (Fott.) Fott.	+					+
57	<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerh.) Chodat.		+				+
58	<i>Lagerheimia genevensis</i> Chod.	+					
59	<i>Chodatella amphitricha</i> Lemm.	+	+	+			+
60	<i>Chodatella longiseta</i> Lemm.		+				+
61	<i>Oocystis natans</i> Wille.	+	+	+	+		+
62	<i>Coelastrum cambricum</i> Arch.			+			
63	<i>Coelastrum proboscideum</i> Bohl.	+	+	+		+	+
64	<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.	+	+	+	+	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8
65	<i>Scenedesmus bijugatus</i> (Turp.) Kiitz.		+	+			+
66	<i>Scenedesmus denticulatus</i> Lagerheim. (var. <i>disciformis</i> Hortobagyi.)					+	+
67	<i>Scenedesmus disciformis</i> (Chod.) Fott et Kom.		+				+
68	<i>Scenedesmus ellipticus</i> Corda.					+	
69	<i>Scenedesmus falcatus</i> Chodat.	+		+			+
70	<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Breb.	+	+	+	+		+
71	<i>Scenedesmus naegelii</i> Breb.			+			
72	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kiitz.	+					
73	<i>Scenedesmus</i> sp.			+			+
74	<i>Tetrastrum alpinum</i> Korschik.			+			+
75	<i>Tetrastrum triacanthum</i> Korschik.		+	+		+	+
76	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirchn.) W.et.W.	+	+	+		+	+
77	<i>Crucigenia rectangularis</i> (A..Br.) Gay.	+	+	+		+	+
78	<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.	+	+	+	+		+
79	<i>Actinastrum hantzschii</i> var.sp.			+			
80	<i>Didimocystis planctonica</i> Korschikoff.	+	+	+		+	+
81	<i>Ankistrodesmus angustus</i> Bern.		+				
82	<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda.) Ralfs.		+			+	+
83	<i>Selenastrum bibraianum</i> Reinsch.	+					

1	2	3	4	5	6	7	8
84	<i>Selenastrum gracil</i> Reinsch.	+	+				+
85	<i>Monographidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind.	+	+	+	+	+	+
86	<i>Monographidium minutum</i> (Nag.) Kom.-Legn.	+			+		
87	<i>Monographidium</i> sp.			+			+
88	<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirhn.) Moeb.	+	+	+	+	+	+
89	<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle.) Bohl.	+	+		+	+	
90	<i>Granulocystopsis psedocoronata</i> (Korsch.) Hind.					+	+
91	<i>Plancosphaeria gelatinosa</i> G.Sm.	+		+			+
92	<i>Raphidocelis danubiana</i> (Hind.) Marv. et al.					+	
93	<i>Raphidocelis sigmoidea</i> Hindak.			+			
94	<i>Amphikrikos hexacosta</i> (Thomps.) Hind.		+				
95	<i>Closteriopsis acicularis</i> (G. M. Smith.) Belch.	+	+				+
	Класс <i>Conjugatophyceae</i>						
	Порядок <i>Desmidiiales</i>						
96	<i>Closterium acerosum</i> (Schr.) Ehrenb.	+	+		+	+	+
97	<i>Closterium acutum</i> (Lyngb.) Breb.	+	+		+	+	
98	<i>Closterium ehrenbergii</i> Menegh.			+	+		
99	<i>Closterium gracile</i> Breb.	+			+		
100	<i>Closterium kuetzingii</i> Breb.	+					
101	<i>Closterium</i> sp.		+				
102	<i>Cosmarium botrytis</i> Menegh.		+				

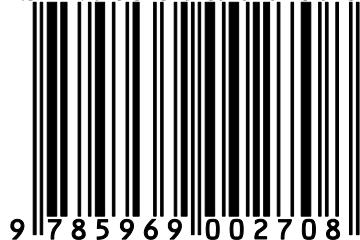
1	2	3	4	5	6	7	8
103	<i>Cosmarium granatum</i> Breb.	+					+
104	<i>Cosmarium lundellii</i> Breb.	+	+			+	
105	<i>Cosmarium margaritiferum</i> Menegh.				+		+
106	<i>Cosmarium furcatospermum</i> W.et.G.S.West.	+	+				
107	<i>Cosmarium punctulatum</i> Breb.				+		
108	<i>Cosmarium subprotumidum</i> Nordst. var. <i>subprotumidum</i>		+		+		
109	<i>Cosmarium granatum</i> Breb.	+	+				+
110	<i>Cosmarium</i> sp.1				+		
111	<i>Cosmarium</i> sp.2	+					
112	<i>Staurastrum neglectum</i> G.S.West.			+		+	+
113	<i>Staurastrum brachiatum</i> Ralfs.				+		
114	<i>Staurastrum paradoxum</i> Meyen.	+	+			+	
115	<i>Staurastrum gracil</i> Ralfs.		+				
116	<i>Staurastrum</i> sp.				+		
117	<i>Stauroidesmus dejectus</i> (Breb.) Teil. var. <i>apicularis</i>	+	+				
118	<i>Stauroidesmus controversus</i> (W. et. G.S.West.) Teil.				+		+
119	<i>Micrasterias denticulata</i> Breb. var. <i>denticulata</i> .	+					
120	<i>Ulothrix</i> Kütz. sp.		+		+		
121	Sp. sp.	+	+		+		

Научное издание

Л.Ю. Халиуллина, В.А. Яковлев

**ФИТОПЛАНКТОН МЕЛКОВОДИЙ
В ВЕРХОВЬЯХ
КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

ISBN 978-5-9690-0270-8



Подписано в печать 23.10.2015.

Бумага офсетная. Формат 60x84 1/16.

Гарнитура «TimesNewRoman». П. л. 10,75.

Общий тираж 500 экз. Первый завод 100 экз. Заказ №10.2/Б.

Издательство Академии наук
Республики Татарстан
420111, г. Казань, ул. Баумана, 20
e-mail: izdat.anrt@yandex.ru
