

Экология, ценология, охрана и роль водорослей в природе

АЛЬГО
ЛОГИЯ

УДК 582.23:574.583:504.453

Р.Е. РОМАНОВ

Ин-т водных и экологических проблем СО РАН,

656038 Барнаул, ул. Молодежная, 1, Россия

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,

630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия

LIMNOTHRIX REDECKEI (VAN GOOR) MEFFERT (CYANOPROKARYOTA) В ПЛАНКТОНЕ Р. БАРНАУЛКИ (РОССИЯ)

В результате исследований в конце летне-осенней и начале зимней межени 2002–2003 гг. в планктоне нижнего течения равнинной р. Барнаулки с незарегулированным стоком обнаружено значительное развитие лимнофильного *Limnothrix redekelei* (Van Goor) Meffert, что, по-видимому, обусловлено снижением уровня воды и интенсивности внешнего водообмена. В зимнюю меженю при открытой воде рост численности и биомассы *L. redekelei* сопровождался увеличением средних величин объема клетки и трихома при относительно стабильном среднем числе клеток в трихоме. При снижении освещенности из-за увеличения толщины льда одновременно со снижением численности и биомассы уменьшалась средняя длина трихома *L. redekelei*. Трихомы *L. redekelei* при полной или частичной утрате газовых вакуолей отличались от *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Anagn. et Komárek отсутствием перешнуровок у неразличимых поперечных перегородок. Это не совпадает с наблюдениями и предположением Б.А. Уиттона (Whitton, 2002) о тождественности упомянутых видов.

Ключевые слова: *Limnothrix redekelei*, планктон, равнинная река Барнаулка, бассейн Верхней Оби.

Введение

Limnothrix redekelei (Van Goor) Meffert 1988 (= *Oscillatoria redekelei* Van Goor 1918) – эвритермный «тепелюбивый» представитель *Cyanoprokaryota*, эффективно использующий низкую освещенность, которая может быть обусловлена его развитием (Sosnowska, 1987; Reynolds, 1999; Scheffer et al., цит. по: Hasler, Poulicková, 2003; Meffert, цит. по: Nöges et al., 2003). Это объясняет его массовое развитие, вплоть до «цветения», при умеренном перемешивании, снижающем прозрачность воды (Кукк, 1965; Nöges, Nöges, 1999; Reynolds et al., 2002). В неглубоких водах это способствует накоплению значительной биомассы водоросли из-за более эффективного использования света при фотосинтезе. Этому содействует также высокое содержание фотосинтетических пигментов и отношение площади поверхности к объему доминирующих в мутных мелководных озерах представителей сем. *Oscillatoriaceae* (Havens et al., 2003). При перемешивании энергетические затраты на поддержание положения в водной толще невелики (Tilzer, цит. по: Nixdorf, Deneke, 1997).

Литературные данные о способности рассматриваемого вида регулировать собственную плавучесть противоречивы (Reynolds, 1999; Mur et al., цит. по: Hasler, Poulicková, 2003).

© Р.Е. Романов, 2007

ISSN 0868-8540

Альгология. 2007. Т. 17. № 3

Algologia. 2007. V. 17. N 3

325

Limnothrix redeckeii часто доминирует в период открытой воды в планктоне мелководных эвтрофных и гиперэвтрофных озер умеренных широт (Rücker et al., 1997; Reynolds, 1998; Trifonova, 1998; Ляшенко, 1999; Schmitt, Nixdorf, 1999; Nöges et al., 2003), а также способна вегетировать подо льдом (Шаларь, 1984; Трифонова, 1990; Wiedner, Nixdorf, 1998). В фитопланктоне высокозвротных озер Латгальской возвышенности (Прибалтика) *L. redeckeii* вегетирует круглогодично с максимумом в конце лета – осенью (сентябрь – октябрь) в условиях пониженных температур и низкой освещенности (Трифонова, 1990). Преобладание этого вида по численности в потамопланктоне отмечено лишь в реках, протекающих через мелководные озера (Bahnwart, 1999; Köhler, Hoeg, 2000) или с искусственно зарегулированным стоком (Ключенко, 1996). Биомасса *L. redeckeii* оставалась почти неизменной в русле р. Варнов (Германия) после озера при скорости течения менее 0,1 м/с, но снижалась более чем на 80 % в 22,3 км ниже на речном участке при скорости течения более 0,16 м/с (Bahnwart et al., 1999). Поэтому значительное развитие *L. redeckeii* в фитопланктоне незарегулированного притока Верхней Оби привлекло к себе внимание исследователей.

Цель данной работы – изучение сезонной динамики размерных характеристик, численности и биомассы *L. redeckeii* в планктоне нижнего течения реки Барнаулки.

Материалы и методы

Равнинная незарегулированная р. Барнаулка впадает в р. Обь в пределах г. Барнаула. Длина р. Барнаулки приблизительно 200 км, площадь водосборного бассейна – 5720 км², расход воды в приусьевом участке – не более 8 м³/с, скорость течения – 0,3–0,9 м/с (Темерев и др., 2001). Ширина русла на исследованном участке этой реки составляет около 30 м, глубина в конце летне-осенней – начале зимней межени не превышала 0,5 м. Прозрачность воды р. Барнаулки в период вегетации, как правило, превышала максимальную глубину исследованного водотока. Минимальные значения прозрачности зарегистрированы 1 октября (0,23 м) и 15 ноября 2002 г. (0,35 м).

Исследования проводили с ноября 2001 г. по февраль 2003 г. Пробы фитопланктона отбирали в приусьевом участке реки (1,0 км от устья) во все сезоны с интервалом в две недели. Отбор и обработку проб проводили по общепринятым методам (Водоросли, 1989) с использованием микроскопа МБИ-15, «живого» и фиксированного материала. Биомассу определяли счетно-объемным методом, принимая плотность клетки, равной 1 г/см². В данной работе средние величины: число клеток в трихоме *L. redeckeii* – частное от деления численности трихомов на численность клеток, объем трихома – биомассы на численность трихомов, объем клетки – биомассы на численность клеток.

Результаты и обсуждение

Limnothrix redeckeii встречен в планктоне р. Барнаулки лишь на спаде половодья, в конце летне-осенней и начале зимней межени. В эти периоды при

температура воды 1,0–11,5 °С численность клеток и трихомов, биомасса этого вида были невелики и не превышали 0,2 млн кл./дм³, 26,7 тыс. трих./дм³, 3,0 мг/м³ соответственно (рис. 1-3). Относительное обилие *L. redeckei* не превышало 9,2 % общей численности клеток, 1,3 % индивидов, 0,2 % общей биомассы. Рост значений этих показателей зарегистрирован в начале зимней межени с максимумом 27 млн кл./дм³, 2,3 млн трих./дм³, 360 мг/м³ непосредственно перед ледоставом при снижении прозрачности и уровня воды, температуре ~0,4 °С (15 ноября 2002 г.). По сравнению с предыдущим периодом доля этого вида в суммарном количестве фитопланктона возросла и составила 77,3 % численности клеток, 24,1 % численности индивидов, 7,8 % биомассы. Подо льдом происходило уменьшение численности и биомассы *L. redeckei*. Однако роль этой водоросли оставалась высокой (> 90 % численности клеток, 63 % численности индивидов, 18 % биомассы), уменьшаясь к началу февраля 2003 г. до 76; 35 и 5,2 % соответственно.

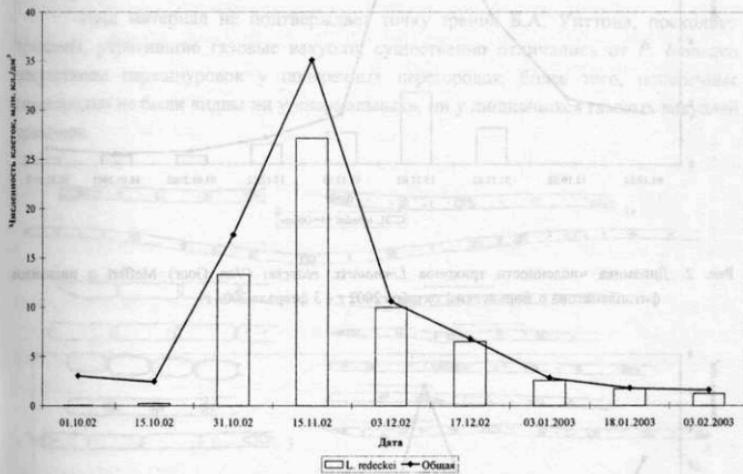


Рис. 1. Динамика численности клеток *Limnothrix redeckei* (Van Goor) Meffert и фитопланктона в р. Барнаулке 1 октября 2002 г.–3 февраля 2003 г.

Максимальное развитие неколониальных центрических диатомовых (*Stephanodiscus* spp. и *Cyclotella* spp.) 15 ноября 2002 г. – 6,4 млн кл./дм³, 5,9 млн инд./дм³, 2,7 г/м³ – 18,2; 60,8; 60,2 % общей численности клеток, индивидов и биомассы соответственно) перед ледоставом вызвало снижение прозрачности воды, что, однако, не препятствовало, а, скорее, даже способствовало росту *L. redeckei*.

Обнаруженные в р. Барнаулке нитчатые водоросли соответствовали диагнозу *L. redeckei* и характеризовались отсутствием перешнуровок у поперечных перегородок (рис. 4, 4). На рисунке А.К.Дж. Ван Гура – автора вида – показаны небольшие перешнуровки (рис. 4, 1). Трихом с незначительными перешнуровками у поперечных перегородок, ассоциированными с большими

газовыми вакуолями, представил Х. Скуя (рис. 4, 2). По данным Б.А. Уиттона (Whitton, 2002), фрагментация трихомов *L. redekei* часто происходит благодаря разрушению одной из клеток. В результате на полюсе трихома остается шило-видная газовая вакуоль (рис. 4, 3). Подобные трихомы очень редко наблюдали и в р. Барнаулке. Встречены также трихомы с конически-заостренным полюсом, у которого находились, по-видимому, несколько газовых вакуолей (рис. 4, 4).

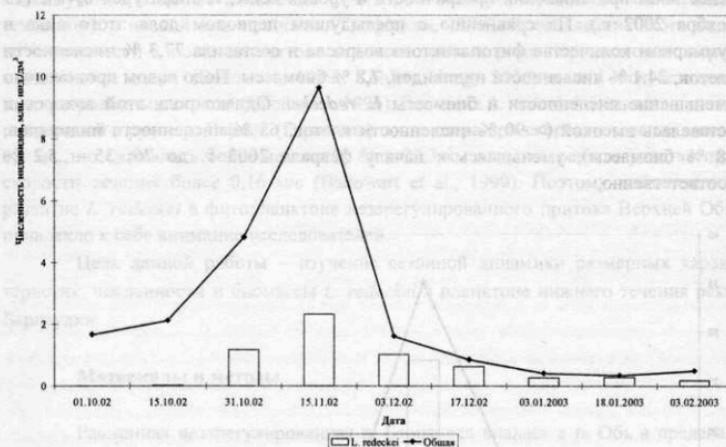


Рис. 2. Динамика численности трихомов *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert и индивидов фитопланктона р. Барнаулка 1 октября 2002 г.–3 февраля 2003 г.

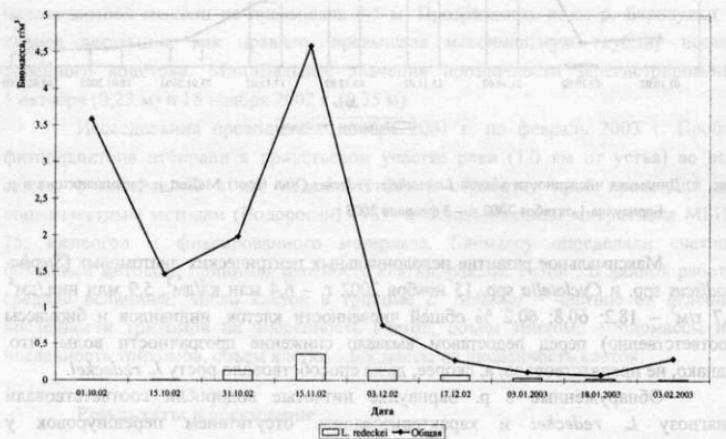


Рис. 3. Динамика биомассы *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert и фитопланктона р. Барнаулки 1 октября 2002 г.–3 февраля 2003 г.

По литературным данным, некоторые штаммы *L. redeckeii* при высокой освещенности образуют трихомы без газовых вакуолей, неотличимые от *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Anagn. et Komárek (=*Oscillatoria limnetica* Lemm.) (Whitton, 2002); сходство этих видов отмечал А.А. Еленкин (1949). По мнению Б.А. Уиттона (Whitton, 2002), некоторые природные популяции *P. limnetica*, по-видимому, лишь форма роста *L. redeckeii*. По нашему мнению, всего два рисунка из пяти Б.А. Уиттона и А. Пита соответствуют описанию *L. redeckeii* (см. рис. 4, 3), так как три изображенных трихома без газовых вакуолей обладают толстыми поперечными перегородками и сильными перешнуровками у них. Эти признаки скорее соответствуют описанию *P. limnetica*, а не *L. redeckeii*, трихомы которой без газовых вакуолей наблюдали в планктоне исследованной реки. Кроме того, верхний трихом скорее напоминает *Oscillatoria obliquaeacuminata* Skuja; конечная клетка второго сверху трихома имеет сосочковидный вырост, что не соответствует диагнозу *P. limnetica*.

Наш материал не подтверждает точку зрения Б.А. Уиттона, поскольку трихомы, утратившие газовые вакуоли, существенно отличались от *P. limnetica* отсутствием перешнуровок у поперечных перегородок, более того, поперечные перегородки не были видны ни у «нормальных», ни у лишившихся газовых вакуолей трихомов.

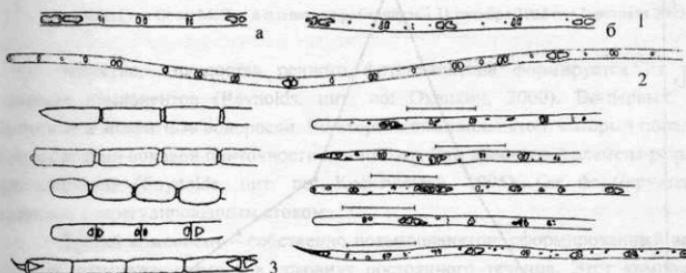


Рис. 4. Внешний вид *Limnothrix redeckeii* (Van Goor) Meffert.: 1, а, б – по А.К.Дж. Ван Гурю (Кондратьева, 1968), 2 – по Х. Скуе (Skuja, 1956), 3 – по Б.А. Уиттону и А. Питу (Whitton, 2002), 4 – ориг. Масштаб 10 мкм.

Трихомы *L. redeckeii* без газовых вакуолей отмечены в планктоне нижнего течения р. Барнаулки. Кроме того, встречены индивиды с малым количеством газовых вакуолей, которые могли присутствовать не во всех клетках. Однако, в отличие от *P. limnetica*, такие трихомы были не перешнурованы у поперечных перегородок, как и трихомы с газовыми вакуолями. Численность клеток и трихомов *L. redeckeii* с малым количеством газовых вакуолей или без них были существенно ниже соответствующих характеристик «нормальных» трихомов (рис. 5). Роль обеих фракций возрасла в середине зимней межени, причем роль

трихомов без газовых вакуолей была минимальна. Максимум численности индивидов с малым количеством газовых вакуолей отмечен в начале зимней межени при открытой воде.

Длина трихомов речной популяции *L. redeckei* варьировала в пределах 11,0–400,0 мкм при средней $100,9 \pm 1,7$ мкм (выборка – 1440 трихомов). Средний объем клетки варьировал от 10,2 до 14,0 мкм³, средний объем трихома – от 81,2 до 153,8 мкм³, среднее число клеток в трихоме – от 6,0 до 11,7. В зимнюю межень при открытой воде в планктоне р. Барнаулки рост численности и биомассы *L. redeckei* сопровождался увеличением средних величин объема клетки и трихома при относительно стабильном среднем числе клеток в трихоме (рис. 6). Подо льдом одновременно со снижением численности и биомассы происходило уменьшение средних величин объема трихома и числа клеток в нем. То есть, при снижении освещенности из-за увеличения толщины льда уменьшалась длина трихомов при относительно постоянной ширине. Изменения среднего объема клетки и трихома речной популяции *L. redeckei*, вероятно, можно объяснить различными сочетаниями скоростей роста и деления клеток, а также интенсивности внешнего водообмена.

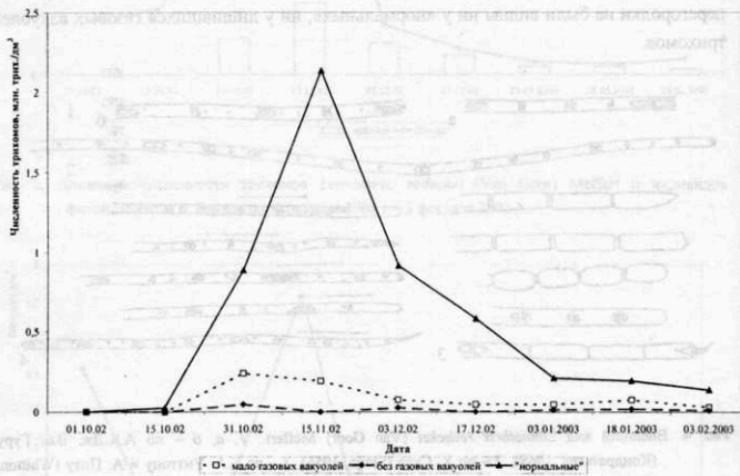


Рис. 5. Динамика численности трихомов *Limnothrix redeckei* (Van Goor) Meffert с разным количеством газовых вакуолей в планктоне р. Барнаулки 1 октября 2002 г.–3 февраля 2003 г.

Увеличение доли коротких трихомов *L. redeckei* (< 200 мкм) вниз по течению, по-видимому, благодаря механической фрагментации длинных трихомов отмечено в речных участках между проточными озерами (Bahnwart et al., 1999).

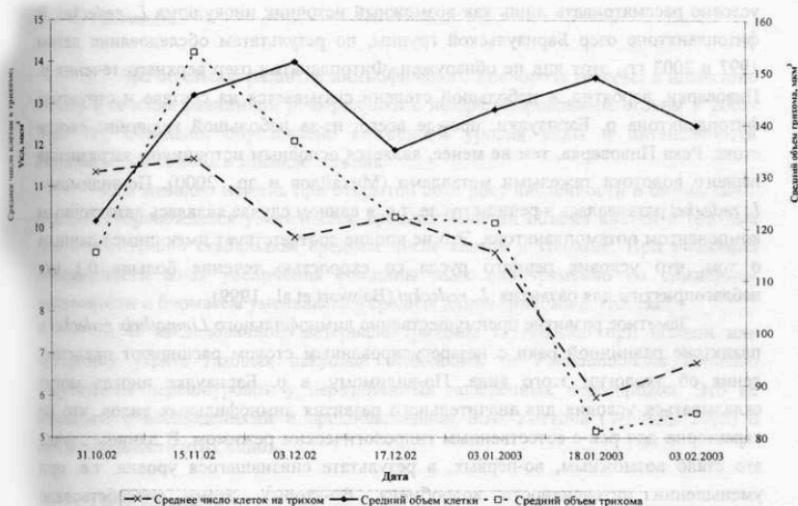


Рис. 6. Динамика средних величин объема клетки (V_c) и трихома, числа клеток в трихоме *Limnothrix redekelei* (Van Goor) Meffert в планктоне р. Барнаулки 31 октября 2002 г. – 3 февраля 2003 г.

Известно, что состав речного фитопланктона формируется из трех основных компонентов (Reynolds, цит. по: Охапкин, 2000). Во-первых, это бентосные и эпифитные водоросли. Во-вторых, лимнопланктон, который попадает в реки с водами боковой приточности или из озер. Это временный элемент речного фитопланктона (Reynolds, цит. по: Koskevičienė, 1995). Он формируется в водотоках с зарегулированным стоком.

Третий компонент – собственно потамопланктон, сформированный водоносями, размножающимися в условиях постоянного течения. Этот компонент фитопланктона в реках не может быть отделен от второго, т.к. водоемы всегда обогащают состав речного планктона. Учитывая, что массовое развитие *L. redekelei* зарегистрировано в лентических экосистемах, можно было бы предположить, что рассматриваемая водоросль является компонентом лимнопланктона и была занесена в р. Барнаулку извне. Однако для рассматриваемого водотока это маловероятно. В качестве возможных источников, в которых, учитывая доминирование этого вида в фитопланктоне нижнего течения исследованного водотока, должно происходить его значительное развитие, можно рассмотреть озера Барнаульской группы в верхнем течении реки и небольшие проточные озера в верхнем течении основного притока Барнаулки – р. Пивоварки. В русле реки Барнаулки в среднем течении (у с. Зимино, 91 км от устья) уже в середине летне-осенней межени скорость течения воды незначительна, а в конце этого периода – близка к нулю (Темерев и др., 2001). Поэтому озера в верховьях реки можно очень

условно рассматривать лишь как возможный источник инокулюма *L. redeckeii*. В фитопланктоне озер Барнаульской группы, по результатам обследования летом 1997 и 2003 гг., этот вид не обнаружен. Фитопланктон озер верхнего течения р. Пивоварки, вероятно, в небольшой степени оказывается на составе и структуре фитопланктона р. Барнаулки, прежде всего, из-за небольшой величины своего стока. Река Пивоварка, тем не менее, является основным источником загрязнения первого водотока тяжелыми металлами (Михайлов и др., 2000). По-видимому, *L. redeckeii* развивалась в речном русле, т.е. в данном случае являлась автохтонным компонентом потамопланктона. Это не вполне соответствует имеющимся данным о том, что условия речного русла со скоростью течения больше 0,1 м/с неблагоприятны для развития *L. redeckeii* (Bahawat et al., 1999).

Заметное развитие преимущественно лимнофильного *Limnothrix redeckeii* в планктоне равнинной реки с незарегулированным стоком расширяют представления об экологии этого вида. По-видимому, в р. Барнаулке иногда могут складываться условия для значительного развития лимнофильных видов, что не характерно для рек с естественным гидрологическим режимом. В данном случае это стало возможным, во-первых, в результате снизившегося уровня, т.е. при уменьшении интенсивности водообмена. Во-вторых, этому способствовало сочетание неоднородных по гидрологическому режиму участков р. Барнаулки. В русле этой реки в среднем течении (90 км от устья) уже в середине летне-осенней межени скорость течения воды незначительна, а к концу этого периода близка к нулю (Темерев и др., 2001). Учитывая высокие концентрации биогенных элементов в водах р. Барнаулки (Михайлов и др., 2000), развитие водорослей, в том числе *L. redeckeii*, по крайней мере, в нижнем течении, не лимитировано ими. Обильному развитию этого вида способствовала, в некоторой мере, и его возможная миксотрофность, которая в той или иной степени характерна для водорослей (Кузьменко, 1981), хотя есть данные, что *L. redeckeii* способна успешно развиваться на средах без органических веществ (Mundt et al., 2003).

Сходство основных факторов среды мелководных, хорошо перемешиваемых мутных эвтрофных озер и равнинных эвтрофных рек (структурная нестабильность, частые колебания освещенности) объясняет частое преобладание одних и тех же групп водорослей в планктоне этих водоемов. Это центрические (*Cyclotella*, *Stephanodiscus*), некоторые пеннатные диатомовые (*Nitzschia*, *Synedra*) и мелкие зеленые водоросли (*Scenedesmus*, *Chlorella* и *Chlamydomonas*) (Reynolds, 1984). *L. redeckeii*, однако, тяготеет к лентическим экосистемам.

В доступной литературе отсутствуют сведения о находках этого вида в водоемах и водотоках Западной Сибири, что, по-видимому, объясняется их слабой изученностью. *L. redeckeii* встречен также в фитопланктоне нижнего течения р. Большой Лосихи (впадает в протоку р. Оби в окр. г. Барнаула) неоднократно в начале зимней межени 2002 г. с обилием «единично» при температуре 0,0 °C, прозрачности > 0,6 м, скорости течения 0,6 м/с (оригинальные данные).

Выводы

1. Значительное развитие лимнофильного *Limnothrix redecke* в планктоне нижнего течения равнинной р. Барнаулки с незарегулированным стоком в 2002–2003 гг., очевидно, обусловлено снижением уровня воды и интенсивности внешнего водообмена в зимнюю межень.
2. В зимнюю межень при открытой воде рост численности и биомассы *L. redecke* сопровождался увеличением средних величин объема клетки и трихома при относительно стабильном среднем числе клеток в трихоме. При снижении освещенности из-за увеличения толщины льда одновременно со снижением численности и биомассы уменьшалась средняя длина трихома *L. redecke*.

3. В исследованном материале трихомы *L. redecke* при полной или частичной утрате газовых вакуолей отличались от *Pseudanabaena limnetica* отсутствием перешнуровок у неразличимых поперечных перегородок. Это не совпадает с наблюдениями и предположением Б.А. Уиттона (Whitton, 2002) о тождественности этих видов.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта Президента Российской Федерации № 22.2003.5.

R.Eu. Romanov

Institute for Water and Environmental Problems, Siberian Branch of Russian Academy of Science,
1, Molodeshnaya St., 656038 Barnaul, Russia

Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of Russian Academy of Science,
101, Zolotodolinskaya St., 630090 Novosibirsk, Russia

LIMNOTHRUX REDECKEI (VAN GOOR) MEFFERT (CYANOPROCARYOTA) IN PLANKTON RIVER BARNAUMLKA (RUSSIA)

Limnophilous *Limnothrix redecke* (Van Goor) Meffert significant development in unregulated lowland Barnaulka river downstream was revealed in 2002–2003 at the end of summer-autumn and at the beginning of winter low water. It is caused by the decline of water level and external water exchange intensity. At open water in winter low water period *L. redecke* abundance, cell and trichome volume mean values increased. The mean cells number in trichome was nearly constant. In freezing period abundance and mean length of *L. redecke* trichome decreased. With full or partial loss of gas vacuoles trichomes were different from those of *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Anagn. et Komárek. They were not constricted at invisible cross walls. This doesn't coincide with Whitton's (2002) observations and assumption of these species similarity.

Keywords: *Limnothrix redecke*, plankton, lowland River Barnaulka, Upper Ob basin.

Водоросли: Справочник / Под ред. С.П. Вассера и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.

Еленкин А.А. Синезеленные водоросли СССР. Спец. ч. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Вып. 2. – С. 985–908.

- Ключенко П.Д. Сравнительная характеристика фитопланктона притоков Днепра (Украина) // Альгология. – 1996. – 6, № 3. – С. 272-284.
- Кондратьєва Н.В. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 2. Клас гормогоніїві – *Hormogoniophyceae*. – К.: Наук. думка, 1968. – 524 с. – (Визначник прісноводних водоростей Української РСР; Вип. I, ч. 2.)
- Кузьменко М.И. Миксотрофизм синезеленых водорослей и его экологическое значение. – Киев: Наук. думка, 1981. – 212 с.
- Кукк Э.Г. О распространении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды // Экология и физиология синезеленых водорослей. – М.; Л.: Наука, 1965. – С. 5-12.
- Ляшенко О.А. Доминирование *Oscillatoria limnetica* Lemm. и *O. redekei* Van Goor (*Cyanophyta*) в фитопланктоне мелководных эвтрофических озер // Альгология. – 1999. – 9, № 2. – С. 78.
- Михайлов С.А. и др. Оценка загрязнения р. Барнаулки: гидрохимические исследования и модель источечных источников // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третьего тысячелетия: Мат. Междунар. науч. конф. – Томск: Изд-во НТЛ, 2000. – С. 150-154.
- Охапкин А.Г. История и основные проблемы исследований речного фитопланктона // Бот. журн. – 2000. – 85, № 10. – С. 1-14.
- Темерев С.В., Галахов В.П., Плотникова Ю.Е. Формирование и распределение химического стока р. Барнаулки // Изв. АлтГУ. – 2001. – 21, № 3 – С. 32-37.
- Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. – Л.: Наука, 1990. – 184 с.
- Шлазар В.М. Фитопланктон рек Молдавии. – Кишинев: Штиинца, 1984. – 216 с.
- Bahnwart M., Hübener Th., Schubert H. Downstream changes in phytoplankton composition and biomass in a lowland river-lake system (Warnow River, Germany) // Hydrobiologia. – 1999. – 391. – P. 99-111.
- Hašler P., Pouličková A. Diurnal changes in vertical distribution and morphology of a natural population of *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagnostidis et Komárek (*Cyanophyta*) // Ibid. – 2003. – 506-509. – P. 195-201.
- Havens K.E. et al. N:P ratios, light limitation and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution // Environ. Pollut. – 2003. – 122. – P. 379-390.
- Köhler J., Hoeg S. Phytoplankton selection in a river-lake system during two decades of changing nutrient supply // Hydrobiologia. – 2000. – 424. – P. 13-24.
- Kostkevičienė J. Studies of phytoplankton in the streams of the river Merkys basin // Bot. Lithuan. – 1995. – 1. – P. 35-47.
- Mundt S., Kreitlow S., Jansen R. Fatty acids with antibacterial activity from the cyanobacterium *Oscillatoria redekei* HUB 051 // J. Appl. Phycol. – 2003. – 15. – P. 263-267.
- Nixdorf B., Deneke R. Why “very shallow” lakes are more successful opposing reduced nutrient loads // Hydrobiologia. – 1997. – 342/343. – P. 269-284.
- Nöges T., Nöges P. The effect of extreme water level decrease on hydrochemistry and phytoplankton in a shallow eutrophic lake // Ibid. – 1999. – 408/409. – P. 277-283.
- Nöges T., Nöges P., Laugasté R. Water level as the mediator between climate change and phytoplankton composition in a large shallow lake // Ibid. – 2003. – 506-509. – P. 257-263.
- Reynolds C.S. et al. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // J. Plankt. Res. – 2002. – 24, N 5. – P. 417-428.
- Reynolds C.S. Metabolic sensitivities of lacustrine ecosystems to anthropogenic forcing // Aquat. Sci. – 1999. – 61. – P. 183-205.

- Reynolds C.S.* The ecology of freshwater phytoplankton. – London, etc.: Cambridge Univ. Press, 1984. – 384 p.
- Reynolds C.S.* What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status? // Hydrobiologia. – 1998. – 369/370. – P. 11-26.
- Rücker J., Wiedner C., Zippel P.* Factors controlling the dominance of *Planktothrix agardhii* and *Limnothrix redekelei* in eutrophic shallow lakes // Ibid. – 1997. – 342/343. – P. 107-115.
- Schmitt M., Nixdorf B.* Spring phytoplankton dynamics in a shallow eutrophic lake // Hydrobiologia. – 1999. – 408/409. – P. 269-276.
- Skaya H.* Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer // Nova Acta Reg. Soc. Sci. Upsal. – 1956. – 16, N 3. – P. 1-404.
- Sosnowska J.* Wpływ zrzutu wód podgrzanych na fitoplankton niektórych jezior koło Konina // Roczn. Nauk. Rol., ser. H. – 1988. – 101, z. 3. – S. 9-130.
- Trifonova I.S.* Phytoplankton composition and biomass structure in relation to trophic gradient in some temperate and subarctic lakes of north-western Russia and the Prebaltic // Hydrobiologia. – 1998. – 369/370. – P. 99-108.
- Whitton B.A.* Phylum Cyanophyta (Cyanobacteria) // Freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae. – London, etc.: Cambridge Univ. Press, 2002. – P. 25-122.
- Wiedner C., Nixdorf B.* Success of chrysophytes, cryptophytes and dinoflagellates over blue-green (cyanobacteria) during an extreme winter (1995/96) in eutrophic shallow lakes // Hydrobiologia. – 1998. – 369/370. – P. 229-235.

Получена 18.04.06

Подписала в печать Л.А. Сиренко