

Российская Академия Наук
Отделение биологических наук
Министерство науки и высшего образования РФ
Самарский федеральный исследовательский центр РАН
Институт экологии Волжского бассейна РАН

Н.Г. Шерышева, М.В. Уманская, С.В. Быкова,
М.Ю. Горбунов, Н.Г. Тарасова, Е.С. Кривина,
О.В. Мухортова, Е.С. Краснова

**Экологическое состояние
урбанизированного
высокопродуктивного водоема
(озеро Большое Васильевское)**

«АННА»
Тольятти
2021

УДК 556.551
ББК 28.082.20
Э40

Печатается по решению Ученого совета ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН
Пр. № 4 от 12.05.2021 г.

Рецензент: *член-корреспондент РАН, доктор биологических наук,
профессор Геннадий Самуилович Розенберг*

Экологическое состояние урбанизированного высокопродуктивного водоема (озеро Большое Васильевское) / Н.Г. Шерышева, М.В. Уманская, С.В. Быкова, М.Ю. Горбунов, Н.Г. Тарасова, Е.С. Кривина, О.В. Мухортова, Е.С. Краснова / Под ред. Н.Г. Шерышевой и М.В. Уманской. Тольятти: Анна, 2021. 187 с.

В коллективной монографии обобщены результаты гидрохимических и гидробиологических исследований пригородного озера Большое Васильевское (г. Тольятти, Самарская область), проведенных в период с 1991 г. по 2015 г. сотрудниками лаборатории экологии простейших и микроорганизмов Института экологии Волжского бассейна РАН. Комплексный анализ экологического состояния озера дает представление об абиотических условиях водоема, о структуре и функционировании различных групп одноклеточных гидробионтов и метазoopлankтона, включая их сезонные и межгодовые изменения. В целом на протяжении последних 30 лет оз. Большое Васильевское является стабильно гипертрофным со слабо выраженной тенденцией к увеличению продуктивности. Показано, что в современных условиях гипертрофный водоем оказывается довольно устойчивым к внешним воздействиям с незначительными изменениями.

Монография рассчитана на широкий круг читателей и предназначена для биологов, экологов, учителей биологии и географии, студентов, преподавателей средних и высших учебных заведений, специалистов в области охраны природы и краеведения. Она может быть рекомендована административным работникам для принятия верных решений при проведении мероприятий по биологической реабилитации малых водоемов.

Ключевые слова: урбанизированный водоем, физико-химические характеристики, пигменты, фитопланктон, бактериопланктон, бактериобентос, инфузории, зоопланктон, трофический статус

Библиограф. назв. 216, ил. 48, табл. 35, прил. 4

Ecological State of Highly Productive Urbanized Lake Bolshoye Vasilyevskoe / N.G. Sherysheva, M.V. Umanskaya, S.V. Bykova, M.Yu. Gorbunov, N.G. Tarasova, E.S. Krivina, O.V. Mukhortova, E.S. Krasnova / Ed. by N.G. Sherysheva and M.V. Umanskaya. Togliatti: Anna, 2021. 187 p.

The book summarized the results of hydrochemical and hydrobiological studies of the suburban Lake Bolshoe Vasilyevskoye (Togliatti, Samara region), conducted in the period from 1991 to 2015 by researchers from the Laboratory of Ecology of protists and microorganisms of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences. A complex analysis of the ecological state of the lake provides information about the abiotic conditions, the structure, functioning, and seasonal and interannual changes of various groups of unicellular hydrobionts and metazooplankton. Generally, over the past 30 years, Lake Bolshoe Vasilyevskoe is stable hypertrophic with a weakly pronounced tendency to increase productivity. It is shown, that in current conditions, a hypertrophic waterbody is quite resistant to external influences with minor changes.

The book is intended for a wide readership, i.e., biologists, ecologists, teachers of biology and geography, students, teachers of secondary and higher educational institutions, specialists in the field of nature protection and local lore. The book can be recommended to administrative employees to make the right decisions when carrying out measures for the biological rehabilitation of small waterbodies.

Key words: urbanized waterbody, physical and chemical characteristics, pigments, phytoplankton, bacterioplankton, bacteriobenthos, ciliates, zooplankton, trophic state

Работа выполнена при финансовой поддержке Губернского гранта в области науки и техники №37, утвержденного распоряжением Губернатора Самарской области от 30.06.2021 № 202-р

ISBN 978-5-6045366-6-7

© Институт экологии
Волжского бассейна РАН
– филиал СамНЦ РАН, 2021
© Коллектив авторов

Оглавление

	стр.
Введение	4
ГЛАВА 1. Общая физико-географическая характеристика водоема	7
ГЛАВА 2. Организация работ и методы исследования	13
2.1 Организация исследований	13
2.2. Методы анализа	14
ГЛАВА 3. Абиотические условия	23
3.1 Водная толща	23
3.2. Донные отложения	33
ГЛАВА 4. Фитопланктон	49
ГЛАВА 5. Бактерии	71
5.1 Бактериопланктон	71
5.2 Бактериобентос	76
ГЛАВА 6. Протозоопланктон (инфузории)	82
6.1 Инфузории планктона	82
6.2. Инфузории перифитона	98
6.3. Состояние среды по характеристикам сообществ инфузорий	100
ГЛАВА 7. Размерно-таксономическая структура одноклеточного планктона	104
ГЛАВА 8. Метазоопланктон	112
8.1. Видовой состав и количественное развитие зоопланктона	112
8.2. Взаимосвязь фито- и зоопланктона	118
ГЛАВА 9. Проблема «цветения» малых континентальных водоемов и возможные способы борьбы с ним	126
Заключение	137
Литература	139
Приложение I	156
Приложение II	171
Приложение III	174
Приложение IV	185

Введение

Озера являются одними из наиболее привлекательных элементов планетарного ландшафта, а также наиболее изменчивыми внутренними водными системами с очень большим разнообразием гидробионтов. Они очень чувствительны к гидрологическим нарушениям, ухудшению качества воды, интродукции чужеродных видов и другому влиянию. Благодаря своим особенностям, озера служат чувствительными индикаторами человеческой и природной деятельности. В густонаселенных или промышленных бассейнах человеческая деятельность может значительно ускорять естественные процессы старения озер и ухудшать качество воды и естественную среду донной части озера. Чрезмерное использование и истощение озерных ресурсов является причиной серьезных проблем. Яркий пример тому – городские и пригородные озера, подвергающиеся сильной эвтрофикации в результате естественных процессов и антропогенной деятельности (Перспектива Мировых озер ..., 2003).

На территории г. Тольятти располагается более 30 городских и пригородных озер, большая часть из которых входит в систему так называемых Васильевских озер, из которых ключевым и самым крупным является Большое Васильевское. Современный вид системы сформировался относительно недавно – в 50-60-е годы XX века в результате затопления естественных понижений рельефа грунтовыми водами после строительства плотины Волжской ГЭС имени В.И. Ленина (ныне Жигулёвская ГЭС). Исследуемое оз. Б. Васильевское расположено в верхней части цепи системы Васильевских озер. Это водоем естественного происхождения, старейший в системе, испытывающий влияние ряда антропогенных факторов: очистных сооружений Северного промышленного узла г. Тольятти, Тольяттинской обводной дороги, с. Васильевки и дачных массивов, значительной рекреационной нагрузки и т. д. Большинство озер системы, находящихся на территории городского округа, имеют экологические паспорта, выполненные по заданию мэрии Тольятти (Розенберг и др., 2001; Гелашвили и др., 2007). Однако, самое крупное оз. Б. Васильевское административно является пригородным, т. к. располагается за пределами г. Тольятти; поэтому оно не вошло в программу паспортизации и

не имеет «Экологического паспорта городского водоема» – документа, «включающего данные о состоянии водоема и его рекреационных ресурсах, необходимые для осуществления оперативного контроля над экологическим благополучием данного водного объекта» (Розенберг и др., 2001, с. 254). Полное же представление о состоянии всей системы Васильевских озер невозможно без оценки экологического состояния оз. Б. Васильевского. Настоящая монография частично восполняет этот пробел. Первое комплексное исследование экосистемы данного озера и ряда других озер системы было проведено в конце 20 века (Номоконова и др., 2001; Иватин, 2012; Жариков и др., 2009). В настоящей монографии представлены данные о современном экологическом состоянии озера Б. Васильевское, проанализированы изменения, произошедшие за последние 25-30 лет.

В книге представлен комплексный анализ экологического состояния озера на основе гидрохимических и гидробиологических показателей, дающих представление о физико-химических параметрах водной толщи и донных отложений, о растительных пигментах, о структуре и функционировании различных групп одноклеточных гидробионтов (фитопланктона, бактериопланктона и бактериобентоса, свободноживущих инфузорий), метазоопланктона, а также о структуре одноклеточного планктонного сообщества в целом. Надеемся, что исследование во многом уникальных групп гидробионтов и их сообществ привлекут должное внимание, а изложенные материалы будут дополняться новыми данными, в том числе и по другим группам гидробионтов. Это поможет лучше понять особенности структурно-функциональной организации и функционирования сообществ в экосистемах урбанизированных водоемов, что, несомненно, внесет определенный вклад в развитие теории функционирования водных экосистем.

Монография основана на результатах многолетних исследований ИЭВБ РАН, часть из которых была ранее опубликована в научной печати (Тимохина, Комлева, 1999; Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014а, 2014б, 2017; Быкова, 2015; Мухортова и др., 2015; Мухортова, 2019; Кривина, 2018; 2019; Кривина, Тарасова 2019; Кривина и др. 2018; 2019; 2020; Уманская и др., 2018; Шерышева, Поветкина, 2018; Mukhortova et al., 2021), а часть публикуется впервые. В работе приведен список видов гидробионтов, определенных с помощью методов классической гидробиологии. Авторы выражают надежду, что применение методов генетического метабаркодинга в дальнейших исследованиях оз. Б. Васильевское позволит значи-

тельно расширить представление о биологическом разнообразии не только данного водоема, но и всего региона.

Монография рассчитана на широкий круг читателей и предназначена для биологов, экологов, специалистов в области охраны природы, краеведов, учителей биологии и географии, студентов и преподавателей средних и высших учебных заведений; может быть использована в качестве основы для составления экологического паспорта и при инвентаризации городских водоемов, а также может быть рекомендована административным работникам для принятия верных решений при проведении мероприятий по биологической реабилитации малых водоемов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Губернского гранта в области науки и техники №37, утвержденного распоряжением Губернатора Самарской области от 30.06.2021 № 202-р.



Глава 1.

Общая физико-географическая характеристика водоема

Озеро Большое Васильевское входит в систему Васильевских озер, расположено на северо-восточной границе г. Тольятти (рис. 1.1). Оно расположено в ложинообразном понижении долины, бывшей р. Пискалы, некогда впадавшей в р. Волга. Следы русла реки отчасти сохранились до настоящего времени в верхней части системы севернее оз. Б. Васильевское.

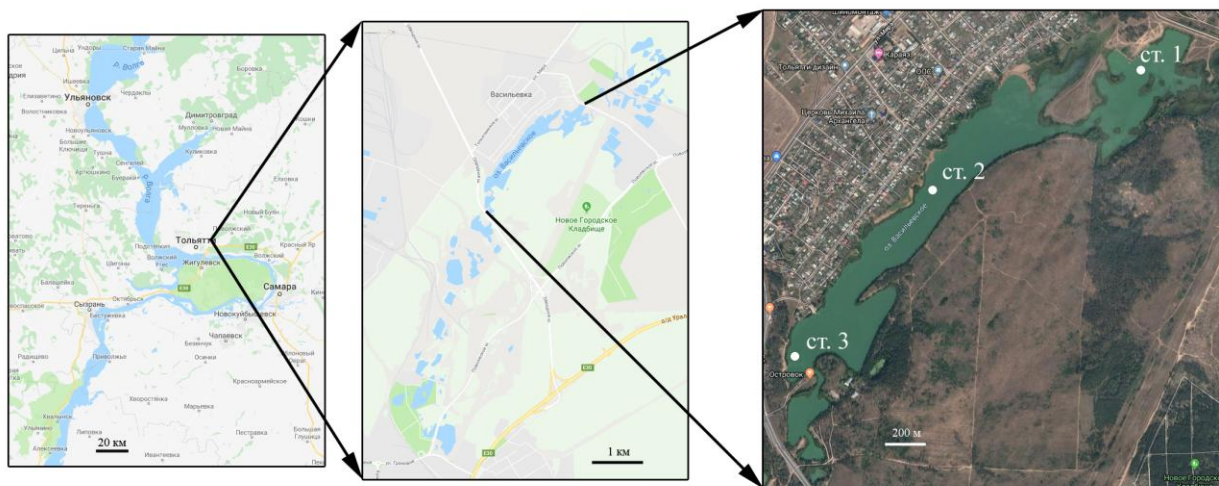


Рисунок 1.1. Географическое расположение оз. Б. Васильевское и станции отбора проб (<https://www.google.ru/maps/@53.5410939,49.5283736,2583m/data=!3m1!1e3>)

Согласно имеющемуся картографическому материалу, оно было единственным водоемом системы, существовавшим до образования Куйбышевского водохранилища (рис. 1.2). После строительства автодорог во второй половине XX века озеро разделилось на три водоема – озера Большое Васильевское, Малое Васильевское и Прудовиков (Грязное) (Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009).

Озеро Б. Васильевское – водоем естественного происхождения. В источниках XIX века данное озеро называлось Снежица, однако в начале XX в.

в справочниках озеро указывалось уже как Безымянное (Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009).

В современном виде оз. Б. Васильевское представляет собой водоем неправильной конфигурации, вытянутый с севера на юг (рис. 1.1). По морфометрическим параметрам (рис. 1.3), он относится к категории малых и очень малых водоемов (Литинский, 1960; Китаев, 1989).

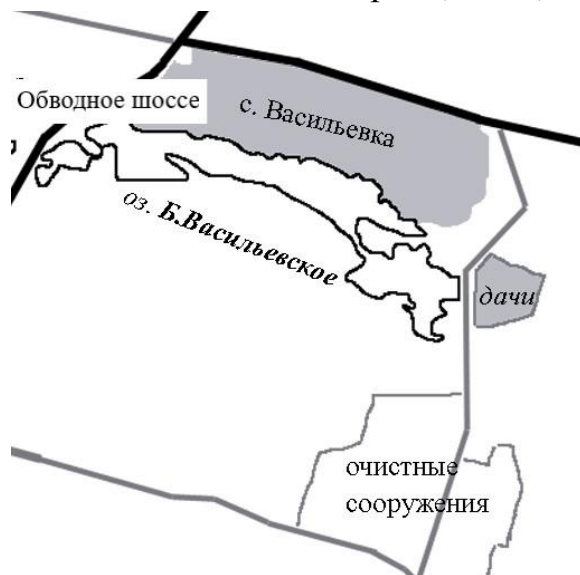


Рисунок 1.2. Оз. Б. Васильевское на топографических картах 1949 и 2014 гг.

Основными факторами, определяющими формирование экосистемы озера, являются климатические и геоморфологические. Согласно биоклиматическим условиям местности, оз. Б. Васильевское расположено в зоне лесостепей. Климат континентальный, с холодной малоснежной зимой и жарким сухим летом. Коэффициент увлажнения – меньше 1 (Эколого-геохимическая ..., 1987).

В геоморфологическом отношении водоем расположен на третьей надпойменной террасе, сложенной из мощной толщи среднечетвертичных песков с прослоями суглинков и супесей, переработанных эоловыми процессами. Пески светло-желтого, серого и желто-бурого цвета, преимущественно кварцевые, бескарбонатные, с высокой водопроницаемостью, малоплодородные. Поверхность террасы представляет собой древнеаллювиальную пологоволнистую равнину с неглубокими лощинами и практически неразвитой овражно-балочной сетью. Именно в одной из таких лощин и расположено оз. Б. Васильевское. Микрорельеф лощины преимущественно бугристо-западинный с преобладанием аккумулятивных эоловых форм: дюн, песчаных бугров и гряд. Вероятно, в процессе геологической истории пески неоднократно перевивались, о чем свидетельствует их мелкобугристость. Преобладающие здесь песчаные гряды имеют слабовыпуклые вершины, высоту 3-5

м, ширину 30-50 м. Между ними расположены неглубокие плоские понижения шириной 20-30 м. Песчаная подложка способствует произрастанию на берегах озера сосновых лесов, в прибрежной зоне формируются дерново-глеевые почвы и обильный травянистый покров (Экологический атлас..., 1996; Экологический паспорт..., 2000; Номоконова и др., 2001).



Глубина максимальная – 4,0 м
 Длина озера – 980 м²
 Ширина максимальная – 25 м³
 Площадь озера – 72,5 га
 Объем – 1064 тыс. м³

Рисунок 1.3. Схема оз. Б. Васильевского и основных источников его загрязнения.

Почвенный покров водоохранной зоны оз. Б. Васильевского не соответствует традиционному зональному типу почв. Он представлен преимущественно слабо дифференцированными дерново-подзолистыми почвами с невыраженным подзолистым горизонтом. Этому, вероятно, способствовали почвообразующие породы с наличием песчаных фракций. Гумусовый горизонт достаточно мощный (11-18 см). Свянопесчаные разности относятся к глубокодерновым почвам, рыхлопесчаные фракции – к среднедерновым. Под гумусовым горизонтом расположен желтый или буро-желтый горизонт с редкими затеками гумуса и отдельными вкраплениями гидроокислов железа и марганца. Этот горизонт постепенно переходит в светло-желтый песок. Отдельные участки водоохранной зоны оз. Б. Васильевского подвержены ветровой эрозии вследствие отсутствия почвенно-растительного покрова, что связано с механическим повреждением прибрежного почвенного горизонта (Экологический паспорт..., 2000; Экологический атлас..., 1996).

Тип растительности так же, как и почвы, не соответствует зональному, вероятно, благодаря песчаному субстрату. На территории, прилегающей к исследуемому водоему, произрастают сосновые леса вместо традиционных для лесостепей широколиственных лесов вкуче со злаково-разнотравными степями. В данном случае остепнение территории проявляется в наличие

подлеска и травянисто-кустарничкового яруса. Высшая водная растительность в исследуемом водоеме расположена неравномерно, наиболее заросшей является северная часть озера. Среди макрофитов преобладают представители родов *Typha* L., *Phragmites* Adans., *Potamogeton* L., *Elodea* Michx.

Система озер, в состав которой входит исследуемое оз. Б. Васильевское, находится на границе переходной зоны Средне-Волжского комплексного биосферного резервата и заключена между следующими участками: Ставропольский бор (памятник природы регионального значения «Ставропольский сосняк»), Узюковский лес и Пискалинский участок (памятник природы регионального значения «Федоровская дубрава») (рис. 1.4). Озера являются важным климатообразующим компонентом ландшафта и оказывают непосредственное влияние на качество и уровень грунтовых вод. Кроме того, на их водосборной территории встречаются виды растений, включенные в Красную Книгу Самарской области. Например, на берегах оз. Б. Васильевское произрастают *Syrenia cana* (Piller & Mitterp.) Neilr., *Gagea bulbifera* (Pall.) Salisb и др. (Сенатор и др., 2015).



Рисунок 1.4. Положение системы Васильевских озер в рамках переходной зоны Средне-Волжского комплексного биосферного резервата (по:http://www.7verst.ru/article/2019/10/23/kompleksniy_biosferniy_rezervat_natsionalniy_park_samarskaya_luka.html с изменениями)

На экологическую обстановку экосистемы оз. Б. Васильевское оказывают влияние предприятия «северного промышленного узла» г. Тольятти, куда входят химические заводы по производству синтетического каучука и различных удобрений, машиностроительный завод (Жариков и др., 2009; Госу-

дарственные доклады ..., 2011-2020). С 1992 г., в связи со снижением интенсивности промышленного производства, сброс отходов в водоемы был значительно уменьшен. С 1994 г., «в связи с началом внедрения малоотходных и ресурсосберегающих технологий на производстве, поступление отходов в водоемы сокращается, и с 1996 г. прекращается полностью» (Материалы оценки воздействия..., 2012; Огуречникова, Пименов, 2012; 2015).

Кроме того, на оз. Б. Васильевское оказывают значительное влияние очистные сооружения ОАО «ТольяттиАзот» (рис. 1.3). Непосредственно на берегах оз. Б. Васильевское расположено село Васильевка, которое входит в сельское поселение Васильевка и является его центром. Численность населения с 1860 г. к настоящему времени увеличилась более чем в три раза (рис. 1.5). Село, садоводческие кооперативы и дачи, окружающие водоем (рис. 1.3), регулярно поставляют в него биогенные элементы.

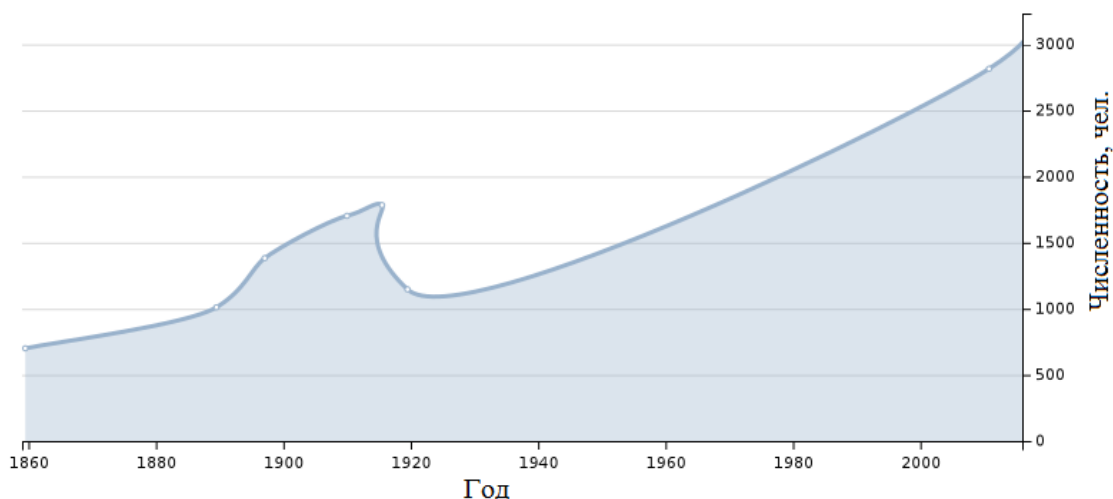


Рисунок 1.5. Динамика численности населения с. Васильевка Ставропольского района с 1860 г. по настоящее время (по: [https://ru.wikipedia.org/wiki/Васильевка_\(Ставропольский_район\)](https://ru.wikipedia.org/wiki/Васильевка_(Ставропольский_район))).

Согласно исследованиям, проведенным студенткой ТГУ В.Р. Лозовой в 2015 г. (2018), рекреационная нагрузка (посещаемость территории отдыхающими) составила: для береговой зоны 650 чел./га (максимально – 950 чел./га) за период с мая по октябрь, что не превышает допустимый уровень рекреационной нагрузки по ГОСТ 17.1.5.02.-80 (1250 чел./га). Для прибрежных лесных массивов в черте водоохранной зоны озера посещаемость отдыхающими составила в среднем 15 чел./га, что также не превышает предельно допустимых норм рекреационной нагрузки для лесопарков (25 чел/га).



Виды на озеро Большое Васильевское



Глава 2.

Организация работ и методы исследования

2.1. Организация исследований

Исследования оз. Б. Васильевское проводили (с перерывами) в течение почти 30 лет с 1991 г. по 2019 г. Пробы на гидрохимические и гидробиологические показатели отбирали с мая по октябрь в 1991-92 гг. (Иватин, 2012; Номоконова и др., 2001; Кривина, 2018 и др.), с июня по октябрь в 2013 г. и ежемесячно с апреля по ноябрь в 2014 г. Кроме того, в феврале 2014 г. была проведена зимняя съемка. В 2015-2019 гг. отбор проб проводили 3-4 раза в год в разные сезоны. В 2001 г. были отобраны только альгологические пробы с мая по октябрь каждые 10 дней в наиболее глубоководной части пелагической зоны водоема и в прибрежье (Кривина, 2018).

В 2013-2015 гг. исследования проводили на трех станциях (рис. 1.1): на ст. 1, мелководном участке с глубиной не более 1 м (53.548873; 49.545014.); на ст. 2, с глубинами 1,2-1,5 м в средней части озера (53.543506; 49.529179) и на ст. 3, участке с максимальной глубиной 4,0-4,4 м (53.536907; 49.519969).

Если не указано иное, отбор проб воды на гидрохимический и гидробиологический анализ проводили батометром Рутнера объемом 2 л. Пробы отбирали в пластиковые бутылки объемом 5 л, а также в склянки для определения растворенного кислорода и сероводорода. В некоторых случаях в прибрежной зоне пробы отбирали непосредственно в пластиковые бутылки из слоя с глубиной 10-20 см. Для определения фитопланктона, бактериопланктона и планктонных инфузорий из общей пробы отбирали соответствующие аликвоты. Объем проб воды для определения зоопланктона на всех станциях составлял 8 л (4 батометра). Инфузорий перифитона исследовали на естественных субстратах, погруженных в воду, и на попарно соединённых стеклах обрастания, размещённых в разных экотопах: в открытой и зарослевой частях

водоёма. Пробы донных отложений отбирали лотом с площадью захвата 100 см³ из поверхностного горизонта (0-5 см) и помещали в алюминиевые бюксы объемом 50 мл. Для исследования бактериобентоса 1 мл грунта из пробы помещали в стерильные склянки.

2.2. Методы анализа

Методы физико-химического анализа. Одновременно определяли температуру воды: в поверхностном слое – ртутным термометром, в глубоких слоях – по сопротивлению калиброванного терморезистора, прикрепленного на пробоотборнике. Величины рН и Eh определяли портативными приборами («Эксперт-001») в нефльтрованных пробах не позднее 1 часа с момента отбора. Содержание растворенного кислорода определяли кислородомером («Hi-9143»). Световые условия в толще воды определяли при помощи погружаемого кремниевого светодиода, спектральная чувствительность которого была скорректирована комбинацией светофильтров для получения характеристики, необходимой для измерения фотосинтетически активной радиации (ФАР). Датчик не был калиброван в абсолютных единицах; результаты приводятся в долях от световой радиации на уровне поверхности воды.

В донных отложениях измерения температуры, активной реакции среды (рН) и редокс-потенциала (Eh) производили ртутным термометром и портативным прибором рН-METR-5123 непосредственно в иловых колонках во время отбора. Для оценки окислительно-восстановительных условий в илах с учетом активной реакции среды (рН) применяли расчетный показатель, выраженный в гН₂ (определяемый как $Eh/29 + 2pH$) (Кузнецов, Дубинина, 1989). Согласно (Романенко, 1985), анаэробным условиям соответствует интервал $0 < гН_2 < 12-13$, микроаэробным – $12-13 < гН_2 < 18-20$, аэробным – $гН_2 > 20$.

Методы гидрохимического анализа воды. Гидрохимический анализ, за исключением определения концентраций кислорода и сероводорода, проводили в пробах воды, предварительно фильтрованных через стеклянные фильтры ФПСВ (Владисарт) с номинальным порогом удержания 1,2 мкм. Для определения биогенных элементов аликвоты фиксировали хлороформом (~1 мл/250 мл пробы) и помещали в холодильник до момента анализа. Для определения кислорода и сероводорода пробы фиксировали в момент отбора в соответствии с используемыми методиками. Список использованных методов гидрохимического анализа представлен в табл. 2.2.

Таблица 2.2. Перечень методов, использованных для определения химического состава воды в оз. Б. Васильевское

№ п/п	Вещество	Метод	Источник
1	Растворенный кислород	Йодометрический по Винклеру	Новиков и др., 1990, с. 50.
2	Жесткость	Комплексонометрический, с ЭДТА	Там же, с. 67.
3	Кальций (Ca)	То же	Там же, с. 70.
4.	Магний (Mg)	Расчетный по жесткости и Ca	Там же, с. 72.
5.	Щелочность	Объемный, с HCl	Унифицированные методы..., 1973, с. 66.
6.	Бикарбонат-ион (HCO ₃ ⁻)	Расчетный по щелочности	Там же, с. 165.
7.	Хлорид-ион (Cl ⁻)	Колориметрический, с тиоцианатом ртути/перхлоратом железа	Iwasaki et al., 1956
		Объемный, с AgNO ₃ (по Мору)	Новиков и др, 1990, с. 88.
8.	Сульфат-ион (SO ₄ ²⁻)	Гравиметрический, в виде BaSO ₄	Там же, с. 102.
9.	Сульфиды и сероводород	Колориметрический, с диметил-р-фенилендиамином	Там же, с. 110.
10.	Азот аммонийный	Колориметрический, фенол-гипохлоритный	Solorzano, 1969
11	Азот нитратный	Колориметрический, салицилатный	Новиков и др, 1990, с. 84.
12	Фосфор минеральный	Колориметрический, по восстановленному фосфолибдатному комплексу	Унифицированные методы..., 1973, с. 211.
13.	Фосфор общий	То же, после окисления персульфатом	Там же, с. 208.
14	Кремний растворенный	Колориметрический, по восстановленному кремнемолибдатному комплексу	Новиков и др., 1990, с. 121.
15	Железо общее	Колориметрический, с орто-фенантролином	Там же, с. 173.

Методы исследования донных отложений. В лабораторных условиях определяли влажность грунта (W, %) (Аринушкина, 1970), гранулометрический состав (Кузяхметов, 2004; Законнов и др., 2018) с выделением следующих размерных фракций: >1 мм (крупнозернистый песок,); 1-0,1 мм (средне- и мелкозернистый песок); 0,1-0,01 мм (алеврит); <0,01 мм (пелитовый ил). Типы донных отложений идентифицировали по классификации М.В. Кленовой (по: Зайков, 1960) на основе процентного содержания в механическом составе грунта частиц размером <0,01 мм. Определение потери веса при прокаливании (ППП, %), содержания общего (P_{общ}, мкг/г) и минерального фосфора (P_{мин}, мкг/г), общего реакционноспособного железа (Fe_{общ}) проводили широко применяемыми методами (Аринушкина, 1970; Новиков и др., 1990;

Lovley, Phillips, 1986). Содержание гуминового вещества (ГВ, %) определяли гравиметрически после экстракции NaOH и осаждения соляной кислотой (Колешко, 1981), суммарных карбонатов (C_k , мг/г = $CO_2 + HCO_3^- + CO_3^{2-}$) – объемным методом после отгонки CO_2 из подкисленного грунта в 0,3 N NaOH (Романенко и др., 1990). Микроскопический анализ грунтов проводили на микроскопе BIOLAR при увеличении $\times 100$ или $\times 150$.

Концентрации фотосинтетических пигментов. Для определения хлорофиллов пробы воды объемом 1-2 л пропускали через стеклянные фильтры ФПСВ (Владисарт) с номинальным порогом удержания 1,2 мкм. Фильтры высушивали на воздухе и до доставки в лабораторию хранили в темном контейнере в холодильнике при температуре 4-10 °С, а затем – в морозильной камере при температуре не выше -20°С.

Собранный на фильтрах сестон экстрагировали 90% ацетоном в темноте при 4°С в течение 1 суток; оптическую плотность экстрактов при длинах волн 630, 647, 664 и 750 нм определяли на спектрофотометре Spekol-20; содержание пигментов в экстрактах рассчитывали по трехволновым формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975). Исходя из объемов пробы и экстрагента, определяли концентрации пигментов в воде. Содержание феофитина *a* определяли в этих же экстрактах после их подкисления по методу и формулам, предложенным С. Lorenzen (1967).

Методы исследования фитопланктона. Консервирование проб фитопланктона в 90-х годах XX в. и 2001 г. проводили 4% раствором формалина, начиная с 2013 г. – фиксатором Кузьмина. Концентрацию материала проводили методом прямой фильтрации с использованием вакуумного насоса Комовского через мембранные фильтры «Владипор» (диаметр пор 1 мкм). Для качественного анализа и количественного учета водорослей использовали камеру Учинской объемом 0,01 мл. Подсчет организмов вели под микроскопом «Биолар» (Польша) при увеличении $\times 600$. Определение биомассы отдельных видов водорослей осуществляли общепринятым счетно-объемным методом, с использованием таблиц, разработанных Г.В. Кузьминым (1984).

Для определения видовой принадлежности водорослей использовали классические определители, а также современные таксономические ревизии (например, «Определитель пресноводных водорослей СССР», «Визначник прісноводних водоростей Української РСР», «Süßwasserflora Von Mitteleuropa» и др.).

Эколого-географический анализ альгофлоры планктона проводили, используя наиболее разработанные системы, принятые в биогеографии и эколо-

гии водорослей с использованием определителей и многочисленных статей (Давыдова, 1985; Герасимова 1996; Охупкин, 1994; Охупкин и др., 1997; Фитопланктон Нижней Волги ..., 2003; Экологические проблемы ..., 2001; Барина, Медведева 1996; Барина и др., 2006). При проведении флористического анализа альгофлоры планктона применяли методы, разработанные для высших растений (Толмачев, 1970, 1986; Шмидт, 1980, 1984).

Численность пикофитопланктона определяли на бактериологических фильтрах (см. ниже) по автофлуоресценции хлорофилла. К пикофитопланктону были отнесены одиночные цианобактерии и эукариотические микроводоросли, диаметр клеток которых не превышал 3 мкм (Sieburth et al., 1978; Callieri, 2008).

Методы исследования бактериопланктона. В 2013-2015 гг. для определения бактериопланктона пробы воды объемом 3-5 мл, предварительно фиксированные формалином до конечной концентрации 2%, фильтровали через мембранный фильтр диаметром пор 0,2 мкм. Все параметры определяли эпифлуоресцентным методом после окраски 4',6-диамино-2-фенилиндолом (Porter, Feig, 1980). Для учета общей численности просчитывали не менее 500 бактериальных клеток в пробе (типично 1500 клеток). В 2013-2015 гг. для определения общей биомассы и среднего объема клеток измеряли линейные размеры 150-300 клеток в каждой пробе. Объем клеток рассчитывали по формулам объема геометрических фигур, удельный вес клетки принимали равным 1 г/см³. Для оценки многолетних изменений в уровне развития бактериопланктона в озере были использованы данные А.В. Иватина (2012) о развитии бактерий в отдельные месяцы 1991–92 гг. Для учета бактерий А.В. Иватин использовал окраску карболовым эритрозином и определял размеры клеток следующим образом: все клетки глазомерно разделял на 5 групп, мелкие кокки, крупные кокки, мелкие палочки, крупные палочки, нити; количество клеток внутри каждой группы считал отдельно. Внутри каждой группы были измерены линейные размеры нескольких клеток, определены их средние размеры и рассчитан средний объем клеток в группе (Кузнецов, Дубинина, 1989). Далее определялись биомассы каждой группы и суммарная биомасса бактерий (Кузнецов, Дубинина, 1989). При проведении оценки многолетних изменений бактериопланктона оз. Б. Васильевское были учтены эти различия в методах анализа.

Методы исследования бактериобентоса. Общую численность (ОЧБ) и биомассу (ББ) бактериобентоса определяли эпифлуоресцентным методом с использованием флуоресцеинизотиоционата – FITC (Гальченко, 2001). Про-

бы грунта фиксировали 25%-ным раствором глутарового альдегида до конечной концентрации 2,5%. Фиксированную пробу грунта суспензировали на шейкере в 0,01 М растворе пиродифосфата натрия. Аликвоту суспензии из разведения 1000 фильтровали через мембранные ядерные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм (производства г. Дубна), предварительно окрашенные Судановым черным. Для учета общей численности бактерий на фильтре просчитывали 20 полей. Для определения размерной структуры, общей биомассы и среднего объема бактерий измеряли линейные размеры более 300 клеток. Численности аэробных неспецифичных гетеротрофных бактерий (ГБ) определяли на среде R2A (Reasoner, Geldreich, 1985), сапрофитных (СБ) – на среде РПА глубинным посевом с последующей инкубацией в течение 10 суток (Кузнецов, Дубинина, 1989). Сульфатредуцирующие бактерии (СРБ) выращивали на среде Сорокина (Дзержинская, 2008) с применением техники анаэробного культивирования, целлюлозоразлагающие (ЦРБ) – на агаризованной среде Хатчинсона (Дзержинская, 2008). Численность бактерий выражали в количестве колониеобразующих единиц на мл (КОЕ/мл). Экологическое состояние водоема оценивали на основе показателей бактериобентоса по шкале экологических модификаций (табл. 2.3).

Таблица 2.3. Шкала для определения экологического состояния водоема (по: Дзюбан и др., 2005)

Показатели бактериобентоса	Норма	Состояние риска	Предкризисное состояние	Кризис
ОЧБ, кл/см ³	10 ⁷ – 10 ⁹	10 ⁸ – 10 ⁹	10 ⁹ – 10 ¹⁰	10 ⁸ – 10 ¹¹
СБ, кл/см ³	10 ³ – 10 ⁴	10 ⁴ – 10 ⁵	10 ⁵ – 10 ⁶	<10 ⁴ – 10 ⁷
СБ/ОЧБ, %	<0,01	0,01 – 0,1	0,1 – 1,0	0,1 – >1
СРБ, кл/см ³	<10 ²	10 ² – 10 ³	10 ³ – 10 ⁵	10 ⁶ – 10 ⁷

Методы исследования свободноживущих инфузорий. Количественный учет инфузорий планктона проводили на материале, фиксированном насыщенным раствором сулемы (HgCl₂), отмытом 1 М раствором хлорида кальция (для предотвращения склеивания частиц) с последующим добавлением глицерина (для просветления пробы) (Bereszky, 1985; Ротарь, 1995). Объем пробы варьировал от 100 мл до 500 мл, в зависимости от численности инфузорий и количества взвеси. Концентрирование пробы до объема 10 мл осуществляли фильтрованием без применения вакуума (самотеком) через мембранный фильтр с диаметром пор 4-10 мкм. Продукцию инфузорий рассчитывали «физиологическим» методом (Винберг, 1983; Хлебович, 1983). Индивиду-

альные веса рассчитывали, уподобляя тело инфузории геометрическим фигурам, плотность принимали равной единице (Макарова, Пичкалы, 1970; Брянцева, Курилов, 2003). Исследование и документирование (фотографирование) материала проводили на микроскопе Leica DM5500B с увеличением $\times 400$ и $\times 1000$. Видовую идентификацию осуществляли, исследуя живых и фиксированных сулемой инфузорий, а также используя стандартные методы окрашивания ядерного аппарата и аргирома. Трофические группы выделяли согласно (Pratt, Cairns, 1985; Мамаева, 1979, Жариков, 1996; Ротарь, 1995) с незначительными модификациями. Инфузорий с содержащими хлорофилл симбионтами (миксотрофов) рассматривали как отдельную экологическую группу, независимо от типа их питания (Mitra et al., 2016; Weisse, 2017).

Инфузорий перифитона исследовали только на качественный состав без количественного учета.

Методы исследования зоопланктона. Пробы зоопланктона концентрировали, фильтруя воду через газ с размером ячеек 64 мкм и фиксировали 4%-раствором формальдегида. Обработку проб зоопланктона осуществляли стандартными методами (Методика изучения..., 1975; Определитель зоопланктона ..., 2010). Состояние зоопланктона оценивали по удельному числу видов, встречаемости (P, %), численности (тыс. экз./м³), биомассе (г/м³), продукции (кал/(м³×сут)), показателям видового богатства, коэффициенту видового сходства Брея-Кертиса, индексу Шеннона, рассчитанному по численности и биомассе, индексу доминирования Бергера-Паркера, фаунистическому коэффициенту трофности и индексу сапробности (см. ниже). Оценивали B_z/B_{ph} – отношение биомасс зоо- и фитопланктона (Андроникова, 1996). Расчеты ансамбля экологических параметров развития зоопланктона выполнены с применением модуля экологического анализа «FW-Zooplankton», разработанного в лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН (Болотов, 2012).

Методы анализа размерной структуры одноклеточного планктона. Для анализа размерно-таксономической структуры планктона были использованы пробы только из поверхностного слоя воды для всех станций за 2013-2014 гг. Были рассчитаны размерные спектры как каждого из компонентов одноклеточного планктона, так и для всего сообщества в целом. Все клетки были разделены на несколько размерных классов в зависимости от их объема. Именно объем клеток, а не их линейные размеры, на наш взгляд, имеет более существенное значение для оценки тех или иных групп микроорганизмов в качестве кормовых объектов.

Методика учета размерной структуры первоначально была разработана для бактериопланктона (Уманская, 2004) и затем расширена для анализа инфузорий и фитопланктона. Для анализа размерной структуры сообщества учитывали как численность, так и биомассу клеток микроорганизмов различного объема. Размерные классы сформированы путем удвоения объема клеток: в наименьший размерный класс №1 входят клетки объемом 0,001563-0,003125 мкм³ (табл. 2.4).

Таблица 2.4. Размерные классы для построения размерного спектра одноклеточного планктона озера

Номер класса	Объем клеток в классе			Номер класса	Объем клеток в классе		
	V _{мин}		V _{ср}		V _{мин}		V _{ср}
	мкм ³	Lg(V)	мкм ³		мкм ³	Lg(V)	мкм ³
1	0,001563	-2,81	0,0022	16	51,2	1,71	72,4
2	0,003125	-2,51	0,0044	17	102,4	2,01	145
3	0,00625	-2,20	0,0088	18	204,8	2,31	290
4	0,0125	-1,90	0,0177	19	409,6	2,61	579
5	0,025	-1,60	0,0354	20	819,2	2,91	1159
6	0,05	-1,30	0,0707	21	1638,4	3,21	2317
7	0,1	-1,00	0,141	22	3276,8	3,52	4634
8	0,2	-0,70	0,283	23	6553,6	3,82	9268
9	0,4	-0,40	0,566	24	13107,2	4,12	18536
10	0,8	-0,10	1,13	25	26214,4	4,42	37073
11	1,6	0,20	2,26	26	52428,8	4,72	74146
12	3,2	0,51	4,53	27	104857,6	5,02	148291
13	6,4	0,81	9,05	28	209715,2	5,32	296582
14	12,8	1,11	18,1	29	419430,4	5,62	593164
15	25,6	1,41	36,2	30	838860,8	5,92	1186328

Каждый класс включает в себя свое правое значение «границы», в то время как его левая граница принадлежит предыдущему классу. Для удобства построения графиков использованы величины логарифмов объемов клеток. Соответствие между номерами размерных классов, объемами клеток и их логарифмами приведены в табл. 2.4. Границы между пико- и нанопланктоном проведена по величине $LgV = 0,622$, что соответствует диаметру клетки 2 мкм и ее объему 4,19 мкм³; между нано- и микропланктоном – $LgV = 3,622$ ($D = 20$ мкм, $V = 4189$ мкм³), как следует из работ (Sieburth et al., 1978; Kamenir et al., 2006).

Методы обработки и графического представления данных. Полученные фактические данные для различных групп гидробионтов анализировали с ис-

пользованием общепринятых в экологии индексов и коэффициентов (табл. 2.5).

Таблица 2.5. Индексы и коэффициенты, использованные для анализа данных

Индекс/коэффициент	Формула	Обозначения	Источник
Коэффициент Серенсена (Ks)	$Ks = \frac{2c}{a + b}$	c – число общих видов в водоёмах A и B , a, b – число видов в водоёмах A и B , соответственно.	Мэгарран, 1992; Одум, 1975
Индекс видового разнообразия Шеннона (H)	$H = \sum_{i=1}^k P_i \log_2 P_i$	P_i – относительное обилие i -го вида, k – общее число видов.	
Индекс Пиелу (E)	$E = \frac{H}{\log_2 k}$	A_i, B_i – численности i -го вида в водоёмах A и B , соответственно.	
Индекс доминирования Симпсона (S)	$S = \sum_{i=1}^k P_i^2$	N_{max} – численность самого обильного вида, N – общая численность.	
Коэффициент видового сходства Брея-Кертиса (BC)	$BC = \frac{2 \sum \min(A_i, B_i)}{\sum A_i + \sum B_i}$	C – численность инфузорий (Ciliata), R – численность колероваток (Rotatoria).	
Индекс доминирования Бергера-Паркера (d)	$d = \frac{N_{max}}{N}$		Кренева и др., 2002; Матишов и др., 2003
Индекс антропогенного эвтрофирования КрENEВЫХ (ИНЭК)	$ИНЭК = \frac{C}{R + 1}$		

Доминирующими считали те виды, численность или биомасса которых составляла более 10% общей численности и биомассы конкретной группы организмов (фитопланктона, зоопланктона, инфузорий).

Для оценки уровня органического загрязнения использовали оценку сапробности по индикаторным видам гидробионтов. Индикаторную значимость отдельных видов определяли, в соответствии с работами (Унифицированные методы исследования..., 1973; 1977; Sladecsek, 1973; 1986; Kalbe, 1973; Wegl, 1983; Баринаова и др., 2006).

Уровень трофности водоемов оценивали по величинам прозрачности воды, концентрациям общего фосфора и форм азота в воде, содержанию хлорофилла a (Carlson, 1977; Семенченко, Разлуцкий, 2011), уровню биомассы фитопланктона (Трифенова, 1990), фаунистическому коэффициенту Мяземетса (E) (Мяземетс, 1980).

При оценке состояния водоема проведена апробация индекса антропогенного эвтрофирования КрENEВЫХ (ИНЭК) (Кренева и др., 2002; Матишов и др., 2003), который построен на соотношении двух «близких в трофической цепи по занимаемым экологическим нишам и ряду биологических особенно-

стей групп организмов, но по уровню организации относящихся к разным царствам» – инфузорий и коловраток.

Дендрограмма сходства состава фито- и зоопланктона построена методом плейд Терентьева на основании коэффициента Серенсена, где вершины графов располагаются по кругу, а в зависимости от коэффициента сходства изменяется толщина ребер (Новаковский, Новаковская, 2011). Диапазон коэффициентов сходства: А – 0-40%, Б – 41-50%, В – 51-60%; Г – 61-80%; Д – 81-100%. Рассчитан коэффициент ранговой непараметрической корреляции Спирмена (с пороговыми значениями $r < 0,5$). Для сравнения двух независимых выборок использовали критерий Манна-Уитни, множественное сравнение параметров проводили по критерию Крускала-Уоллиса (KW), а также критерий Фишера (F), с уровнями значимости $p < 0,05$ и $p < 0,01$. Для графического представления связей фито- и зоопланктона с абиотическими факторами применяли метод корреляционных плейд Терентьева (Новаковский, Новаковская, 2011).

Статистическая обработка и графическое представление материала осуществлялась с использованием пакетов программ MS Excel 2010, Statistica (V. 8.0), Canoco for Windows 4.5, SigmaPlot 11.0.



Отбор проб на оз. Б. Васильевское в феврале 2014 г.



Глава 3. **Абиотические условия**

3.1. Водная толща

Как известно, на экологическое состояние водоема оказывают влияние как внутренние, так и внешние факторы, в первую очередь, климатические и геологические условия, характер водосборного бассейна, морфометрические особенности водоема, температурный режим, химический состав воды, газовый режим и др. (Китаев, 2007; Хатчинсон, 1969). Абиотические условия, имеют большое значение для развития гидробионтов, и во многом определяют характер и интенсивность биологических процессов в водоеме. В малых водоемах взаимное влияние абиотических и биотических параметров усиливается.

Погодные условия в период наблюдений

Изменения температуры воздуха (рис. 3.1) и атмосферного давления в различные периоды исследования носили похожий характер. Атмосферное давление колебалось в диапазоне 731-778 мм. рт. ст., что соответствует климатическим характеристикам Самарской области. Максимальные дневные температуры в летние периоды (32-37°C) приходились, как правило, на июнь, за исключением 2014 г., когда они регистрировались в августе (37°C).

Сплошной ледовый покров устанавливается на озере во второй половине ноября – начале декабря, хотя временное образование льда на мелководных участках иногда отмечалось и во второй половине октября (Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014б; 2017) и в среднем держится около 4,5-5 месяцев. Толщина ледового покрова на озере составляет в среднем 50-80 см в зимний период, а к середине марта снижается до 40-45 см. Вскрытие озера ото льда происходит в первой половине апреля, если весна теплая и ранняя, или в конце апреля – в условиях поздней весны.

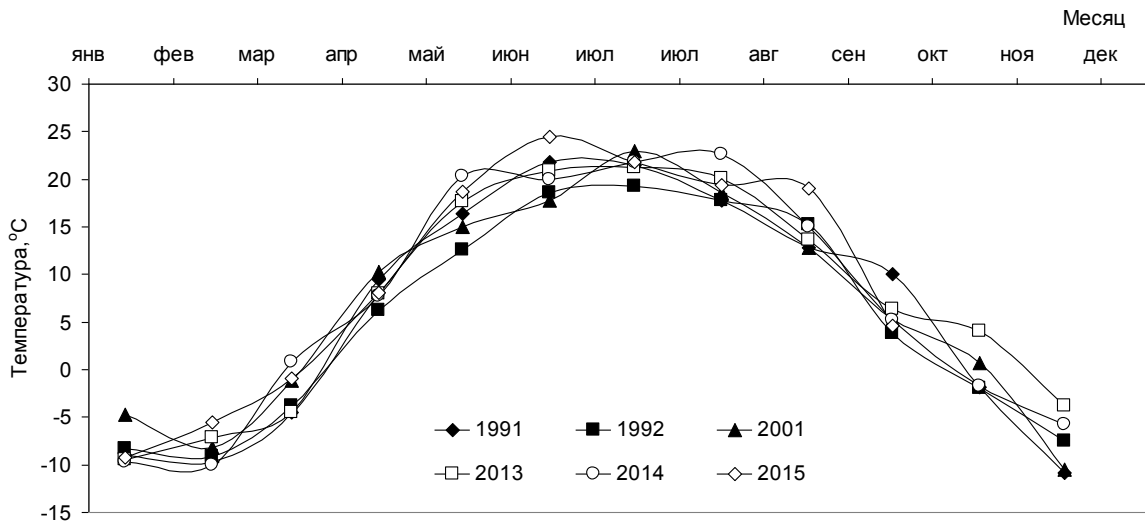


Рисунок 3.1. Изменения температуры воздуха в г. Тольятти в различные периоды исследования (по данным сайта www.gismeteo.ru).

Физико-химический режим

Прозрачность воды ($S, м$) в исследуемом водоеме значительно изменялась в зависимости от сезона (табл. 3.1, рис. 3.2.). Так в каждый из периодов исследования отмечалось увеличение прозрачности весной и поздней осенью. Наименьшая прозрачность во все годы наблюдений была зафиксирована в конце лета – начале осени, в период активного «цветения» воды синезелеными водорослями. Придонные слои воды и поверхность грунта, за исключением прибрежных мелководий, практически постоянно испытывают дефицит света.

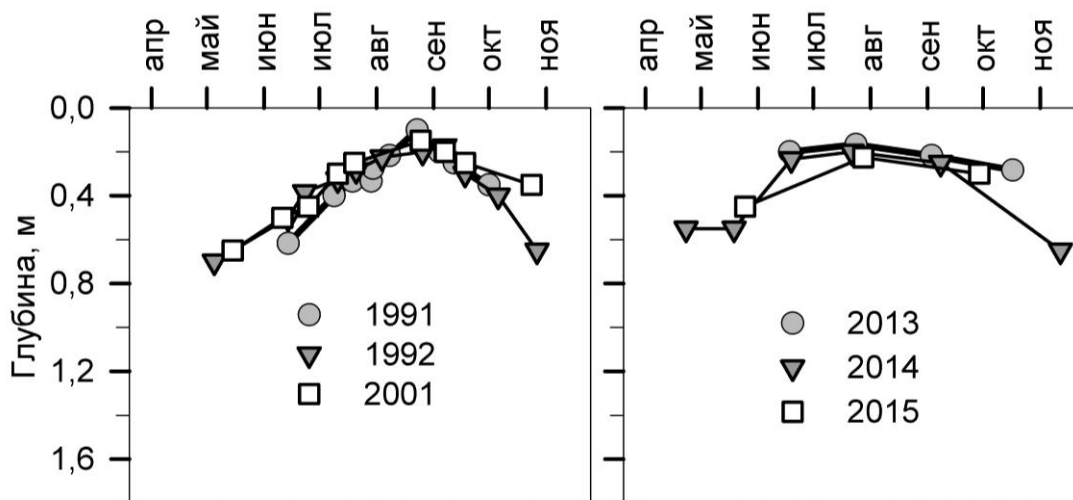


Рисунок 3.2. Сезонные изменения прозрачности воды исследованных озер в безледные периоды 1991-92 гг., 2001 г., 2013-2015 гг.

Таблица 3.1. Пределы изменений некоторых физико-химических характеристик в поверхностном горизонте воды оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования (по: Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014б; 2017; Кривина, 2019; с дополнениями)

Год	Период	S, м	T, °C	pH	Eh, mV	O ₂ , мг/л
1991	VI-X	0,35 ¹	21,5	9,1	н/д	9,69
		0,1-0,8 ²	13,8-24,2	8,00-9,55		7,16-15,08
1992	V-X	0,34	20	8,81	н/д	9,47
		0,15-0,70	8,9-24,3	7,49-9,26		7,27-15,19
2001	V-X	0,35	20,1	8,96	н/д	9,67
		0,15-0,65	7,7-24,6	7,70-9,65		8,11-11,69
2013	VI-X	0,28	20,5	9,92	35	11,22
		0,1-0,75	9,6-27,5	9,10-10,98	255-377	7,08-14,52
2014	II	лед	0,5	7,3	431	0,02
			0,2-0,9	6,98-7,53	385-481	0-0,05
	IV-XI	0,36	16,7	9,41	303	9,96
		0,2-0,6	4-23,8	7,85-10,21	255-380	7,20-13,60
2015	III	лед	1,8	7,2	322	0,1
			0-5,4	7,17-7,22	316-326	0-0,2
	V, VII, IX	0,33	22,3	9,53	336	9,91
		0,2-0,6	14,0-29,9	8,28-10,86	271-417	8,84-11,22

¹ – средние значения показателя за сезон,

² – пределы колебаний показателя за сезон

Температура воды (T, °C) в озере в значительной мере зависит от погодных условий и подвержена сезонным и суточным изменениям, особенно ярко проявляющимся в весенний и осенний периоды. Оз. Б. Васильевское – полимиктический водоем без ярко выраженной летней температурной стратификации (табл. 3.1, рис. 3.3), поскольку относительно большая площадь водного зеркала в нем сочетается с малой средней и максимальной глубинами. Разность температур поверхностного и придонного слоев воды на большей части акватории озера не превышала 2°C. В более глубоководной части водоема (ст. 3) в июле-августе температурная стратификация регистрировалась только в отдельные даты. Иногда, из-за сильного дневного прогрева поверхностного слоя воды в озере наблюдался приповерхностный градиент температуры. Максимальные показатели температуры в поверхностном горизонте – выше 20°C, при этом водная толща в озере обычно прогревалась с июня до августа. Период осенней гомотермии обычно начинался с октября.

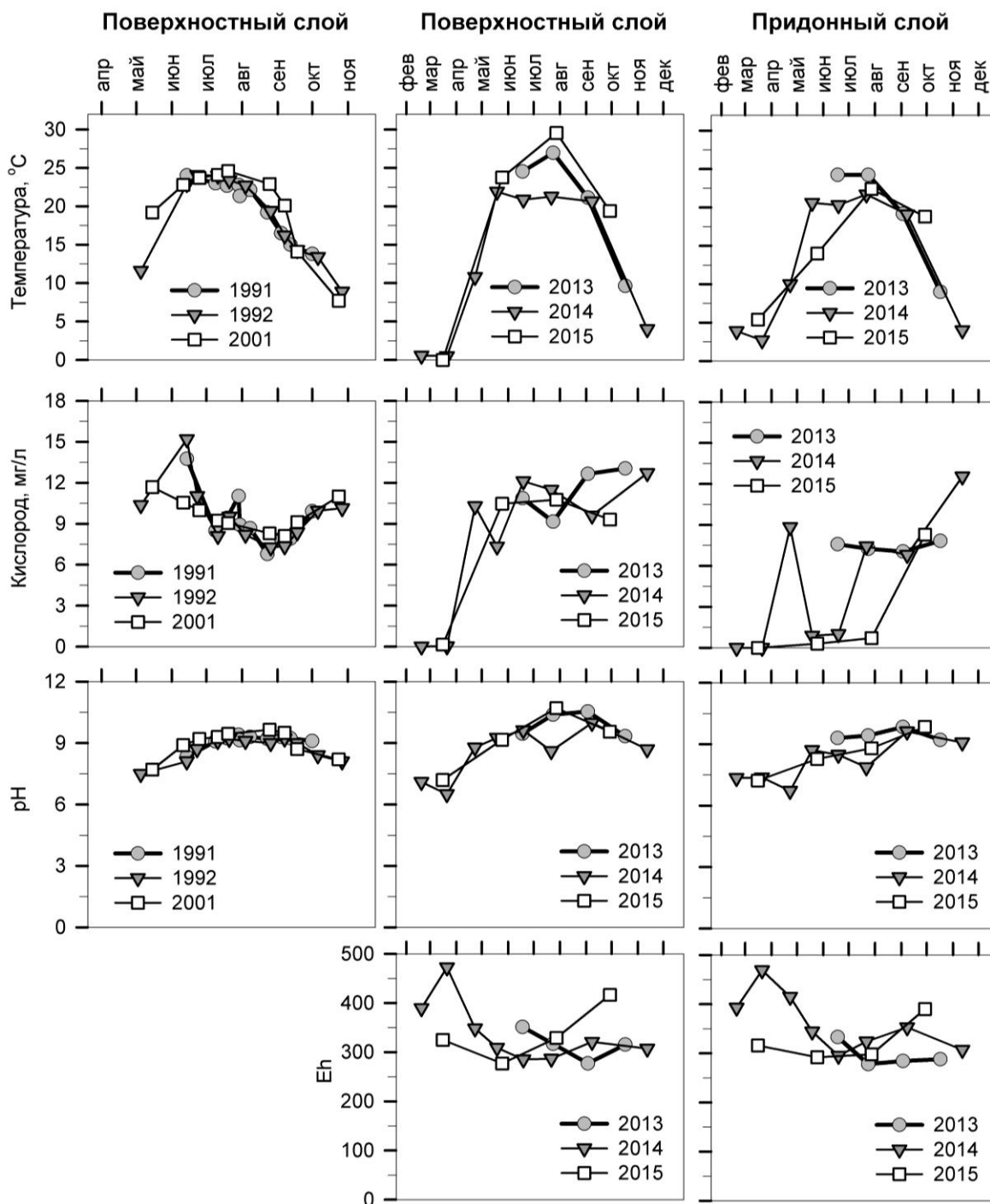


Рисунок 3.3. Сезонные изменения pH, Eh, T (°C) и концентрации растворенного кислорода (мг/л) в оз. Б. Васильевское в поверхностном горизонте воды в 1991, 1992, 2001 гг.; поверхностном и придонном горизонтах воды в 2013-2015 гг. Для придонного слоя в 2013 г. приведены средние значения для ст. 2 и 3, в 2014 и 2015 гг. – только для ст. 3.

Содержание растворенного кислорода в исследуемом водоеме, наряду с газообменом с атмосферой, во многом определялось протекающими биологическими процессами, а в относительно более глубоководной части – также и стратификацией. Поверхностные слои озера были хорошо аэрированы в

каждый период исследования (табл. 3.1, рис. 3.3). Концентрация кислорода колебалась в пределах 7,08-15,08 мг/л, составляя в среднем около $10,8 \pm 1,7$ мг/л. Уровень насыщения воды кислородом изменялся от 65% до 264%. В придонном слое в наиболее глубокой части озера (ст. 3) иногда наблюдались кратковременные гипоксические явления со снижением концентрации растворенного кислорода до 0,3-0,9 мг/л (3-10% насыщения).

В подледный период условия в данном водоеме были аноксическими, за исключением наиболее глубоководной части, где непосредственно подо льдом отмечалось незначительное содержание кислорода. Тем не менее, сероводород и сульфиды в воде не регистрировались (Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014б; 2017).

Окислительно-восстановительные условия. Значения Eh варьировали от +255 мВ до +481 мВ, что характерно для окислительных условий среды и отражали значительное содержание растворенного кислорода во всей водной толще озера (табл. 3.1, рис. 3.3). Средняя величина Eh в безледный период 2013-15 гг. составила 319 ± 38 мВ в поверхностном слое, и 323 ± 43 мВ в придонном слое. В подледный период величины окислительно-восстановительного потенциала были даже более высокими, чем в период открытой воды – 401 ± 64 мВ.

pH среды. Для всех этапов исследования в безледный период вода в поверхностных слоях имела щелочную реакцию среды (в среднем $pH = 8,93 \pm 0,48$). Концентрация ионов водорода изменялась по сезонам, что, вероятно, было связано с интенсивным развитием фитопланктона (табл. 3.1, рис. 3.3). Так, в период «цветения» воды синезелеными водорослями, pH повышалась до сильнощелочных значений – 10,98. В подледный же период активная реакция воды значительно снижалась до $7,3 \pm 0,18$.

Химический состав воды и уровень минерализации

За период с 1991 г. по настоящее время в химическом составе воды и уровне минерализации произошли существенные изменения. Уровень минерализации воды вырос с 209 мг/л (1991 г.) до 310 мг/л (2013-2014 гг.). Это изменение сопровождалось сменой гидрохимического класса воды (Алекин, 1970) с кальций-гидрокарбонатного на натрий-гидрокарбонатный (содовый) класс (Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014б; 2017; Материалы оценки воздействия..., 2012; Огуречника, Пименов, 2012; 2015). Подобные изменения могли быть вызваны влиянием близ расположенных так называемых «техногенных» водоемов (оз. Отстойник, оз. Шла-

монакопительное), а также с использованием соли на автодорогах в течение зимнего периода. Также на химический состав вод в оз. Б. Васильевское не могли не оказать влияние аварийные сбросы очистных сооружений.

В соответствии с классификацией В.Д. Романенко (Романенко и др., 1990), всю водную толщу оз. Б. Васильевское можно отнести к гипогалинному типу.

В сезонном аспекте на примере 2013-14 гг. была отмечена слабовыраженная тенденция к увеличению минерализации от вскрытия озера ото льда к образованию сплошного ледового покрова без существенных изменений соотношения основных ионов (Горбунов и др., 2014б; 2017) (табл. 3.2). Так как озеро представляет собой полимиктический водоем, то большую часть периода наблюдений разница уровня минерализации поверхностного и придонного слоев воды отсутствовала. Однако, в наиболее глубоководной части водоема (ст. 3) в отдельные периоды отмечалось увеличение минерализации от поверхности ко дну (например, летняя термическая стратификация в июле 2013 г., конец ледостава в марте 2014 г., в табл. 3.2 – жирный шрифт).

Таблица 3.2. Изменения уровня минерализации воды (мг/л) на основных станциях отбора проб в оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

Станция	Ст. 1		Ст. 2		Ст. 3	
	Поверхность	Дно	Поверхность	Дно	Поверхность	Дно
18.06.2013	724	–	292	–	297	–
24.07.2013	247	–	300	–	298	315
03.09.2013	246	–	233	237	235	296
17.10.2013	398	–	370	362	347	344
19.02.2014	421	–	424	–	407	427
21.03.2014	370	–	391	–	378	458
23.04.2014	324	–	380	–	384	394
19.05.2014	401	–	400	–	347	399
22.07.2014	405	–	427	–	419	415
08.09.2014	412	–	409	–	411	417
12.11.2014	432	–	407	–	407	401

Определение трофического состояния озера

Биогенные элементы имеют большое значение для характеристики состояния водных экосистем и происходящих в них биологических процессов. Именно концентрации биогенов определяют многие особенности развития гидробионтов планктона, жизнедеятельность которых, в свою очередь, влияет на содержание неорганической фракции биогенных элементов. При этом важное значение имеет не только концентрации биогенных элементов, в первую очередь, азота (N) и фосфора (P), но и их соотношение, особенно для развития фитопланктона (Трифенова, 1990).

В оз. Б. Васильевское в разные периоды его исследования определяли содержание различных биогенных элементов, однако наиболее подробные данные имеются по общему и минеральному фосфору, общему азоту и его аммонийной форме (табл. 3.3). От 1991 г. к 2014 г. в оз. Б. Васильевское отмечался слабый процесс снижения содержания общего фосфора, при этом концентрация минерального фосфора оставалась практически постоянной (табл. 3.3). В 2013-2014 гг. в оз. Б. Васильевское были обнаружены значительные сезонные колебания концентрации общего фосфора; различия между его концентрациями в поверхностном и придонном слоях воды были намного менее выраженными, а в некоторые даты содержание общего фосфора во всей толще воды было одинаковым (рис. 3.4).

Таблица 3.3. Содержание биогенных элементов в поверхностном горизонте воды исследуемых водоемов с 1991 г. по 2014 г.¹

Год	NH_4^+ , мгN/л	$\text{N}_{\text{общ}}$, мгN/л	$\text{P}_{\text{мин}}$, мг/л	$\text{P}_{\text{общ}}$, мг/л	N : P
1991-92 гг.	0,490	2,685	0,042	0,451	6
2001 г.	0,540	3,050	0,043	0,392	8
2013-14 гг.	0,722	4,595	0,049	0,338	14

¹ – по: Номоконова и др., 2001; Жариков и др., 2009; Горбунов и др., 2014б; 2017; Материалы оценки воздействия..., 2012; Огуречника, Пименов, 2012; 2015

Концентрация общего азота в озере была высокой во все годы наблюдений, с тенденцией к постоянному увеличению (табл. 3.3). Основной формой азотных соединений была аммонийная. Доля аммонийного азота могла составлять до 80% от общего азота. На протяжении большей части периода наблюдений концентрация N- NH_4 превышала ПДК (Об утверждении нормативов ..., 2016); например, в 2013 и 2014 гг. превышения ПДК были зарегист-

рированы в 71% проб. Концентрация аммонийного азота в озере значительно изменяется в зависимости от сезона и места отбора проб – так коэффициент вариации концентрация N-NH₄ в 2013 г. составлял 41%, а в 2014 г. – 114%.

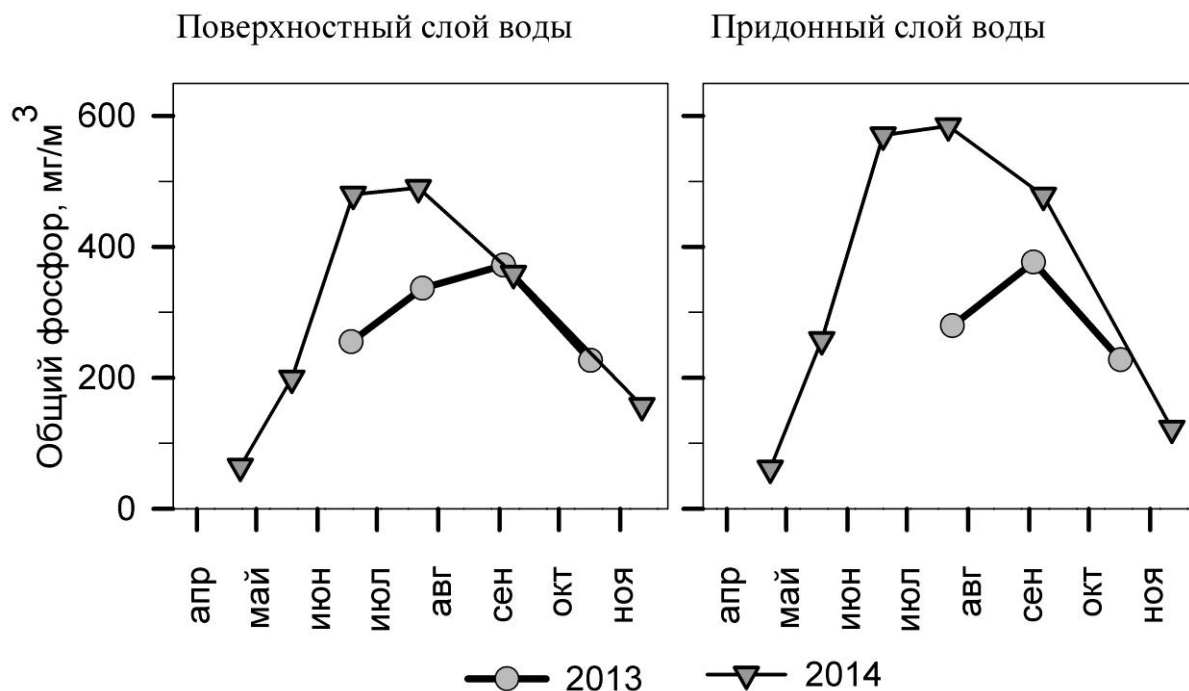


Рисунок 3.4. Сезонные изменения концентрации общего фосфора в поверхностном и придонном слоях воды в безледные периоды 2013-2014 гг.

Судя по изменению соотношения азота и фосфора (табл. 3.3), в оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг. основным фактором, лимитирующим развитие фитопланктона, был фосфор, тогда как в конце 20 века в качестве такового выступал азот.

Хлорофилл а (*Хл а*) представляет собой основной фотосинтетический пигмент фитопланктона, а его концентрация хорошо коррелирует с биомассой фитопланктона. Именно фитопланктон является основным первичным продуцентом в водной толще хорошо аэрируемых полимиктических водоемов.

В оз. Б. Васильевское концентрация *Хл а* от 1991 г. к 2013 г. выросла практически в 3 раза – с 86 мкг/л до 259 мкг/л соответственно. На современном этапе же исследований в озере Б. Васильевское отмечалась слабая тенденция к уменьшению среднесезонной концентрации *Хл а* от 2013 г. к 2015 г. (табл. 3.4), однако, возможно она связана с разной периодичностью отбора проб (рис. 3.5).

Сезонная динамика значений концентраций *Хл а* и особенности его вертикального распределения проанализированы на материале 2013-15 гг. Как известно, в течение безледного периода концентрация *Хл а* в водоемах меня-

ется в соответствии с сезонной сукцессией развития фитопланктона. В оз. Б. Васильевское наблюдались существенные межгодовые различия в сезонной динамике концентрации *Хл а* (рис. 3.5). Концентрация *Хл а* в поверхностном и придонном слоях воды и характер ее сезонных изменений очень похожи, вероятно, в связи с мелководностью водоема.

Таблица 3.4. Концентрации *Хл а* (среднее \pm стандартное отклонение) в водной толще оз. Б. Васильевское в безледный период 2013-2015 гг.

Год	2013	2014	2015
<i>Хлорофилл а</i> , мг/м ³	259 \pm 162	160 \pm 86	119 \pm 57

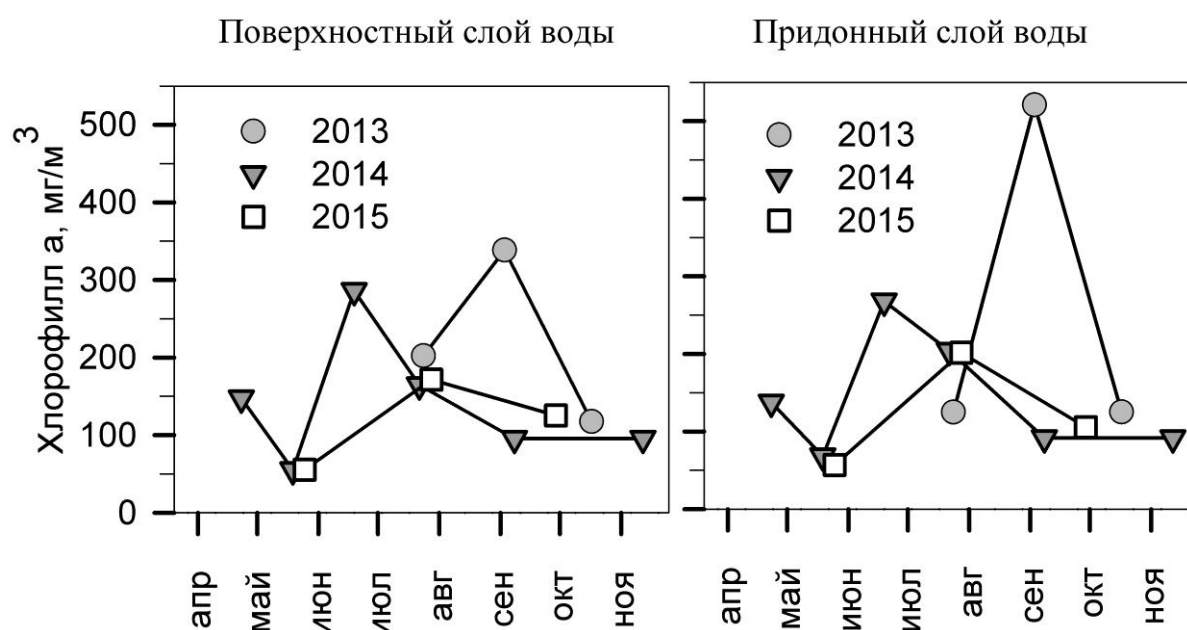


Рисунок 3.5. Сезонные изменения концентрации *Хл а* в поверхностном и придонном слоях воды в безледные периоды 2013-2015 гг.

Трофический статус озер. В соответствии со схемой классификации трофического статуса озер OECD (Семенченко, Разлуцкий, 2011) для определения трофического статуса водоема на каждом из этапов исследования мы провели анализ средних за период открытой воды уровней прозрачности воды, концентраций общего фосфора и *Хл а* в оз. Б. Васильевское. На основе имеющихся данных мы рассчитали TSI (Carlson, 1977) по трем основным показателям – прозрачности (TSI_S), концентрации общего фосфора (TSI_P) и концентрации *Хл а* (TSI_C), которые показаны в табл. 3.5.

Распределение проб по грациям трофности для каждого показателя на современном этапе исследования для аэробной водной толщи озер в период открытой воды 2013-2015 гг. показано на рис. 3.6. В 2013-2015 гг. величины

среднегодового TSI_P превышали 80, что указывает на гипертрофное состояние озера. В некоторые даты были зафиксированы более низкие величины TSI_P , соответствующие высокоэвтрофному (60-70) и даже эвтрофному (50-60) уровням продуктивности, но их доля была крайне мала. В 2014 г., по сравнению с 2013 г., в оз. Б. Васильевское доля проб с $TSI_P > 80$ несколько снизилась.

Таблица 3.5. Средние за период открытой воды величины TSI в аэробной водной массе оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования

Год	1991	1992	2001	2013	2014	2015
TSI_S	77	77	77	83	75	77
TSI_P	96	–	–	86	86	–
TSI_C	74	–	–	83	79	78

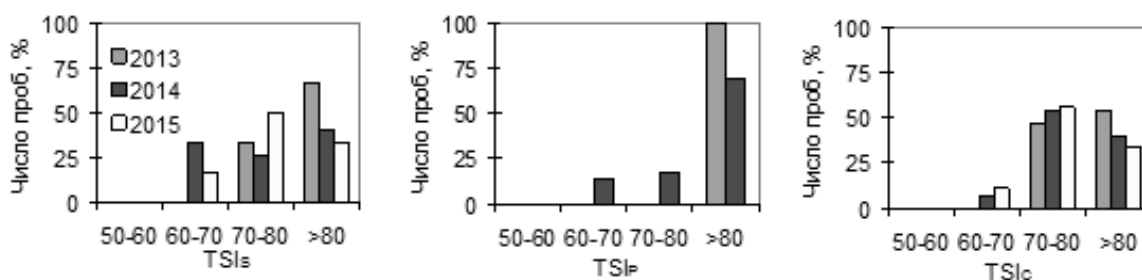


Рисунок 3.6. Распределение проб TSI по грациям трофности в аэробной водной массе оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг.

Среднегодовой TSI_C в течение 2013-2015 гг. был немного ниже, чем TSI_P ; тем не менее, он также соответствовал гипертрофному уровню. Величины TSI_S также были меньше, чем TSI_P и хорошо согласовывались с TSI_C . Характер изменений показателя ($TSI_S - TSI_C$) от 1991 г. к 2015 г. хорошо соответствуют имеющимся данным о смене видового состава фитопланктона от доминирования крупных колоний *Microcystis* spp. в начале 1990-х в сторону все большего развития не образующих колоний нитчатых осцилляториевых цианобактерий родов *Planktolyngbya*, *Geitlerinema* и др. в 2013-2015 гг. (Кривина, Тарасова, 2015).

Величину TSI_P можно интерпретировать как «потенциальную» продуктивность, т.е. максимально возможный при данной концентрации фосфора уровень развития фитопланктона в водоеме. В отличие от него, индекс TSI_C отражает реально достигнутую биомассу фитопланктона или, иными словами, кормовую базу для консументов. Разность между ними, $TSI_P - TSI_C$, отра-

жает степень лимитирования развития фитопланктона факторами, отличными от фосфора (световое голодание, токсические воздействия, избыточное выедание зоопланктоном и др.) (Carlson, Heavens, 2005). В 1991 г. в оз. Б. Васильевское разность $TSI_P - TSI_C$ составляла 19 единиц, а в 2013-2014 гг. – порядка 3-7 единиц. Это указывает, что развитие фитопланктона в оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг. лимитируется в основном фосфором, тогда как в 1991 г. оно было лимитировано другими факторами, в т.ч. азотом, световыми условиями и пр.

В начале 1990-х г. экологическое состояние озера Б. Васильевское уже было гипертрофным по классификации OECD и по величинам TSI_P и TSI_C . За прошедшие 20 лет продуктивность озера увеличилась, и величины практически всех индексов выросли по сравнению с 1991 г. Только TSI_P несколько снизился, что, вероятно, было вызвано снижением растворимости фосфатов в сильно щелочной среде – рН воды в 2013-2015 гг. был 9,1-11,0 (Горбунов и др., 2014б; 2017). Таким образом, с 1990-х годов исследованный водоем является стабильно высокопродуктивными и находится на гипертрофной стадии своего развития.

3.2. Донные отложения

Донные отложения представляют собой единство сложного комплекса минерального и водного раствора, пропитавшего осадки, и являются открытой физико-химической системой, через границы которой осуществляется материальный обмен с окружающей средой (Бреховских и др., 2006). Формирование донных отложений происходит за счет седиментации и трансседиментации взвешенных веществ (Бреховских и др., 2006). Донные отложения в водоеме выполняют ряд значимых функций – участвуют в деструкции органического вещества, осуществляют трансформацию и круговорот химических соединений, служат средой обитания донного населения. Свойство донных отложений сорбировать биогенные соединения и аллохтонные вещества является важнейшим механизмом самоочищения водоема, однако их избыточное накопление и трансформация седиментов анаэробным бактериальным сообществом может вызвать эффект «вторичного загрязнения вод» (Дзюбан, 2010).

Общая характеристика донных отложений озера Б. Васильевского

Основными литоральными осадками на северо-восточном побережье озера являются пески, заиленные пески и песчанистые илы, которые покрывают донное ложе всего мелководья. Большое значение в формировании прибрежных осадков играют ветровые волнения, которые образуют ветровые наносы и взмучивают поверхностные слои донных отложений. На мелководьях озера в районе ст. 1 волновое движение может охватывать всю толщу воды от поверхности до дна. Особенностью песчанистых отложений является сезонная трансформация их структуры (табл. 3.6). Так, в течение весенне-летнего сезона за счет интенсивных седиментационных процессов песок заиливается, накапливает тонкодисперсные фракции и превращается к июню в заиленный песок, а к осени – в песчанистый или мелкоалевритовый ил.

На более глубоком юго-западном участке водоема формируются черные или серые алевритово-пелитовые илы. Основными источниками автохтонного материала для донных отложений озера является высшая водная растительность, фито- и зоопланктон, бентосные и другие организмы. Высшая водная растительность является важным фактором в образовании донных отложений озера: после отмирания растительные фрагменты падают на дно, где из их остатков создаются илистые грунты с большим количеством крупных и мелких растительных частиц. Значительную часть грунта составляют крупные обломки полуразложившихся стеблей жесткой воздушно-водной растительности – рогоза, тростника.

На ст. 1 глубиной 1 м, расположенной на открытом мелководье, залегает серый мелкозернистый песок. В мае песок содержал черные минеральные частицы аллохтонного происхождения. На воздухе в результате окислительных процессов на поверхности грунта образуется пленка из гидроксидов железа. В течение летнего сезона песок обогащается детритом: остатками растительности, водорослей, зоопланктона, простейших. С июня по сентябрь песчанистые отложения в результате обогащения железистыми соединениями при обретают коричневый оттенок. К осени песок становится более мягким за счет накопления в нем органических образований. В ноябре-феврале донные осадки приобретает черный оттенок в результате анаэробной минерализации органического материала, весной обогащаются водорослевым детритом. Средняя ст. 2 глубиной 1,5 м расположена на мелководье в вытянутой части озера с погруженной водной растительностью и обрамляется с прибрежных сторон зарослями тростника и рогоза.

Таблица 3.6. Сезонная характеристика поверхностного слоя (0-5 см) донных отложений оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

Месяц, год	Тип ДО ¹	Общее описание донных отложений	Микроскопическая структура ДО ²
Станция 1			
Сентябрь, 2013	Песок	Серый мелкозернистый песок с минеральными частицами черного цвета и мелкими остатками корней макрофитов.	Мелкие остатки разложившейся водной растительности, створки диатомовых водорослей и коловраток, встречается средний и мелкий алеврит.
Октябрь, 2013	Песок	Темно-серый мелко- и среднезернистый песок с мелкими растительными фрагментами	Мелкие нитчатые растительные фрагменты, скудный тонкий детрит; редкие скопления полых овальных клеток, остатки водорослей.
Февраль, 2014 ²	Песок	Мелкозернистый песок черно-серого цвета, однородный.	Мелкие фрагменты макрофитов, тонкий детрит, створки диатомовых водорослей.
Апрель, 2014	Песок	Мелкозернистый песок темно-серого цвета с черными прожилками и с зеленоватым оттенком.	Тонкий детрит неустановленного происхождения, мелкие коловратки, створки диатомовых водорослей, присутствуют алевритовые частицы
Май, 2014	Песок	Мелкозернистый песок серого цвета. На воздухе на поверхности образуется охристый слой гидроксидов железа.	Мелкие и средние алевритовые частицы; скудный тонкий детрит, створки диатомовых водорослей, редкие нитчатые мелкие фрагменты.
Июнь-	Алевритовый ил	Мелкоалевритовый темно-серый ил с коричневым оттенком, однородный, мягкий.	Много мелкого алеврита, тонкого детрита, коротких нитевидных растительных фрагментов, сценедесмуса, коловраток.

Июль, 2014	Песок илистый	Темно-серый сильно заиленный мелкозернистый песок с коричневым оттенком, мягкий.	Много тонкого детрита и мелких алевритовых частиц, нитевидных фрагментов растительности и синезеленых водорослей.
Сентябрь 2014	Серый ил	Серый алевритовый ил с коричневым оттенком, однородный и черными включениями.	Много мелкого алеврита, тонкого детрита, остатков створок и цепочек синезеленых водорослей; встречаются полуразложившиеся остатки многоклеточных организмов.
Ноябрь 2014	Черный ил	Черный алевритовый ил серо-черного цвета с наилком.	Преобладает тонкий растительный детрит, присутствуют мелкие остатки растительных тканей.
Станция 2			
Сентябрь, 2013	Песок	Мелко- и среднезернистый серый песок с многочисленными мелкими черными вкраплениями.	Мелкие и средние алевритовые частицы. Обильно обогащен тонким детритом и мелкими растительными остатками. Присутствуют фрагменты цепочек синезеленых водорослей и редкие створки диатомовых водорослей.
Октябрь, 2013	Илистый песок	Мелко- и среднезернистый серый песок, заиленный. Сверху тонкодисперсный наилок.	Тонкий детрит, мелкие алеврит, остатки синезеленых водорослей, встречаются диатомовые водоросли. Присутствуют пелитовые частицы.
Февраль, 2014	Песок	Темно-серо-коричневый среднезернистый песок.	Много мелких растительных частиц, сценедесмуса, палочковидных остатков водорослей.
Апрель, 2014	Песок	Мелкозернистый темно-серый с черными прослоями, однородный. Присутствуют мелкие растительные фрагменты	Алевритовые и песчаные мелкие частицы; много мелких остатков неразложившихся стеблей растений, встречается тонкий детрит. Обитают мелкие пиявки, оли-

			гохеты.
Май 2014	Заиленный песок	Песок серого цвета с охристыми прослоями, однородный, мягкий.	Алевритовые и песчанистые мелкие частицы, присутствуют мельчайшие пелитовые частицы, тонкий детрит.
Июнь, 2014	Песчанистый ил	Мелкопесчанистый ил серого цвета с наилком из мелкого детрита.	Алевритовые частицы, много растительного детрита, встречаются остатки простейших и зоопланктона.
Июль, 2014	Серый ил	Однородный серый ил с прослоями черного и коричневого цвета, мягкой консистенции.	Тонкий детрит, мелкие нитевидные фрагменты высшей водной растительности; много мелкого алеврита.
Сентябрь, 2014	Серый ил	Ил серого цвета с легким коричневым оттенком, однородный, легкий, полужидкий. Присутствуют алевритовые частицы.	Много тонкого детрита и мелкого алеврита, полых створок и цепочек сине-зеленых водорослей; встречаются полуразложившиеся остатки многоклеточных организмов.
Ноябрь, 2014	Черный ил	Пелитово-алевритовый ил черного цвета, гомогенный, тонкодисперсный.	Тонкий детрит преобладает. Присутствует мелкий остатки сине-зеленых и диатомовых водорослей, органические скопления.
Станция 3			
Сентябрь, 2013	Черный ил	Черный блестящий тонкодисперсный ил. Сверху зеленые прослои, в толще ила – оливково-серые прослои.	Тонкий однородный детрит преобладает, редкие частицы мелкого алеврита. Фрагменты сине-зеленых водорослей, встречаются диатомовые и остатки зоопланктона. Много органических образований.
Октябрь, 2013	Песчанистый ил	Песчанистый ил серого цвета, выражена алевритовая фракция.	Мелкие нитевидные растительные остатки, фрагменты семян растений, створки сине-зеленых и диатомовых водорослей, сценедесмуса. Тонкого детрита очень мало.
Февраль, 2014	Черный ил	Тонкодисперсный однородный блестящий газирующий ил черного цвета.	Тончайший детрит; мелкие растительные остатки, скопления из округлых гранул; по-

			лые оболочки диатомей; остатки многоклеточных.
Апрель, 2014	Серый ил	Темно-серый ил с оливковыми прослоями, легкий.	Тонкий однородный детрит, структуру которого невозможно установить. Присутствует единичный мелкий алеврит.
Май 2014	Черный ил	Черный тонкодисперсный ил с оливковыми и серыми прослоями.	Преобладает тонкий пелит. Встречается очень мелкий алеврит в небольших количествах.
Июнь, 2014	Серый ил	Тонкодисперсный легкий ил темно-серого цвета.	Фрагменты водной растительности, створки зоопланктона, тонкий детрит.
Июль, 2014	Черный ил	Тонкодисперсный, легкий, блестящий полужидкий черный ил с гнилостным запахом. На глубине 5-10 см приобретает темно оливковый цвет и желеобразную структуру.	Тончайший однородный детрит растительного происхождения. Единичный алеврит, мелкие растительные разложившиеся фрагменты.
Сентябрь, 2014	Черный ил	Тонкодисперсный, полужидкий однородный рыхлый ил. Имеет темно-коричневатый оттенок. На глубине 5 см появляются серые прослои и мелкий алеврит.	Тонкий однородный детрит преобладает, встречается мелкий единичный алеврит. Много инфузорий, фрагментов зеленых, сине-зеленых и диатомовых водорослей, раковинных амёб, дафний.
Ноябрь, 2014	Черный ил	Однородный, блестящий, тонкодисперсный черный ил (пелитовый).	Тончайший однородный пелит, разрушенные створки водорослей, единичный мелкий алеврит.

¹ – донные отложения;

² – внешний вид донных отложений оз. Б. Васильевское на 1, 2 и 3 станциях в зимний период представлен на рис. 3.7 (цветная вкладка на стр. 47).

Донные отложения здесь представлены мелко- и среднезернистым песком серого цвета. В летне-осенний период в результате интенсивных седиментационных процессов песчаные отложения испытывают значительные изменения. На их поверхности накапливается детритный слой, песок заиливается, накапливает мелкоалевритовые фракции и превращается в ил. При микроскопическом анализе пробы грунта в июне – июле обнаружены тонкий детрит, остатки растительного материала, живые организмы – олигохеты, мелкие пиявки, коловратки. В летнее время появляются иловые фракции, песок становится мягким, обогащается органическими образованиями. На более глубоких участках в районе ст. 2 локально встречаются заиленные песчаные илы и тонкодисперсные илы черного цвета, которые имеют пастообразную консистенцию. В сентябре поверхностный слой приобретает коричневый оттенок, по-видимому, за счет накопления гумусовых веществ и окисления железистых соединений в результате осеннего изменения окислительно-восстановительных условий (табл. 3.6).

На глубоководной ст. 3 (глубина 4,0-4,4 м), расположенной на юго-западном участке озера, формируется тонкодисперсный блестящий черный ил. Летом на поверхности ила образуются зеленые прослои из отмирающих водорослей. Летние илы обогащены органическим веществом, о чем свидетельствует образование оливково-серых прослоев в толще ила. При микроскопическом исследовании ила в июне – августе обнаружены в массовом количестве фрагменты синезеленых и диатомовых водорослей, остатки органического происхождения, а в октябре – полуразложившиеся нитевидные растительные остатки, фрагменты тканей животного происхождения. В феврале в подледный период образуется гомогенный черный блестящий пелитовый ил, из которого активно выделяются газы в результате деструкционных анаэробных микробиологических процессов. В микроструктуре ила обнаружены полые створки диатомовых водорослей, остатки живых организмов: фрагменты хитинового скелета насекомых и ракообразных, щетинки, осколки раковин простейших и моллюсков. В апреле в илах образуются оливковые прослои, в механическом составе накапливаются мелкие алевритовые фракции. В мае – июне ил обогащается тонким водорослевым и зоопланктонным детритом, остатками простейших и других живых организмов, в этот период образуется оливковый наилок (табл. 3.6). В поверхностных слоях в результате активного анаэробного разложения богатого органического материала ил приобретает желированную структуру, что говорит об образовании сапропеля. В осенний период, благодаря анаэробным микробиологическим деструк-

ционными процессам, формируется черный блестящий маслянистый пелитовый ил, включающий мелкие алевритовые фракции.

Гранулометрический состав донных отложений

Гранулометрический состав донных отложений является основой их типизации. Основное название каждый тип донных отложений получает от преобладающей фракции механического состава (Зайков, 1960). В основу классификации озерных донных отложений положено содержание пелитовой фракции (размер частиц $<0,01$ мм). На дне водоема в результате перемещения и седиментации накапливается разнородный материал терригенного, хемогенного и биогенного происхождения, который и формирует структуру донных осадков. Впервые гранулометрический состав донных отложений в оз. Б. Васильевское был исследован в 2014 г. (табл. 3.7). Особенностью механического состава донных отложений озера является незначительное количество частиц $>1,0$ мм (фракция крупнозернистого песка) и доминирование частиц размерами 1,0-0,1 мм (фракции средне- и мелкозернистого песка).

Гранулометрический состав песчанистых отложений на мелководных ст. 1 и 2 характеризуется большим сходством в апреле (табл. 3.7). Так, основу их механического состава составляли мелкие песчанистые, крупные и средние алевритовые частицы размером 1,0-0,1 мм, вклад которых в механический состав грунта составил 98,3% и 96,9% соответственно. В течение летне-осеннего периода происходит увеличение содержания мелкоалевритовых фракций (0,1-0,01 мм) от 15,5% до 36,6% и пелитовых фракций ($<0,01$ мм) от 9,6% до 37,5%.

В илистых отложениях на глубоководной ст. 3 устойчиво доминируют тонкодисперсные частицы размерного класса 0,1-0,01 мм и $<0,01$ мм. Доля мелкоалевритовой фракции в илистых отложениях в течение вегетационного периода изменялась от 16,8% до 28,7%, пелитовой – от 28% до 40%.

Важное значение для жизнедеятельности донного микробного сообщества имеют тонкодисперсные мелкоалевритовые и пелитовые фракции (0,1-0,01 мм и $<0,01$ мм), обладающие высокой степенью сорбции биогенных элементов. Наибольшим содержанием тонкодисперсных фракций обладали глубоководные черные илы (45,4-66,3%), наименьшим – песчанистые отложения (1,6-25,3%).

В течение весенне-осеннего периода меняется соотношение фракций механического состава, вызванное колебанием гидродинамических условий, ветровыми волнениями и процессом седиментации детритного материала. На

мелководье в песчанистых отложениях и в глубоководных илах выявлена сходная сезонная динамика механического состава донных отложений (табл. 3.7). В апреле после зимней минерализации количество песчанистых частиц размером 1,0-0,1 мм было максимальным. Причиной накопления частиц размерами 1,0-0,1 мм являются не только гидродинамические и ветровые процессы, но и седиментация крупных и мелких растительных фрагментов, преимущественно воздушно-водной растительности, створок диатомовых водорослей, раковин простейших, хитиновых и панцирных остатков коловраток, низших ракообразных и моллюсков.

Таблица 3.7. Гранулометрический состав донных отложений (%) оз. Б. Васильевское в 2014 г.

Станция	Тип донных отложений	Глубина, м	Размеры фракций, мм			
			>1,0	1,0 – 0,1	0,1 – 0,01	<0,01
Апрель						
1	Песок	1,0	0,1	98,3	0,7	0,9
2	Песок	1,5	0,6	96,9	1,9	0,6
3	Серый ил	4,4	0,2	54,4	16,8	28,6
Июль						
1	Илистый песок	1,0	0,6	74,1	15,7	9,6
2	Серый ил	1,5	0,3	48,2	24,5	27,0
3	Черный ил	4,2	0,1	42,8	25,3	31,8
Сентябрь						
1	Серый ил	1,0	0,6	47	15,5	36,9
2	Серый ил	1,5	0,8	43,3	18,4	37,5
3	Черный ил	4,4	0,3	33,4	26,3	40,0
Ноябрь						
1	Черный ил	1,0	0,5	33,2	36,6	29,7
2	Черный ил	1,1	0,5	35,1	31,3	33,1
3	Черный ил	4,0	0,9	35	28,7	35,4

В летние месяцы содержание частиц песчанистой фракции снижается за счет накопления алевритовых и пелитовых частиц размерных классов 0,1-0,01 мм и <0,01 мм. Накопление тонкодисперсных фракций происходит за счет седиментации детритного материала, источником которого является погруженная водная растительность, фито- и зоопланктон, простейшие и остатки других живых организмов.

В сентябре-октябре регистрировались максимальные значения частиц размерных классов 0,1-0,01 мм и <0,01 мм. Аккумуляция тонкодисперс-

ных фракций механического состава осенью происходит в результате обильного оседания и разложения преимущественно отмирающих синезеленых водорослей, зоопланктона, простейших, а также за счет активизации процесса деструкции органического детрита.

Физико-химическая характеристика донных отложений

В табл. 3.8 представлены значения физико-химических показателей донных отложений оз. Б. Васильевское на трех станциях в 2013-2014 гг.

Температурный режим. Средняя температура донных отложений в озере за период исследования, включая зимний отбор проб, составила $13,6 \pm 1,1^\circ\text{C}$. В период открытой воды температура в грунтах на мелководье составляла в среднем $16,8 \pm 0,6^\circ\text{C}$, в глубоководных илах – $15,2 \pm 1,1^\circ\text{C}$. В сезонной динамике температурного режима наблюдается период весенне-летнего нагревания – с апреля по июль (с изменениями температур от $6,0^\circ\text{C}$ до $21,0^\circ\text{C}$) и период осеннего охлаждения – с сентября по ноябрь (с изменениями температур от $10,4^\circ\text{C}$ до $5,5^\circ\text{C}$).

Окислительно-восстановительный потенциал и активная реакция среды (табл. 3.8). Важными факторами, влияющими на величину редокс-потенциала ($r\text{H}_2$) и активной реакции среды (рН) в донных отложениях озера, являются «цветение» воды, развитие высшей водной растительности, глубина водоема.

В течение периода исследования окислительно-восстановительные условия в донных отложениях оз. Б. Васильевское изменялись в зависимости от глубины и времени года от анаэробных до микро- и аэробных. На мелководных станциях преобладали микроаэробные условия ($r\text{H}_2=12-17$). Однако, на ст.1 в июне 2013 г. в связи с высоким повышением температуры отмечены анаэробные условия ($r\text{H}_2 = 10$). В сентябре 2013 г. в результате осеннего перемешивания условия были аэробными ($r\text{H}_2 = 21-27$).

На глубоководной ст. 3 в черных илах формируются, в основном, анаэробные условия ($r\text{H}_2=5-13$). С мая по июнь, в связи с активизацией анаэробных микробиологических процессов, значения редокс-потенциала снижаются, достигая минимальных значений в июне 2013-2014 гг. – $r\text{H}_2=9$ и $r\text{H}_2=5$ соответственно. В июле и сентябре в глубоководных илах регистрировались микроаэробные условия ($r\text{H}_2=14$).

По отношению к активной реакции среды донные отложения озера в основном кислые – слабокислые. Нейтральные условия отмечались на мелководной ст. 1 в летне-осенний период и на ст. 2 в ноябре (табл. 3.8).

Таблица 3.8. Физико-химические показатели донных отложений озера Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

Станция	T, °C	pH	Eh, мВ/rH ₂	W ¹ , %	Ск ² , мг/г	ГВ ³ , %	ППП ⁴ , %	Р _{мин} , мкг/г	Р _{общ} , мкг/г
Июнь 2013 г									
1	21,0	6,7	-90/10	61	3,3	1,9	9,6	7,9	156,5
3	16,0	6,9	-140/9	91	11,1	2,4	28,6	8,1	236,1
Сентябрь 2013 г									
1	18,2	7,2	360/27	29	2,7	1,0	0,9	2,1	47,6
2	18,0	5,4	290/21	29	14,7	1,0	0,9	1,8	58,2
3	16,5	5,6	40/13	92	16,5	0,5	35,4	3,6	285,5
Февраль 2014 г									
1	0,7	6,3	-10/12	30	н.д. ⁵	2,4	н.д.	4,0	70,4
2	0,5	5,7	30/12	37	н.д.	3,1	н.д.	1,4	252,1
3	4,0	6,8	0/12	90	н.д.	1,5	н.д.	4,5	327,2
Апрель 2014 г									
1	10,4	6,5	0/13	25	0	2,2	0,4	3,1	43,3
2	10,0	6,0	30/13	33	0	2,8	1,7	2,3	143,1
3	7,0	6,4	-80/10	93	24,6	2,7	32,6	3,5	268,9
Май 2014 г.									
1	19,0	7,2	-10/14	30	3,6	2,3	0,77	1,5	69,2
2	15,0	6,5	-20/12	72	8,4	3,8	13,4	10,7	471,5
3	12,0	6,2	-60/10	93	28,2	2,7	39,9	23,6	491,2
Июнь 2014 г.									
1	17	6,6	60/15	77	3,0	3,9	14,1	1,8	240,7
2	16,5	6,4	0/13	89	18,6	7,0	29,3	8,2	338,9
3	18	5,6	-170/5	93	27,6	7,2	38,4	12,6	378,7
Июль 2014 г.									
1	19,5	7,4	0/15	н.д.	10	3,8	16,9	4,7	208,4
2	19	6,7	40/15	н.д.	25	4,0	27,7	33,6	234,8
3	19	6,3	30/14	н.д.	10,2	4,8	42,5	34,4	234,8
Сентябрь 2014 г.									
1	17,9	7,3	-70/16	79	0,6	2,8	13,5	5,2	211,4
2	18	6,8	50/15	85	12	5,7	26,8	41,9	225,2
3	18	6,6	40/14	94	16,8	4,5	33,9	39,5	239,9
Ноябрь 2014 г.									
1	5,5	7,1	90/17	70	12,8	3,8	20,3	21,7	225,5
2	6,0	7,0	90/17	81	31,8	3,8	20,3	35,1	244,2
3	6,0	6,8	-40/12	88	15,6	5,4	34,6	43,7	229,5

¹ – естественная влажность;

² – суммарные карбонаты (Ск, мг/г = CO₂ + HCO₃⁻ + CO₃²⁻);

³ – гуминовые вещества;

⁴ – потери при прокаливании;

⁵ – нет данных

Естественная влажность. В грунтах озера проявляется известная закономерность увеличения влажности от песчаных осадков к тонкодисперсным черным илам. Песчаные осадки обладали наименьшей влажностью 25-37% в зимние и весенние месяцы. Самые плотные пески наблюдались в апреле. В летне-осенний период в результате процессов седиментации осадкообразующего материала и раннего диагенеза песчаные отложения насыщаются придонной водой, и их влажность увеличивается до 61-89% (табл. 3.8). В этот период в механическом составе песчаных отложений накапливаются тонкодетритные фракции, песок заиливается и трансформируется в илистый песок или песчаный ил.

Влажность глубоководных черных илов характеризуется относительной стабильностью и закономерно увеличивалась с февраля до сентября от 90% до 94%. Наименьшую влажность черные илы имели в ноябре, по-видимому, за счет уплотнения седиментационного материала.

Сезонные изменения сопровождались увеличением или снижением влаги в осадках, что вызвано пространственно-временной трансформацией отложений, обусловленной особенностями диагенеза, динамикой водных масс, локальными особенностями биотопов.

Суммарное содержание карбонатов ($\text{CO}_2 + \text{HCO}_3^- + \text{CO}_3^{2-}$). Донные отложения обогащаются карбонатами при разложении биомассы макрофитов, остатков раковин моллюсков, створок зоопланктона, простейших.

Наименьшим содержанием карбонатов (0,6-12,8 мгС_к/г) характеризовались пески на ст. 1 в связи с динамичностью условий и отдаленностью биотопа от границы произрастания зарослей макрофитов. В разновидностях песчаных отложений на ст. 2 содержание карбонатов изменялось с мая по июнь от 8,4 мгС_к/г до 25 мгС_к/г. Следует отметить, что в апреле на ст. 1 и 2 регистрировалось полное отсутствие карбонатов, а в ноябре на станции 2 – их максимальное количество (31,8 мгС_к/г).

С увеличением глубины и тонкодисперсности осадков происходит накопление карбонатов. Так, наибольшие значения карбонатов за период исследования отмечены в глубоководных черных илах. В течение всего периода исследования, за исключением июля и ноября, их содержание было наибольшим и изменялось от 11,1 мгС_к/г до 28,2 мгС_к/г.

К сожалению, отсутствуют данные по содержанию карбонатов в феврале. Но можно предположить, что в подледный период в результате анаэробной минерализации осадочного материала бактериальным сообществом происходит поступление карбонатов из твердой фазы в придонные водные слои.

Гуминовые вещества образуются в донных отложениях в результате анаэробного разложения растительного и животного материала и служат пищевым субстратом для множества микроорганизмов. На их распределение в озере влияют факторы: глубина, генезис и дисперсность илов, обильная вегетация макрофитов, повышенное содержание железистых соединений, обладающих свойством образовывать хелатные комплексы с гуминовыми веществами.

На мелководье в песчанистых отложениях на ст. 1 содержание гумусовых веществ в период исследования было наименьшим и составляло 1-3,9%. На ст. 2 значения отмеченного показателя изменялись от 1% до 7,0%, в черных глубоководных илах на ст. 3 – от 0,5% до 7,2%. Накоплению гумусовых веществ на ст. 2 способствуют заросли водно-воздушной и погруженной водной растительности. Аккумуляция гумусовых веществ на ст. 3 в глубоководных черных илах обусловлена в большей степени сорбностью тонкодисперсных илов, и может свидетельствовать о недостаточном потреблении гумусовых веществ бактериями в связи с наличием более доступного для бактерий органического вещества.

Потери при прокаливании. В пространственном распределении органического вещества, определяемого по потерям при прокаливании (ППП), четко проявляется зависимость от типа илов. Максимальное аккумуляирование органического вещества происходило черными илами. Так, содержание органического вещества во все месяцы наблюдения в черных илах составляло 2,5-28,6% (табл. 3.8). На ст. 2 содержание органического вещества изменялось от 0,9 % до 29,3%. Песчанистые отложения на ст. 1 особенно обеднены органическим веществом в апреле-мае (0,41-0,77%). В летний период содержание органического вещества увеличилось до 17% и его максимальное накопление отмечено в ноябре – 20,3%. В целом, для озера сохраняются характерные для неглубоких озер общеизвестные закономерности возрастания содержания органического вещества в грунтах от грубозернистых к тонкодисперсным осадкам, и влияния глубины водоема на содержание в них органического вещества (Семенович, 1973; Мартынова, 2010; Шерышева, Ракитина, 2015).

Общий и минеральный фосфор. Интенсивное накопление фосфора донными отложениями озера происходит в процессе отмирания и разложения водной растительности и фитопланктона при общей закономерности увеличения содержания фосфора от крупнозернистых осадков к илам. Поэтому наибольшие концентрации минерального и общего фосфора сосредоточились в глубоководных черных илах (табл. 3.8). В течение всего периода исследо-

вания значения минерального и общего фосфора на ст. 3 варьировали от 3,5 мкг/г до 43,8 мкг/г и от 229,5 мкг/г до 491,16 мкг/г, соответственно. На мелководье на ст. 1 и 2 в песчаных отложениях содержание минерального фосфора за период исследования составляло 1,4-41,9 мкг/г, общего фосфора – 43,3-471,5 мкг/г. Для донных отложений озера характерны значительные сезонные колебания концентрации общего и минерального фосфора. В годовой динамике концентрации минерального фосфора за 2014 г. выделяется две стадии: период снижения – с февраля по июнь ($P_{\text{мин}} = 1,4-10,7$ мкг/г) и период накопления – с июля по ноябрь ($P_{\text{мин}} = 33,6-41,9$ мкг/г).

Таким образом, процесс формирования донных отложений в оз. Б. Васильевское контролируется в основном осадочными породами, морфологией котловины, степенью зарастания высшей водной растительностью, ветровым волнением, биогенными компонентами. На открытых мелководьях озера залегают мелко- и среднезернистые пески, на зарастающих – заиленные пески и песчаные илы. На глубоководном участке в результате активных седиментационных процессов формируются черные тонкодисперсные илы. Донные отложения оз. Б. Васильевское являются динамичной субстанцией, отражающей сезонные гидродинамические, гидрохимические и биогенные процессы, происходящие в водоеме. В годовой динамике меняется соотношение фракций механического состава, вызванное колебанием гидродинамических условий, ветровыми волнениями и процессом седиментации детрита и минеральных частиц.

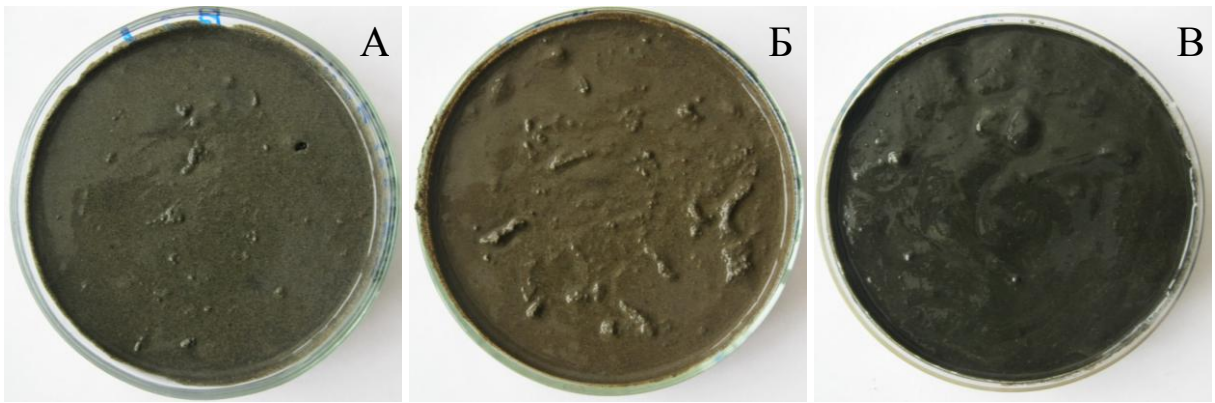


Рисунок 3.7. Образцы донных отложений озера в феврале 2014 г.: А – заиленный мелкозернистый песок на ст. 1, Б – заиленный среднезернистый песок с фрагментами разложившейся растительности на ст.2, В – черный тонкодисперсный ил на ст. 3.



Рисунок 4.8. Цветение цианобактерий на ст. 3 в сентябре 2014 г.



Рисунок 6.8. Инфузории перифитона на стеклах обрастания на станциях 1 и 3 оз. Б. Васильевское (время экспозиции – 1 месяц) в 2013 г.

2013-2014 гг.

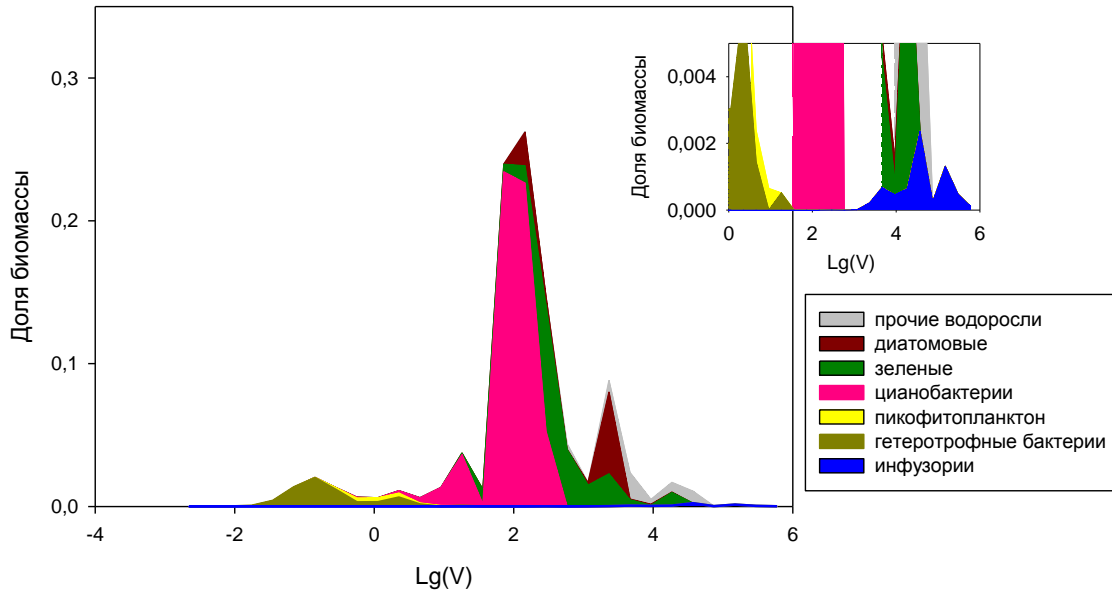


Рисунок 7.2. Размерно-таксономическая структура (по биомассе) одноклеточного планктона озера в 2013-2014 гг.

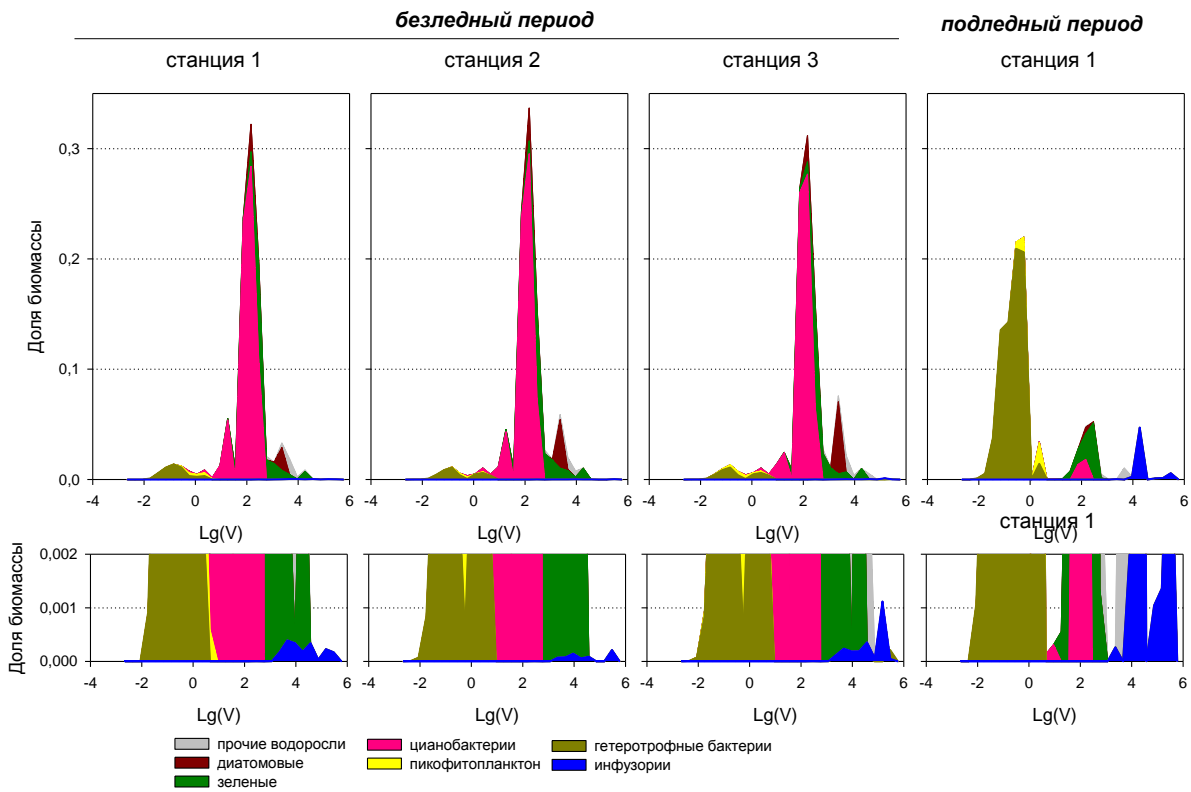


Рисунок 7.3. Размерно-таксономическая структура планктона на мелководных (ст. 1 и 2) и глубоководной (ст.3) станциях озера в 2013-2014 гг.



Глава 4. Фитопланктон

Водоросли играют важнейшую роль в водоемах Земли, в которых они являются основными продуцентами органического вещества и кислорода. Видовое богатство, таксономическая структура альгофлоры планктона в водоеме, состав комплекса доминирующих видов водорослей зависят от биотических и абиотических факторов. Анализ перестройки таксономической структуры фитопланктона, происходящей в результате изменения типа и уровня антропогенной нагрузки на водоем, позволяет проследить ответную реакцию данной группы организмов на эти изменения (Михеева, 1983; Трифонова, 1990; Охупкин и др., 1997; Павлова, 2000; 2002).

Таксономическая структура альгофлоры планктона

При изучении альгофлоры оз. Большое Васильевское было зарегистрировано 384 таксона водорослей рангом ниже рода, которые относились к 14 классам, 22 порядкам, 51 семействам, 130 родам.

Общий список видов, разновидностей и форм водорослей и их эколого-географические характеристики приведены в Приложении I, фото некоторых из них приведены в Приложении III, фото 11, 12.

Наибольшим видовым богатством отличались зеленые водоросли, которые включали в себя 34% от общего числа видов, разновидностей и форм, затем следовали диатомовые (22%), синезеленые (цианобактерии) (17%) и эвгленовые (11%) водоросли (табл. 4.1). Вклад других отделов водорослей в общее видовое богатство был существенно ниже и не превышал 10%. Подобное соотношение отделов водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов характерно для значительной части пресных водоемов умеренной зоны (Озера Среднего Поволжья..., 1976; Паутова, Номоконова, 1994; Охупкин, 1994, Охупкин и др., 1997; Герасимова, 1996; Корнева, 2001; 2015; Фитопланктон Нижней Волги..., 2003; Старцева, Охупкин, 2003; Старцева и др., 2011; Яценко-Степанова и др., 2005; Горохова, 2012; и др.). Однако в некото-

рых водоемах, испытывающих значительную антропогенную нагрузку, на третьем месте в ранжированном ряду отделов находятся эвгленовые водоросли (Павлова, 2000; 2002; Старцева, Охапкин, 2003; Трифонова, Павлова, 2005; Буркова, 2007; Буркова, Тарасова, 2007; Тарасова, 2007; Тарасова, Буркова, 2008а-в; Жариков и др., 2009).

Таблица 4.1. Таксономическая структура фитопланктона оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования

Год	Суанophyta	Chrysoophyta	Bacillariophyta	Xanthophyta	Cryptophyta	Dinophyta	Euglenophyta	Chlorophyta	Streptophyta	Всего
1991-92	47/16 ¹	9/3	70/23	5/2	12/4	10/3	32/11	102/34	14/4	301
2001	47/17	8/3	62/22	4/1	12/4	10/3	27/10	104/36	12/4	286
2013-14	52/17	9/3	64/20	3/1	13/4	8/3	32/10	120/38	13/4	314
Общее	63/17	12/3	84/22	7/2	15/4	12/3	43/11	131/34	17/4	384

¹ – число видовых и внутривидовых таксонов/доля от общего числа видов, разновидностей и форм, %.

При оценке таксономической структуры альгофлоры планктона основное внимание было уделено роли в ее формировании порядков, семейств и родов. При этом использовали работу Б.А. Юрцева (1982), который установил следующую закономерность для флоры сосудистых растений: 10 семейств всегда представляют как минимум 50% от общего таксономического списка. Для флоры водорослей принято считать, что таксономические группы, составляющие 50% и более от общего списка видов, отражают «лицо» альгофлоры, т.е. показывают, какие именно таксоны нашли оптимум своего развития в конкретных условиях (Фитопланктон Нижней Волги..., 2003; Жариков и др., 2009).

В число десяти «ведущих» по видовому богатству порядков вошли: *Chlorococcales*, *Raphales*, *Euglenales*, *Chroococcales*, *Desmidiaceae*, *Oscillatoriales*, *Nostocales*, *Araphales*, *Chlamydomonadales*, *Cryptomonadales*. В них было сосредоточено 84% от общего числа видов, разновидностей и форм водорослей, зарегистрированных нами в водоеме.

Число «ведущих» семейств водорослей в оз. Б. Васильевское 12: *Euglenaceae*, *Scenedesmaceae*, *Naviculaceae*, *Chlorellaceae*, *Desmidiaceae*, *Nitzschiaceae*, *Cryptomonadaceae*, *Pseudanabaenaceae*, *Oocystaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Fragilariaceae* и *Anabaenaceae*. В их состав входят 60% таксонов водорослей рангом ниже рода.

Наибольшей таксономической значимостью в оз. Б. Васильевское характеризовались следующие рода водорослей: *Scenedesmus* (25 таксонов рангом ниже рода), *Navicula* (23), *Euglena* (15), *Nitzschia* (14), *Trachelomonas* (12), *Fragilaria* (12), *Cryptomonas* (11), *Cosmarium* (9), *Phacus* (9), *Chlamydomonas* (9), *Anabaena* (8), *Monoraphidium* (7). В общей сложности в их состав входило более 40% от общего числа видовых и внутривидовых таксонов водорослей.

Высокая видовая насыщенность родов *Scenedesmus* и *Navicula* в каждый период исследования, вероятно, связаны с высокой концентрацией в озере биогенных элементов. Изучаемый водоем мелководный, хорошо прогреваемый, с большим содержанием органических веществ, что способствовало тому, что на 3-4 позиции по видовому богатству в них находился р. *Euglena*. Однако его таксономическая значимость в оз. Б. Васильевское ниже, чем в других водоемах Средней и Нижней Волги (Фитопланктон Нижней Волги..., 2003; Яценко-Степанова и др., 2005; Жариков и др., 2009; Корнева, 2009; 2015).

Видовая насыщенность альгофлоры планктона в оз. Б. Васильевское была незначительной, и составляла всего 0,06. Уровень родовой насыщенности был также невысок, его показатель в различные периоды не превышал 2,61. Большая часть родов относилась к категории – моно- и дитипических. Подобные черты характерны для экосистем с жесткими условиями, обусловленными высоким уровнем трофности водоемов (Трифенова, 1990; Varinova, 2011).

Коэффициенты флористической общности Серенсена (K_s), рассчитанные для альгофлоры исследуемого водоема в различные периоды исследования, были высоки (77-84%), что говорит об устойчивом общем видовом составе фитопланктона и незначительном изменении видового состава альгофлоры за более чем 25 летний период.

Эколого-географический анализ альгофлоры оз. Б. Васильевское показал, что по отношению к местообитанию зарегистрированные в нем водоросли в основном представлены планктонными организмами – 59%. Также была заметна доля бентосных (13%), планктонно-бентосных (12%) и литоральных форм (13%). Это связано с тем, что озеро мелководное, и сложно установить границы между глубоководной и мелководной частями водоема. Подавляющее большинство видовых и внутривидовых таксонов водорослей имеют широкое географическое распространение (на долю видов-космополитов приходилось около 95% от зарегистрированных видов, разновидностей и форм водорослей, для которых известно их географическое распределение).

По отношению к солености воды, основная масса встреченных водорослей была представлена индифферентными формами – 76% от общего числа видов, разновидностей и форм водорослей, для которых известно отношение к данному показателю. Доля галофилов была заметной и составляла около 14%. Вклад мезогалобов не превышал 2%. Доля галофобов и олигогалобов, которых традиционно считают типичными обитателями пресноводных водоемов, составила 8%.

По отношению к рН среды в водоеме преобладали индифферентные формы – 57% от общего числа видов, разновидностей и форм водорослей, для которых известно их отношение к рН. Также была заметна доля водорослей, обитателей щелочных вод – алкалифилов и алкалибионтов (38%).

Доля видов-индикаторов органического загрязнения составила 64% от общего числа зарегистрированных видовых и внутривидовых таксонов. Их основная часть (46%) – виды-индикаторы низкой степени органического загрязнения (от χ -о до о- α -мезосапробной зон), на долю показателей средней степени сапробности (β -мезосапробы) приходится 37%, индикаторы высокой степени сапробности (от β - α до р-сапробной зон) составляли 16% соответственно. При этом основной вклад в формирование показателей количественного развития фитопланктона (численности и биомассы) вносили виды-индикаторы со средними и высокими индексами сапробности, составляя около 40% от общих показателей количественного развития водорослей.

Показатели количественного развития водорослей

Как видно из рис. 4.1, в оз. Б. Васильевское от 1990-х гг. к 2010-м годам численность фитопланктона увеличилась в 2 раза, а биомасса почти в 1,5 раза. При этом трофический статус водоема устойчиво оценивался как гипер-трофный. Независимо от периода и сезона исследования численность и биомасса фитопланктона в оз. Б. Васильевское были стабильно высоки. Изменение их средних значений в течение вегетационного сезона в различные периоды исследования представлены на рис. 4.2.

Значения численности фитопланктона в каждый период исследования варьировали в широком диапазоне. Так, в 90-х гг. XX в. они изменялись от 12,53 млн. кл/л (ноябрь) до 226,48 млн. кл/л (август). Кривая динамики численности фитопланктона в этот период имела 2 пика: первый – в конце июня (189,99 млн кл/л), второй – в конце августа-начале сентября (207, 69 млн кл/л). В формирование общей численности фитопланктона весь сезон ведущая роль принадлежала синезеленым водорослям, на долю которых прихо-

дилось от 56% в мае до 95% от ее общего значения в июле, в период интенсивного «цветения» воды.

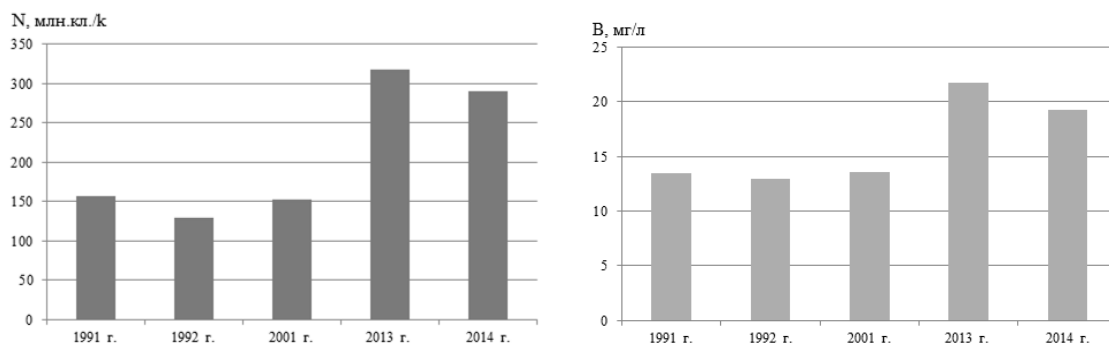


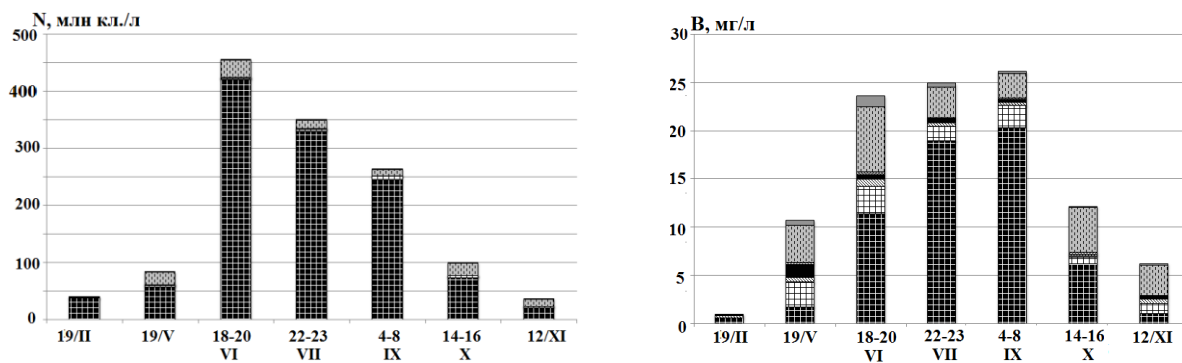
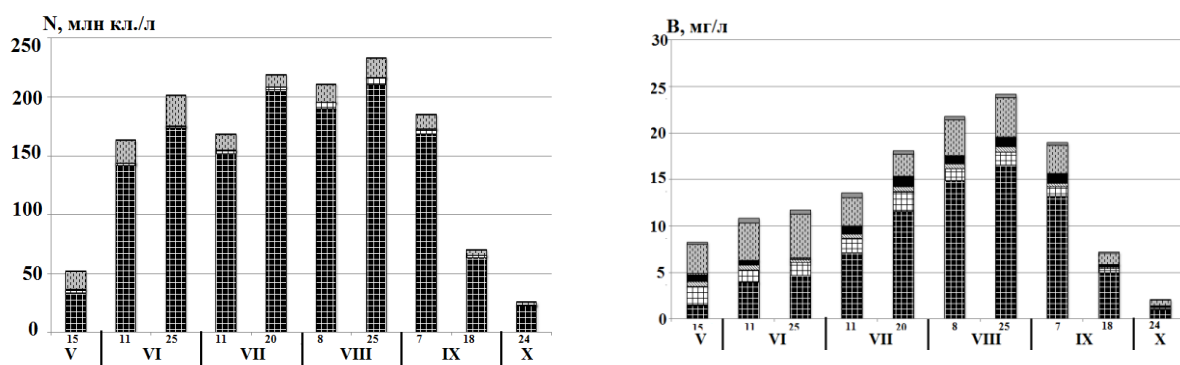
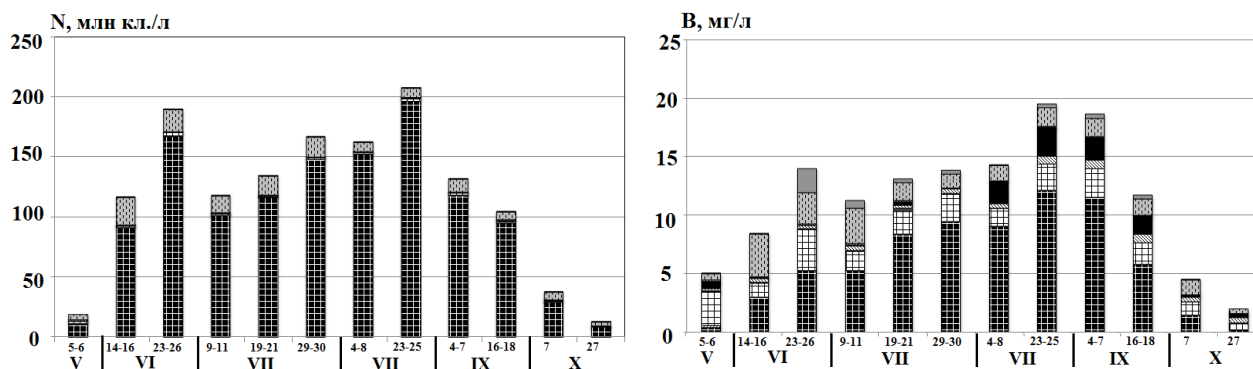
Рисунок 4.1. Численность (N) и биомасса (B) фитопланктона оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования.

В 2001 г., по сравнению с предыдущим периодом наблюдений, среднесезонная численность фитопланктона увеличилась незначительно – в 1,1 раз. Ее значения варьировали в диапазоне 25,74 млн. кл/л (конец октября) – 323,60 млн. кл/л (конец августа). Как и в 1991-92 гг., этот показатель нарастал от весны к началу осени, а затем постепенно снижался. Основной вклад в формирование численности на протяжении всего вегетационного сезона вносили синезеленые водоросли, составляя 64-94% от ее общих значений. Пик развития синезеленых водорослей традиционно приходился на конец лета – начало осени. Заметный вклад в формирование численности фитопланктона, особенно в мае-июне, вносили зеленые водоросли, составляя 7-29% от ее общего значения. В основном, это представители порядка *Chlorococcales*, которые активно развиваются в эвтрофных и гипертрофных озерах (Трифенова, 1990). Доля представителей других отделов водорослей была незначительна и не превышала 5 % от ее общего значения.

В 2013-14 гг. численность фитопланктона, по сравнению с 2001 г., возросла в 1,7 раза. В феврале она составляла 39,88 млн. кл/л; в период открытой воды варьировала в пределах от 28,64 млн. кл/л (начало ноября) до 504,24 млн. кл/л (июнь). Кривая динамики численности фитопланктона имела одновершинный характер. Максимум приходился на июнь (504,24 млн. кл/л) и был связан с активной вегетацией мелкоклеточных синезеленых водорослей.

Как и в предыдущие периоды, именно синезеленые водоросли на протяжении всего сезона наблюдений, включая подледный, вносили основной вклад в формирование общей численности фитопланктона. В феврале и с мая по сентябрь их доля составляла 90% и более от общего показателя. Начиная с

октября, их вклад снижался до 50-75% от суммарных значений численности. Среди представителей других отделов в конце весны и осени в формировании общей численности была замечена роль зеленых водорослей (20-32%).



■ Cyanophyta ▨ Chrysophyta ▩ Bacillariophyta ■ Xanthophyta ▨ Cryptophyta
 ■ Dinophyta □ Raphidophyta ▨ Euglenophyta ▨ Chlorophyta ▨ Streptophyta

Рисунок 4.2. Сезонная динамика численности (N) и биомассы (B) фитопланктона в оз. Б. Васильевское в 1991-2014 гг. и роль основных отделов водорослей в их формировании.

Биомасса фитопланктона в 1991-92 гг. изменялась в диапазоне от 1,96 мг/л в октябре до 28,04 мг/л в конце августа. Кривая сезонной динамики

биомассы совпадала с кривой динамики численности. Весной показатели биомассы были связаны с вегетацией диатомовых водорослей, доля которых составляла 57% от общей. Заметен также вклад в ее формирование динофитовых и зеленых, составлявших 12% и 10%, соответственно. В начале лета основополагающая роль в формировании биомассы фитопланктона принадлежала зеленым водорослям (44% от общей). Со второй половины июня до сентября происходило увеличение доли синезеленых водорослей (с 32% до 62 % от суммарного значения биомассы). Наряду с этим в летне-осенний период вклад в формировании общей биомассы зеленых (8-35%), диатомовых (10-27%) и динофитовых (9-20 %) водорослей также был значителен.

В 2001 г. средняя биомасса фитопланктона, по сравнению с 90-ми годами, осталась примерно на одном и том же уровне. В ходе сезонной сукцессии фитопланктона отмечалось увеличение биомассы от мая к началу сентября, с максимумом в конце августа (24,15 мг/л). В мае ведущая роль в формировании общей биомассы принадлежала зеленым (38%), диатомовым (24%) и синезеленым водорослям (17%). Начиная с июня, уровень общей биомассы был тесно связан с вегетацией синезеленых водорослей, доля которых в ее формировании возрастала от 35% до 70%. С июня по октябрь синезеленым водорослям сопутствовали зеленые, вклад которых в формировании общей биомассы изменялся от 15% до 40%. В первой половине лета также была заметна роль диатомовых (10-14%).

В 2013-14 гг. биомасса фитопланктона, по сравнению с предыдущим периодом, увеличилась в 1,5 раза. В подледный период она составляла 0,62 мг/л, в период открытой воды она варьировала в пределах от 6,23 мг/л в ноябре до 26,09 мг/л в сентябре. Ее кривая носила одновершинный характер, с максимумом развития в конце лета-начале осени – 29, 65 мг/л. В отличие от предыдущих лет, в этот период сезонная динамика биомассы не совпадала с динамикой численности. Это было связано с тем, что в начале лета основной вклад в формирование численности вносил *Microcystis pulverea*, диаметр клеток которого не превышал 3,5 мкм. Поэтому даже при высокой численности данный вид не смог оказать существенного влияния на значение показателей биомассы.

В зимний период основной вклад в формировании общей биомассы фитопланктона вносили синезеленые (63% от суммарных значений), также заметна была доля криптофитовых (21%) и зеленых водорослей (12%). Весной основную часть биомассы составляли зеленые (36%), диатомовые (24%) и синезеленые водоросли (16%). Начиная с июня и по сентябрь активно веге-

тировали синезеленые водоросли (45-88% от общей биомассы). В ноябре ведущую роль в формировании биомассы фитопланктона играли зеленые водоросли, составляя около 50% от ее общего значения. Им сопутствовали диатомовые (17%) и синезеленые (16%) водоросли.

Сравнение вклада представителей различных отделов водорослей в среднесезонные показатели численности и биомассы фитопланктона оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования показал, что с течением времени по мере роста уровня трофии вод, увеличивалась роль синезеленых водорослей как в формировании общей численности, так и в формировании общей биомассы фитопланктона (рис. 4.3). При этом период «цветения» воды к 2014 г. стал продолжительнее.

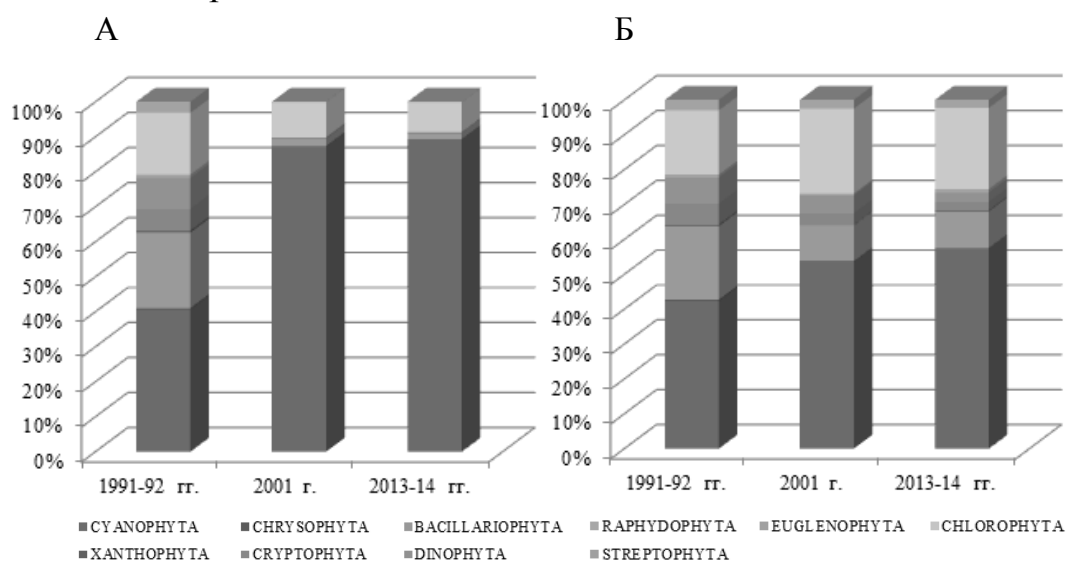


Рисунок 4.3. Вклад представителей различных отделов водорослей в формирование среднесезонных численности (А) и биомассы (Б) фитопланктона оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования.

Пикофитопланктон

Пикофитопланктон в 2013-2014 гг. являлся постоянным компонентом планктонного сообщества озера, тогда как в 2015 г. он не был обнаружен в половине проб (табл. 4.2, рис. 4.4). Разброс колебаний количественных показателей его развития был значительно больше, по сравнению с бактериопланктоном: так, в среднем за весь период наблюдений коэффициент вариации составил 86% для численности и 77% для биомассы пикофитопланктона. Уровень развития пикофитопланктона на разных станциях в одни и те же даты сильно отличается, однако наибольшие численность и биомасса пикофитопланктона регистрировались в июле-августе (рис. 4.5). Анализ всего массива данных показал, что численность пикофитопланктона положительно

коррелирует с величинами индекса Карлсона по прозрачности воды ($r = +0,3519$ при $p < 0,05$) и концентрации общего фосфора ($r = +0,3517$ при $p < 0,05$). В целом, за период от июня 2013 г. к октябрю 2015 г. выявлена тенденция к уменьшению численности пикофитопланктона в озере ($r = -0,3636$ при $p < 0,02$).

Таблица 4.2. Общие показатели развития пикофитопланктона в 2013-2015 гг.

Год	2013	2014	2014	2015	2013-2015
Месяцы	июн-окт	фев-мар	апр-ноя	май-сен	
Число проб	12	6	18	6	42
Численность, 10^9 кл/л	$\frac{0,42^1}{0,02-0,84}$	$\frac{0,20}{0,06-0,48}$	$\frac{0,31}{0,04-1,04}$	$\frac{0,12}{0-0,54}$	$0,30 \pm 0,26^2$
Биомасса, мг/л	$\frac{0,18}{0,01-0,03}$	$\frac{0,10}{0,04-0,24}$	$\frac{0,32}{0,08-0,62}$	$\frac{0,09}{0-0,42}$	$0,22 \pm 0,17$

¹ – над чертой – средняя величина за период, под чертой – пределы изменения показателя;
² – средняя величина \pm стандартное отклонение.

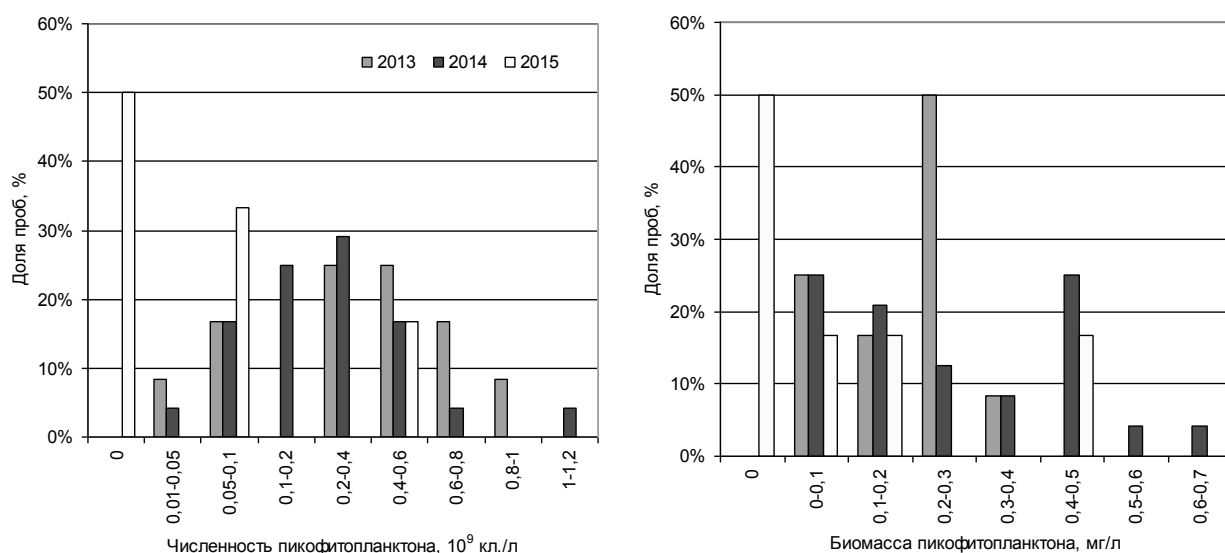


Рисунок 4.4. Распределение проб пикофитопланктона по градациям численности и биомассы в различные годы. Градация «0» по оси X означает полное отсутствие пикофитопланктона в пробе.

Пикофитопланктон в озере был представлен преимущественно одиночными пикоцианобактериями, только в отдельные даты в мелководной части (ст.1 и 2) были встречены пикоэукариотические водоросли (табл. 4.3), причем по большей части они регистрировались в холодное время года, при относительном снижении численности нанофитопланктона. В случае если пикоэукариотические водоросли регистрировались в пробе, их вклад в общую численность и биомассу пикофитопланктона мог достигать 20% и 74%, соответственно. В среднем, из-за отсутствия пикоэукариотических водорослей в

большинстве проб, в 2013 г. их доля в общем пикофитопланктоне составляла 1,4% численности (3,8% биомассы); в 2014 г. – 2,7% (8,7%, биомассы); в 2015 г. – 0%.

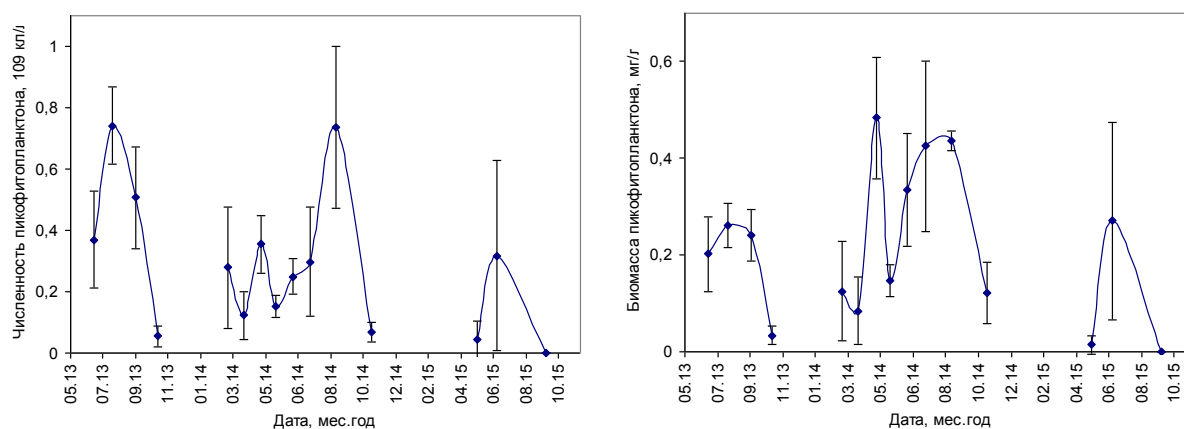


Рисунок 4.5. Сезонная динамика численности и биомассы пикофитопланктона в оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг.

Таблица 4.3. Численность и биомасса пикоэукариотических водорослей

Дата	18.06.13	04.09.13	19.02.14	23.04.14	12.11.14
Станция 1					
Численность, 10^9 кл/л	0,03	отс.	0,02	0,06	отс.
Биомасса, мг/л	0,05	отс.	0,03	0,33	отс.
Станция 2					
Численность, 10^9 кл/л	отс.	0,03	отс.	0,04	0,01
Биомасса, мг/л	отс.	0,05	отс.	0,28	0,06

«отс.» – пиководоросли в пробе не обнаружены

На основе анализа собственных и литературных данных, можно предположить, что на уровень развития и распределение пикофитопланктона влияют не только концентрации биогенных элементов, но и биотические параметры, в том числе нанофитопланктон и гетеротрофный бактериопланктон (Вес et al., 2011; Урма, Throndsen, 1996; Ning et al., 2000).

Видовое разнообразие водорослей

Одной из важнейших характеристик сообщества фитопланктона, отражающей степень сложности его структуры, по которой можно судить и об экологических условиях развития водорослей, является видовое разнообразие, оцениваемое по индексу Шеннона, который интегрирует в себе два показателя – общее число видов и степень их участия в сообществе (эквитабельность). Для выделения из него составляющей, характеризующей степень уча-

ствия видов, рассчитывали меру выравненности – индекс Пиелу (Одум, 1975; Мэгарран, 1992).

Известно, что в благоприятных условиях формируются богатые по числу видов (таксонов) биоценозы, которые отличаются полидоминантностью, т. е. в роли доминирующих могут выступать 5-6 и более видов. К ним, как правило, относятся те, в которых в состав доминант входят несколько видов водорослей либо одновременно, либо сменяя друг друга в течение года; а также те сообщества, в которых численность и биомасса фитопланктона могут быть невысокими в целом, но равномерно распределенными между видами.

В сообществах водорослей, обитающих в экстремальных условиях, видовое (таксономическое) разнообразие как правило снижается, и они становятся монодоминантными, т. е. высокую численность и биомассу имеет 1, в крайнем случае, 2 вида. Примерами экосистем, развивающихся в экстремальных условиях, могут служить сильно загрязнённые участки водоёма. Чаще всего именно при этом происходит изменение структуры сообществ водорослей и снижение видового разнообразия фитопланктона (Одум, 1975; Романенко, 2004).

Многолетняя динамика показателей ценотического разнообразия фитопланктона оз. Б. Васильевское представлена на рис. 4.6. Как и при анализе показателей количественного развития водорослей, мы опирались на средние значения индексов Шеннона (H_N и H_B по численности и биомассе, соответственно) и Пиелу (E_N – по численности; E_B – по биомассе) за вегетационный сезон (с мая по ноябрь).

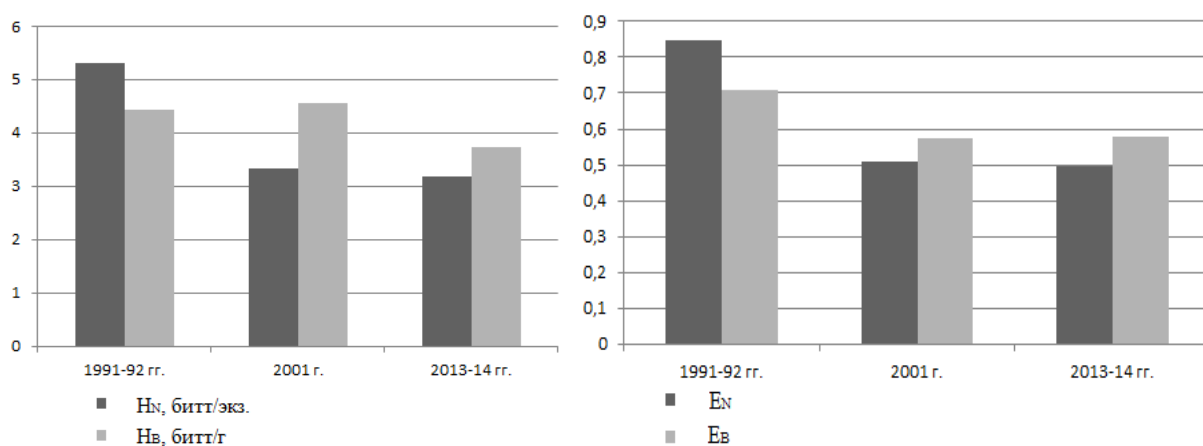


Рисунок 4.6. Многолетняя динамика показателей ценотического разнообразия фитопланктона оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования.

Динамика средних за период исследования значений индексов видового разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу, рассчитанных применительно к численности и биомассе фитопланктона, были, как правило, синхронны.

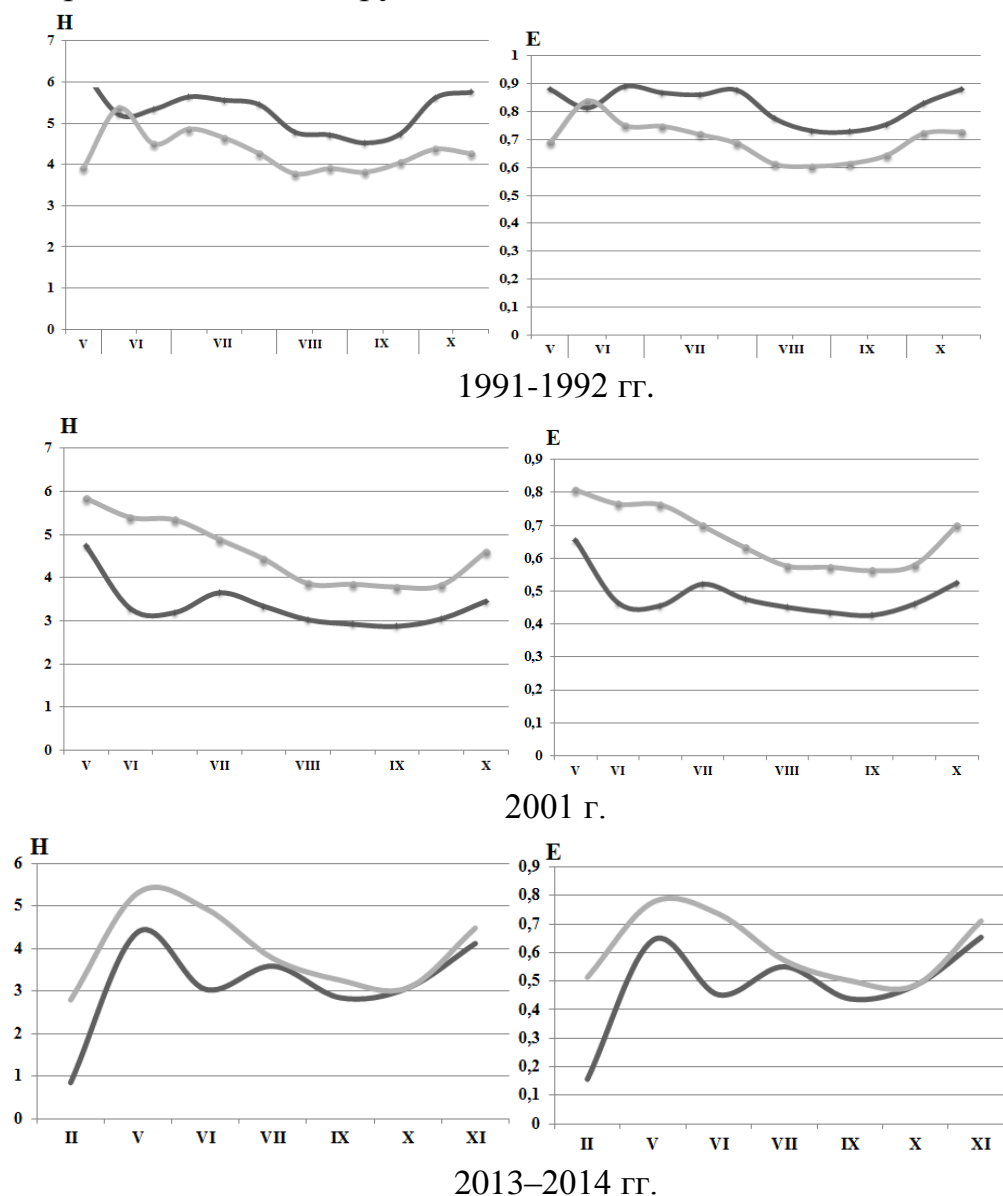
Отмечалось устойчивое снижение показателей этих индексов от 1991 г. к 2014 г. Так, значения H_N и H_B уменьшились в 1,7 раза и 1,2 раза соответственно, значения E_N и E_B снизились в 1,7 и 1,2 раза соответственно. Отметим, что уменьшение видового разнообразия и выравненности сообщества фитопланктона происходило на фоне увеличения его общей численности и биомассы. Такая тенденция характерна для экосистем с жесткими условиями существования и отмечается при увеличении трофности вод (Охупкин, 1998, Романенко, 2004).

Для анализа сезонной динамики индексов видового разнообразия и выравненности фитопланктона в исследуемом водоеме использовались значения, рассчитанные для поверхностного горизонта открытой пелагической зоны водоемов. В 1991-92 гг. индексы видового разнообразия Шеннона были высоки и изменялись в пределах: $H_N = 4,52-5,29$ бит/экз.; $H_B = 3,77 - 5,37$ бит/г (рис. 4.7). Уровень выравненности видов в сообществе был также высок: $E_N = 0,69-0,88$; $E_B = 0,60-0,75$. Максимальные величины этих показателей по численности отмечались в мае и в октябре. В этот период в водоеме комплексы доминирующих видов были полидоминантными (5-6 видов), а уровень доминирования одного вида не превышал 17%.

В июне отмечалось жесткое доминирование *Microcystis pulverea* (>50%), что способствовало снижению и видового разнообразия, и выравненности сообщества. В июле происходила постепенная смена состава доминирующего комплекса, поэтому уровень видового разнообразия и выравненности сообщества возрастал. Ведущая роль постепенно переходила к *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii* и *Aphanozomenon flos-aquae*. Минимальные значения H_N отмечались в конце августа-начале сентября, в период «цветения» воды, когда уровень доминирования *Microcystis aeruginosa* был более 50%.

Характер кривых динамики индексов Шеннона и Пиелу по биомассе не всегда совпадал с аналогичными кривыми индексов, рассчитанных по численности. Так, индексы H_B и E_B были низкими в мае, когда по численности преобладали мелкоклеточные синезеленые водоросли, а основной вклад в формирование биомассы вносили крупноклеточные диатомовые. В июне их значения повышались, так как мелкоклеточная водоросль *Microcystis pulverea* даже при относительно высокой численности не смогла оказать существенного влияния на формирование показателей биомассы. Во второй половине лета – начале осени (период ярко выраженного доминирования *Microcystis aeruginosa*) характер динамики этих индексов относительно численности и биомассы был схож. В конце осени, когда по численности преобладали 4-5

видов из отделов зеленых и синезеленых водорослей, основной вклад в формирование биомассы вносили криптофитовые и динофитовые водоросли, клетки которых значительно крупнее.



— индексы Шеннона (бит/экз.) и Пиелу, рассчитанные по численности фитопланктона
 — индексы Шеннона (бит/г) и Пиелу, рассчитанные по биомассе фитопланктона

Рисунок 4.7. Сезонная динамика показателей видового разнообразия и выравниности сообществ фитопланктона в оз. Б. Васильевское в 1991-2014 гг.

В 2001 г. в оз. Б. Васильевское значения показателей видового разнообразия и выравниности были ниже, чем на начальном этапе. H_N и H_B изменялись в пределах 2,87-4,73 бит/экз. и 3,78-5,73 бит/г соответственно. Сообщество также отличалось меньшей выравниностью: $E_N = 0,42-0,65$; $E_B = 0,56-0,81$. Наибольшие значения регистрировались в мае (рис. 4.7). В это время уровень доминирования по численности мелкоклеточных синезеленых водо-

рослей не превышал 17%, а комплекс сопутствующих видов состоял из 6-8 таксонов. По биомассе доминирование диатомовых водорослей также было не жестким.

В июне значения индексов Шеннона по численности и биомассе отличались более всего. Это было связано с тем, что по численности в этот период преобладали мелкоклеточные синезеленые водоросли (до 86% от суммарных значений), в первую очередь, *Microcystis pulverea*. Показатели биомассы, помимо синезеленых (35-40% от общих значений), также определялись вегетацией более крупноклеточных зеленых (36-40%) и диатомовых водорослей (10-15%). В конце августа – начале сентября во время наиболее интенсивного «цветения» водоема синезелеными водорослями уровень видовой разнообразия по численности оценивался как низкий ($H_N < 3$). Кривые динамики выравниваемости видов совпадали с аналогичными кривыми динамики видовой разнообразия.

В 2013-14 гг. индексы видовой разнообразия и выравниваемости относительно численности фитопланктона в подледный период были невысокими ($H_N = 0,85$ бит/экз; $E_N = 0,15$), что было связано с активным развитием мелкоклеточных нитчатых синезеленых водорослей. Индекс Шеннона относительно биомассы в этот период был существенно выше ($H_B = 2,79$ бит/г; $E_B = 0,51$), так как в состав доминирующего комплекса по биомассе, кроме синезеленых водорослей, входили еще и более крупноклеточные криптофитовые. В период открытой воды индекс Шеннона варьировал в диапазоне 2,71-4,32 бит/экз. по численности и 2,88-4,94 бит/г по биомассе. Выравниваемость изменялась в пределах 0,43-0,71 по численности и 0,43-0,81 по биомассе. Как и в предыдущие периоды исследования, наибольшее видовое разнообразие и выравниваемость сообществ отмечалась в мае. В июне, в связи с активной вегетацией *Microcystis pulverea*, различия в кривых динамики видовой разнообразия и выравниваемости по численности и биомассе были максимальны. В период интенсивного «цветения» воды показатели этих индексов были минимальны.

Доминирующие виды водорослей

Состав и динамика популяций доминирующих видов водорослей определяют динамику показателей количественного развития фитопланктона в целом и указывает на экологическую ситуацию в водоеме (Трифенова, 1990).

Доминирование того или иного вида водорослей определяется сочетанием целого ряда абиотических и биотических факторов среды, сочетание ко-

торых предсказать практически невозможно. В то же время, при определённых условиях наибольшая вероятность доминирования отдельной группы видов вполне определена (Одум, 1975; Романенко, 2004).

Как показывают многочисленные исследования, видовой состав фитопланктона прежде всего связан с уровнем органического загрязнения водоёма. Так, в водоёмах с низким уровнем трофности в фитопланктоне среди массовых видов преобладают золотистые, десмидиевые, динофитовые и центрические диатомовые водоросли. По мере поступления в водоём органических веществ увеличивается роль зелёных (хлорококковых), диатомовых, динофитовых и эвгленовых водорослей. В эвтрофных и гипертрофных водоёмах доминируют, как правило, синезелёные и динофитовые водоросли (Трифенова, 1990; Корнева, 2009). В целом, с ростом степени эвтрофирования водоёма среди массовых видов водорослей возрастает роль убиквистов-космополитов, способных к миксотрофному типу питания (Трифенова, 1990).

Состав доминирующего комплекса водорослей в оз. Б. Васильевское в различные периоды исследования представлены в табл. 4.4. В весенний период по биомассе преобладали центрические диатомовые и динофитовые водоросли. Именно с их развитием был связан всплеск общей биомассы фитопланктона в мае 1991-92 г. В 2001 г. и 2013-14 гг. майский пик не регистрировался, что, вероятно, было связано с более поздними сроками отборами проб.

В июне мелкоклеточная водоросль *Microcystis pulverea*, являясь жестким доминантом по численности, не оказывала существенного влияния на показатели биомассы. От июня к сентябрю усиливалась степень доминирования синезелёных водорослей, в первую очередь, *Microcystis aeruginosa*. Ему сопутствовали в 1991-92 гг. *Microcystis wesenbergii*, *Aphanozomenon flos-aquae*, *Ceratium hirundinella*; в 2001 г. – *Microcystis wesenbergii*; в 2013-14 гг. – *Microcystis wesenbergii*, *Anabaenopsis elenkinii*.

Осенью степень доминирования этого вида снижалась, комплекс доминирующих видов становится более разнообразным. Преобладающими по биомассе формами постепенно становились динофитовые, криптофитовые и диатомовые водоросли. Общий уровень доминирования снижался. В 1991-92 гг. в осенний период в состав доминирующего комплекса входили *Scenedesmus quadricauda* (из отдела зелёных водорослей), диатомовая *Stephanodiscus hantzschii* (представитель отдела диатомовых), *Ceratium*

hirundinella (отдел динофитовые) и *Cryptomonas ovata* (отдел криптофитовые).

В 2001 г. и 2013-14 гг. осенний комплекс доминант по биомассе, помимо указанных видов цианобактерий, включал в себя зеленую водоросль *Scenedesmus quadricauda* и диатомовые водоросли класса Centriceae. Отметим, что состав доминирующих комплексов водорослей на начальном и конечном этапах исследования существенно различались (табл. 4.5).

Несмотря на то, что в 2013-2014 гг. в оз. Б. Васильевское первыми доминантами по-прежнему остались виды р. *Microcystis*, которые относятся к функциональной группе М по классификации (Reynolds et al., 2002), в составе комплекса субдоминант произошли существенные изменения: нитчатые безгетероцистные формы синезеленых водорослей группы S₁ усилили свое присутствие за счет уменьшения доли нитчатых гетероцистных азотфиксаторов группы Н₁, что может быть связано с изменением соотношения азота и фосфора в водоеме. Кроме того, в озере изменилось соотношения не только доминирующих, но и минорных функциональных групп (Приложение IV). Однако в целом, функциональная структура фитопланктона остается довольно стабильной в течение всех лет наблюдений.

Таблица 4.4. Состав доминирующего комплекса водорослей в оз. Б. Васильевское в различные периоды

Дата		Численность	%	Биомасса	%
1991-1992	5/V-6/V	<i>Leptolyngbya fragilis</i>	15	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	26
		<i>Planktolyngbya limnetica</i>	12	<i>Melosira varians</i>	20
		<i>Microcystis aeruginosa</i>	10	<i>Peridiniopsis quadridens</i>	12
		<i>Monoraphidium contortum</i>	10		
	14/VI-16/VI	<i>Microcystis pulverea</i>	61	<i>Microcystis aeruginosa</i>	10
	23/VI-26/VI	<i>Microcystis pulverea</i>	40	<i>Cyclotella radiosa</i>	14
<i>M. aeruginosa</i>		18	<i>Cosmarium abbreviatum</i>	14	
		<i>Microcystis aeruginosa</i>		<i>Microcystis aeruginosa</i>	13
	9/VII-11/VII	<i>Microcystis aeruginosa</i>	39	<i>Microcystis aeruginosa</i>	22
		<i>M. pulverea</i>	21		
Дата		Численность	%	Биомасса	%
1991-1992	19/VII-21/VII	<i>Microcystis aeruginosa</i>	45	<i>Microcystis aeruginosa</i>	20
		<i>Planktolyngbya limnetica</i>	10		
	<i>Microcystis pulverea</i>	10			
	29/VII-	<i>Microcystis aeruginosa</i>	42	<i>Microcystis aeruginosa</i>	29

	30/VII	<i>M. wesenbergii</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i>	10 10	<i>Aphanozomenon flos-aquae</i>	10
	4/VIII- 8/VIII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i>	52 10 10	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i> <i>Microcystis wesenbergii</i>	36 12 10
	23/VIII- 25/VIII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i>	54 12 10	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Ceratium hirundinella</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i> <i>Microcystis wesenbergii</i>	38 12 11 10
	4/IX- 7/IX	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i>	56 13 10	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Aphanozomenon flos-aquae</i> <i>Ceratium hirundinella</i>	33 11 10
	16/IX- 18/IX	<i>Microcystis aeruginosa</i>	56	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Ceratium hirundinella</i>	33 11
	7/X	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Scenedesmus quadricauda</i> <i>Planktolyngbya limnetica</i>	36 12 11	<i>Scenedesmus quadricauda</i> <i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Ceratium hirundinella</i>	18 16 10
	27/X	<i>Planktolyngbya limnetica</i> <i>Monoraphidium contortum</i> <i>Leptolyngbya foveolarum</i> <i>Limnotrix redekei</i>	18 17 15 11	<i>Ceratium hirundinella</i> <i>Cryptomonas ovata</i> <i>Stephanodiscus hantzschii</i>	14 13 10
2001	15/V	<i>Planktolyngbya limnetica</i> <i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Monoraphidium contortum</i>	23 18 10	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	10
	11/VI	<i>Microcystis pulverea</i> <i>Microcystis aeruginosa</i>	48 16	<i>Microcystis aeruginosa</i>	15
	26/VI	<i>Microcystis pulverea</i> <i>Microcystis aeruginosa</i>	49 16	<i>Microcystis aeruginosa.</i>	17
	11/VII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Microcystis pulverea</i> <i>Phormidium molle</i> <i>Planktolyngbya limnetica</i>	31 15 15 11	<i>Microcystis aeruginosa.</i> <i>M. wesenbergii</i>	24 10
	20/VII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>Phormidium molle</i> <i>Planktolyngbya limnetica</i>	41 17 10	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	30 12
	8/VIII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	56 11	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	34 23

Дата		Численность	%	Биомасса	%
2001	25/VIII	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	58 12	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	35 22
	7/IX	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	58 11	<i>Microcystis aeruginosa</i> <i>M. wesenbergii</i>	35 23
	18/IX	<i>Microcystis aeruginosa</i>	55	<i>Microcystis aeruginosa</i>	33

		<i>M. wesenbergii</i>	12	<i>M. wesenbergii</i>	24
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	10	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	10
	24/X	<i>Microcystis aeruginosa</i>	37	<i>Microcystis aeruginosa</i>	29
		<i>Planktolyngbya limnetica</i>	26	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	10
		<i>Scenedesmus quadricauda</i>	10	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	10
		<i>Leptolyngbya foveolarum</i>	10		
2013-2014	19/II	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	92	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	38
				<i>Cryptomonas ovata</i>	19
	19/V	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	30	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	14
		<i>Microcystis aeruginosa</i>	11	<i>Sphaerodinium cinctum</i>	13
	18/VI-20/VI	<i>Microcystis pulverea</i>	40	<i>Microcystis aeruginosa</i>	20
		<i>Phormidium molle</i>	18	<i>Phormidium molle f. tenue</i>	10
		<i>Microcystis aeruginosa</i>	17		
		<i>Merismopedia tenuissima</i>	10		
	22/VII-23/VII	<i>Microcystis aeruginosa</i>	28	<i>Microcystis aeruginosa</i>	26
		<i>Planktolyngbya limnetica</i>	15	<i>M. wesenbergii</i>	25
	<i>Phormidium molle</i>	14	<i>Anabaenopsis elenkinii</i>	10	
4/IX-8/IX	<i>Microcystis aeruginosa</i>	55	<i>Microcystis aeruginosa</i>	35	
	<i>M. wesenbergii</i>	14	<i>M. wesenbergii</i>	29	
14/X-16/X	<i>Microcystis aeruginosa</i>	44	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	27	
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	14	<i>Microcystis aeruginosa</i>	22	
	<i>M. wesenbergii</i>	12	<i>M. wesenbergii</i>	20	
12/XI	<i>Microcystis aeruginosa</i>	22	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	27	
	<i>Scenedesmus quadricauda</i>	17	<i>Cyclotella radiosa</i>	10	
	<i>Planktolyngbya limnetica</i>	15			

Таблица 4.5. Степень сходства видового состава водорослей, доминирующих по численности и биомассе фитопланктона в 1991-2014 гг.

Год	Численность			Биомасса		
	1991-92 гг.	2001 г.	2013-14 гг.	1991-92 гг.	2001 г.	2013-14 гг.
1991-92 гг.	100	71	58	100	53	52
2001 г.	71	100	85	53	100	62
2013-14 гг.	58	85	100	50	62	100

Таким образом, видовое богатство фитопланктона оз. Б. Васильевское было и остается стабильно высоким для малого урбанизированного водоема Средней полосы России. Показатели количественного развития водорослей с течением времени увеличиваются. По мере роста трофии вод уровень видового разнообразия и выравненности фитопланктона, напротив, снижается. При этом отмечается возрастание доли синезеленых водорослей S₁-типа в формировании общей численности и биомассы фитопланктона по мере уве-

личения концентрации азота, особенного его аммонийной формы, и изменения соотношения азота и фосфора.

Влияние «альголизации» на состояние фитопланктона озера

Поскольку оз. Б. Васильевское является гипертрофным на протяжении как минимум последних 30 лет, то проблема цианобактериального «цветения» очень остра. Судя по нашим данным, численность и биомасса фитопланктона в оз. Б. Васильевское остаются стабильно высокими независимо от сезона года, и во втором десятилетии 21 века интенсивность развития фитопланктона увеличилась в 1,5-2 раза по сравнению с 90-ми годами 20 века. Поэтому вполне понятно желание администрации г. Тольятти и с. Васильевка предпринять кардинальные шаги по улучшению состояния озера и предотвращению, или хотя бы уменьшению, цветения воды в озере. Однако эта очень серьезная проблема не может быть решена «кавалерийским наскоком» и требует не только серьезного научного подхода, но и проведения достаточно длительных предварительных исследований для выбора наиболее эффективного метода оздоровления водоема. Более подробно проблемы цветения малых водоемов и методы борьбы с ним рассмотрены в Главе 9.

Одним из возможных методов биорекультивации водоемов является разработанная Н.И. Богдановым (2008) «альголизация», т.е. интродукция в водоем «уникального» штамма хлореллы, названного автором *Chlorella vulgaris* ИФР С-111 и его субклона, *C. vulgaris* VIN, которые, как предполагается, способны конкурировать с цианобактериями за биогенные элементы и замещать их в планктонном сообществе. Одним из свойств, обеспечивающих «уникальность» данного штамма является его планктонный образ жизни, что должно способствовать его конкурентному преимуществу при интродукции. Данный штамм был первоначально выделен из олиготрофного Нурекского водохранилища (СССР, сейчас Таджикистан), и был в какой-то период депонирован в коллекции ИФР РАН как *Chlorella vulgaris* IPPAS С-111. Позже один из его субклонов был депонирован в коллекции культур ССАР как *Parachlorella nurekis* 1904 KIEG. Вскоре последний был запатентован как новый штамм, с указанием на его большую продуктивность, которая, возможно, была связана только с различиями среды культивирования. В дальнейшем, данный штамм был выделен в новый род сем. Chlorellaceae, *Planktochlorella* gen. nov. как *Planktochlorella nurekis* Škaloud et Němcová 2014 (Škaloud et al., 2014). Эти таксономические перестановки, однако, не должны вводить в заблуждение; все перечисленные названия штаммов и видовые

имена, судя по описаниям, относятся к одному и тому же виду. Видимо, в настоящее время корректным названием данного вида следует считать *Planktochlorella nurekis* Škaloud et al 2014. Кроме того, планктонный образ жизни *Planktochlorella* отнюдь не уникален, т.к. в родах *Chlorella* и *Parachlorella* также известны эупланктонные штаммы.

Весной 2013 г. на оз. Б. Васильевское сотрудники ООО НПО «Альгобиотехнология» интродуцировали штамм *Planktochlorella nurekis* Škaloud et al 2014 в объеме, рассчитанном в соответствии с размерами рекультивируемого водоема. Таким образом, мы получили возможность оценить реальную эффективность данного метода для прекращения «цветения» цианобактерий и оздоровления малого водоема. Поскольку морфологически штаммы родов *Chlorella*, *Planktochlorella* и *Parachlorella* мало различимы, в дальнейшем мы будем использовать для всех них обозначение *Chlorella s.l.*

Таблица 4.6. Вклад в общую численность фитопланктона цианобактерий, *Chlorella s.l.* и прочих эукариотических водорослей, в Васильевских озерах в различные годы

Озеро	Год	Численность, % от общей		
		Суанобacteria	<i>Chlorella s.l.</i>	прочий эукариотический фитопланктон
Б. Васильевское	1991	90,5	0,007	9,5
	1992	89,9	0,008	10,1
	2001	89,2	0,014	10,8
	2013 ¹	92,9	0,012	7,0
	2014	91,9	0,002	8,1
	2015	91,3	0,003	8,7
Прудовиков	1991	90,5	0,007	9,5
	2001	95,2	0,008	4,8
	2014	95,8	0,105	4,1
Восьмерка	1991	71,3	0,000	28,7
	2001	81,3	0,000	18,7
	2014	83,8	0,175	16,0

¹ – начало «альголизации» оз. Б. Васильевское

Озеро Б. Васильевское стабильно является гипертрофным с очень высоким уровнем развития фитопланктона (рис. 4.1, рис. 4.8 (цветная вкладка на стр. 47)). В составе фитопланктона по численности преобладают цианобактерии (рис. 4.2, 4.3), а *Chlorella s.l.* либо не регистрируется в озере, либо является минорным видом (табл. 4.6). Аналогичный вклад она вносит (табл. 4.6) и

в двух других гипертрофных озерах системы – оз. Прудовиков с аналогичным химическим составом воды и в оз. Восьмерка, с другим типом минерализации воды (Горбунов и др., 2014б; Горбунов и др., 2017).

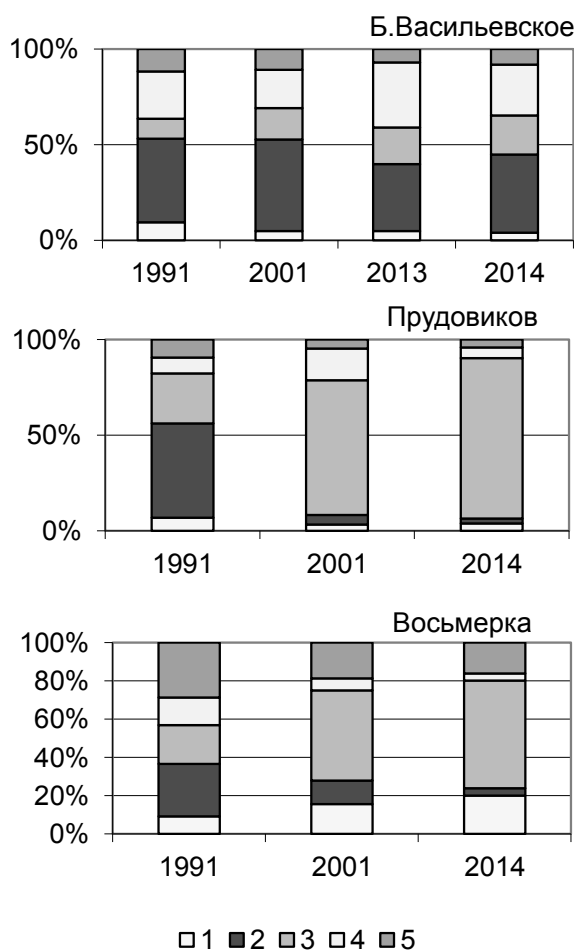


Рисунок 4.9. Доли некоторых функциональных групп в численности фитопланктона некоторых Васильевских озер в разные годы. 1 – Н1 (нитчатые гетероцистные азотфиксирующие виды), 2 – М (колониальные хроококковые виды с газовыми вакуолями), 3 – S1 (эупланктонные неазотфиксирующие нитчатые виды), 4 – прочие цианобактерии, 5 – эукариоты.

Можно было предположить, что, не вызвав в краткосрочной перспективе снижения численности фитопланктона и цианобактерий, «альголизация» привела к изменению соотношения функциональных групп (Reynolds et al., 2002), снизив вклад эупланктонных видов цианобактерий, вызывающих «цветение» водоемов (группы **Н₁**, **М** и **S₁**). Как показали данные наших наблюдений, это предположение также оказалось несостоятельным (рис. 4.9).

В 2014 г., по сравнению с 2013 г., в оз. Б. Васильевское зарегистрировано небольшое снижение среднесезонной численности фитопланктона, которое, учитывая значительные сезонные и пространственные колебания, является статистически не достоверным. Кроме того, следует отметить, что в других озерах системы, оз. Прудовиков и Восьмерка, также выявлено аналогичное незначительное уменьшение численности фитопланктона (Кривина, Тарасова 2015, 2017, 2019; Кривина, 2019). Скорее всего, эти изменения во всех исследованных озерах системы вызваны различиями в климатических условиях в 2013 и 2014 гг. и представляют собой естественные межгодовые вариации. К 2016 г. в оз. Б. Васильевское общая численность фитопланктона и вклад цианобактерий в нее вновь увеличились (табл. 4.6.). Следовательно, небольшое уменьшение численности фитопланктона в оз. Б. Васильевское в 2014 г. никак нельзя отнести на счет воздействия альголизации.

Тенденция к снижению доли видов группы **М** с 1991 г. к настоящему времени наблюдается во всех озерах системы, хотя в Б. Васильевском она наименее выражена. Доля видов группы **S₁** увеличилась к 2001 г. в 2-2,5 раза во всех озерах и дальнейшего увеличения не наблюдается. В оз. Б. Васильевское, в отличие от других озер системы, снижение вклада колониальных видов группы **М** (*Microcystis s.str.*), наметившееся в 21 веке, наименее выражено. Различия структуры фитопланктона в 2013 и 2014 гг. в оз. Б. Васильевское не достоверны, не выходят за рамки обычных межгодовых изменений, а их характер и направление хорошо согласуются с характером и направлением изменений в других озерах системы, не подвергавшихся обработке хлореллой. Это свидетельствует, что альголизация никаким образом не повлияла ни на соотношение видов цианобактерий, ни на их суммарный вклад в численность фитопланктона.

Также в оз. Б. Васильевское не обнаружено и роста численности хлореллы в планктоне; ее средняя численность составляла в 2001 г. – около 20 тыс. кл/л, в 2013 г. 37 тыс. кл/л, а в 2014 – 5 тыс. кл/л. Для сравнения, в озерах системы, не подвергавшихся альголизации и не имеющих непосредственной связи с оз. Б. Васильевское, численность хлореллы в 2013/2014 гг. была около 100-150 тыс. кл/л. Следовательно, ни о каком преимущественном развитии интродуцированного штамма в озере не может быть и речи.

Таким образом, эффект от альголизации в озере отсутствует, по крайней мере, в краткосрочной перспективе.



Глава 5. Бактерии

5.1. Бактериопланктон

Бактерии представляют собой существенный компонент водных экосистем и выполняют в них разнообразные функции: участвуют в процессах продуцирования и трансформации органического вещества; являются важным пищевым ресурсом для простейших (в том числе, инфузорий и гетеротрофных нанофлагеллят) и микрозоопланктона; способствуют самоочищению водоемов за счет микробиологического разложения ксенобиотиков и других загрязняющих веществ и пр. (Raven, 1998; Sherr, Sherr, 2002; Cotner, Biddanda, 2002). Поскольку озеро является гипертрофным на протяжении по крайней мере последних 30 лет, то роль бактерий (как в планктоне, так и в бентосе) для функционирования его экосистемы особенно велика.

Численность и биомасса бактериопланктона в оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг. были стабильно высокими, наиболее низкий уровень развития бактерий наблюдался в подледный период 2014 г. (табл. 5.1). Эти показатели сильно варьировали в течение года; коэффициент вариации изменялся от 24% до 55% для численности и от 24% до 64% для биомассы бактериопланктона. В среднем за 2013-2015 гг. он составил 49% и 50% для численности и биомассы бактерий, соответственно. Несмотря на то, что пробы отбирали на станциях с различающимися условиями (см. Глава 3), достоверных различий между количественными показателями развития бактериопланктона на разных станциях не выявлено.

Абсолютный максимум в развитии бактериопланктона и по численности, и по биомассе был зарегистрирован в сентябре 2014 г. на ст. 2 ($25,26 \times 10^9$ кл/л и 3,10 мг/л), минимальная численность ($1,82 \times 10^9$ кл/л) наблюдалась в марте 2014 г. на ст. 1, а биомасса (0,59 мг/л) – в октябре 2013 г. на ст. 2. Внутригодовые диапазоны изменения численности и биомассы перекрывались (табл. 5.1). Максимальные уровни развития бактериопланктона все три

года регистрировались, начиная со второй половины июля и до середины сентября (рис. 5.1). Наименьшая численность бактериопланктона была выявлена в марте 2013 г., непосредственно перед вскрытием озера ото льда. Характер сезонной динамики численности и биомассы бактериопланктона на разных станциях был довольно сходен, несмотря на некоторые, в основном незначительные, различия в абсолютных величинах численности и биомассы (рис. 5.1, 5.2).

Таблица 5.1. Общие показатели развития бактериопланктона в 2013-2015 гг.

Год	2013	2014	2014	2015	2013-2015
Месяц	Июн-окт	Фев-мар	Апр-ноя	Май-сен	
Число проб	12	6	18	6	42
Численность, 10^9 кл/л	<u>11,08</u> ¹ 4,51-19,01	<u>4,50</u> 1,82-7,69	<u>12,78</u> 6,67-25,26	<u>16,77</u> 11,67-21,28	$11,63 \pm 5,67$ ²
Биомасса, мг/л	<u>1,13</u> 0,59-1,77	<u>0,59</u> 0,25-1,08	<u>1,75</u> 0,91-3,10	<u>1,98</u> 1,31-2,55	$1,44 \pm 0,72$

¹ – над чертой – средняя величина за период, под чертой – пределы изменения показателя;

² – средняя величина \pm стандартное отклонение.

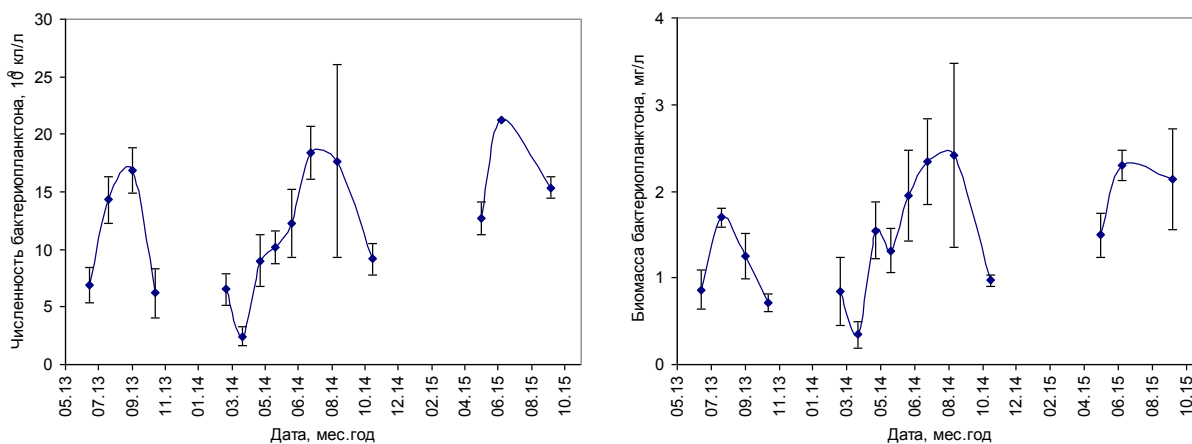


Рисунок 5.1. Сезонная динамика численности и биомассы бактериопланктона в оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг.

Средняя численность бактериопланктона в периоды открытой воды в озере несколько увеличивалась от июня 2013 г. к октябрю 2015 г., также возрастало количество проб с более высокой численностью и биомассой (табл. 5.1, рис. 5.1, 5.2). Несмотря на большой разброс данных и различную периодичность отбора проб в разные годы, тенденция к росту численности бактериопланктона в озере статистически достоверна ($r = +0,3586$ при $p < 0,02$).

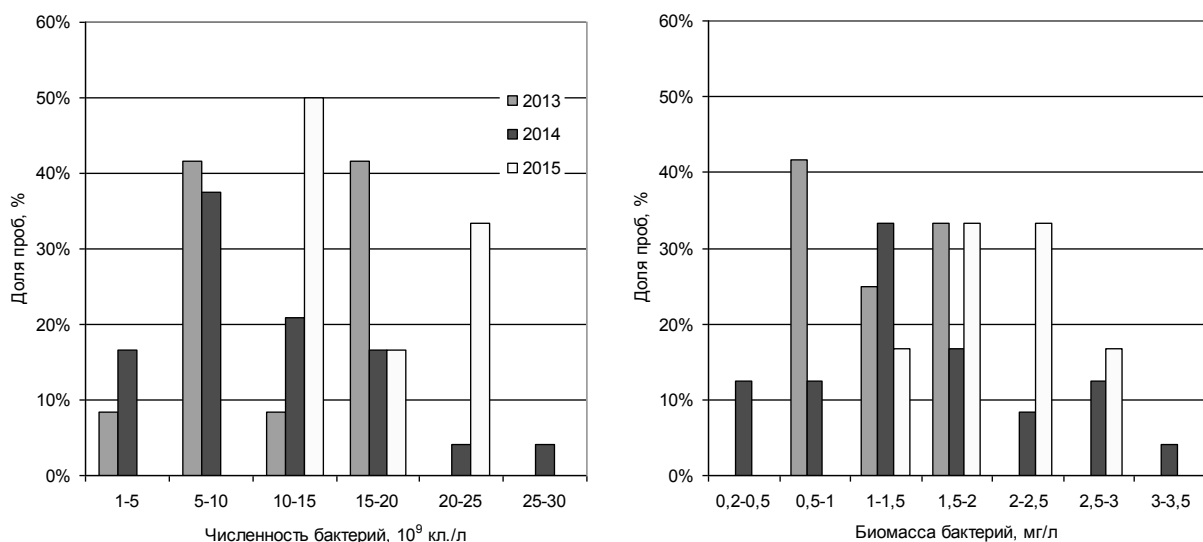


Рисунок 5.2. Распределение проб бактериопланктона по градациям численности и биомассы в различные годы.

В составе бактериопланктона в течение всего периода наблюдений преобладали одиночные свободно плавающие клетки овоидной (в среднем 32-48% ОЧБ) и палочковидной (в среднем 30-40% ОЧБ) формы. Линейные размеры клеток изменялись от 0,2 мкм до 59,2 мкм, однако около 84% общей численности формировали клетки длиной 0,5-2,0 мкм.

Бактериальные клетки различного объема имеют различную пищевую ценность и в различной степени подвержены выеданию организмами микрозоопланктона, следовательно, анализ размерной структуры бактериопланктона позволяет оценить его роль и степень его участия в пищевых сетях. На рис. 5.3 представлена размерная структура бактериопланктона и характер ее изменений в различные периоды 2013-2015 гг.

В целом, в период наблюдений в составе бактериопланктона по численности преобладали клетки объемом 0,025-0,2 мкм³, с наиболее выраженным доминированием клеток объемом 0,05-0,1 мкм³ на протяжении большей части периода. Соотношение клеток различного объема несколько менялось в зависимости от сезона: наиболее значительно от средней структуры отличались позднесенние пробы 2014 г. и весенние пробы 2015 г. (рис. 5.3).

Кроме одиночных свободноплавающих клеток, в планктоне озера присутствовали и бактериальные агрегаты. Агрегированный бактериопланктон был представлен преимущественно в виде ассоциаций с колониальными (*Microcystis* spp.) и нитчатыми цианобактериями; а также в виде микро- и макроколоний и многоклеточных нитей. Колониальные виды гетеротрофных бактерий *Lamproedia hyalina* (Ehrenberg 1832) Schroeter 1886 emend. Li et al.

2015 и *Planctomyces bekefii* Gimesi 1924, характерные для водоемов с высоким содержанием органических веществ и интенсивным развитием фитопланктона (Krieg et al., 2010; Garrity et al., 2005), постоянно регистрировались в планктоне в периоды открытой воды. В различных количествах (до $0,25 \times 10^9$ кл/л) они присутствовали по всей акватории, хотя максимальное содержание *Planctomyces bekefii* было выявлено в глубоководной части озера.

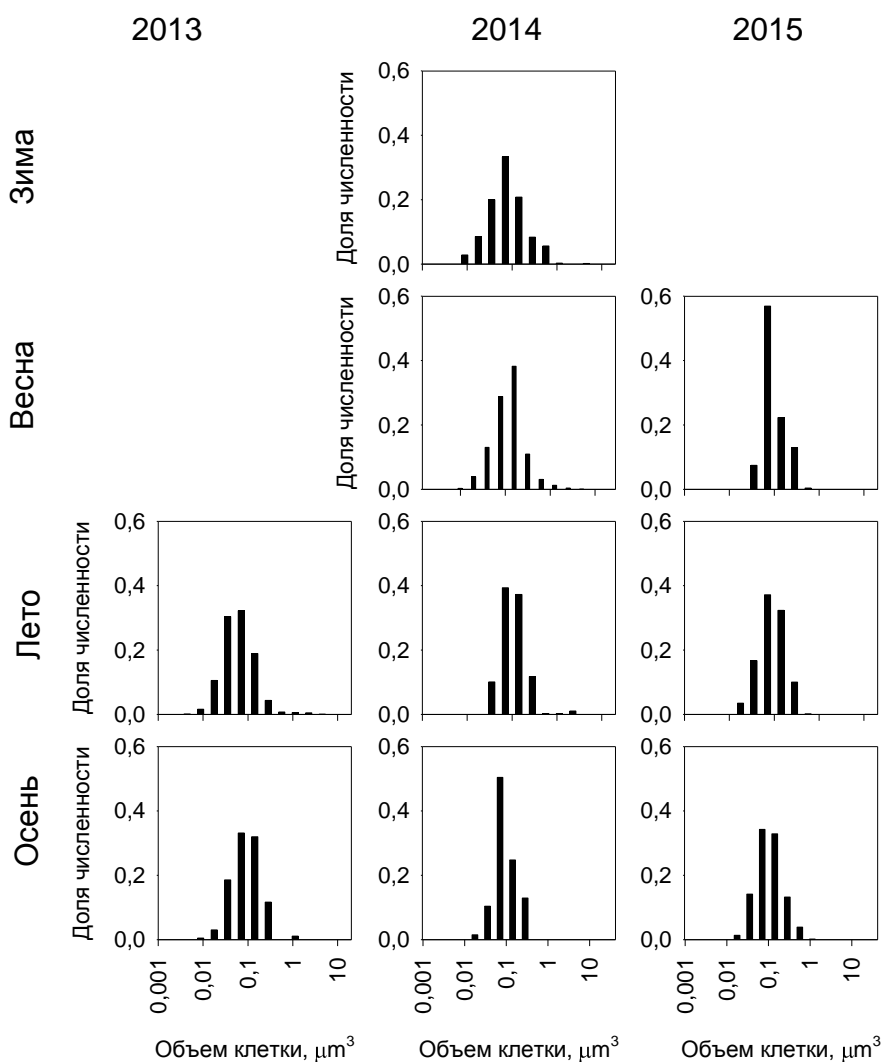


Рисунок 5.3. Размерная структура бактериопланктона.

В целом, в период открытой воды численность агрегированного бактериопланктона могла достигать $4,5-5,0 \times 10^9$ кл/л, тогда как в подледный период она была низкой (в среднем для всех станций, $0,07 \times 10^9$ кл/л). В период открытой воды вклад агрегированного бактериопланктона в общую численность составлял 3-50%, а в подледный период – не превышал 2,5%.

В табл. 5.2 представлены результаты корреляционного анализа, включая коэффициенты корреляции и регрессионные уравнения, описывающие зави-

симось численности бактерий от показателей трофности по индексам Карлсона. В целом, численность бактериопланктона достоверно возрастает при увеличении трофности (табл. 5.2). Оказалось, что для гипертрофного оз. Б. Васильевское зависимости, полученные при анализе менее продуктивных озер (например, Adamovich et al., 2019), не работают. Сравнительный анализ собственных и литературных данных показал, что уравнения регрессии, рассчитанные на массиве данных Нарочанских озер (Adamovich et al., 2019), корректно описывают изменения общей численности бактерий в диапазоне от олиго-мезотрофного до эвтрофного (30-50 TSI), а рассчитанные на массиве данных Васильевских озер (преимущественно, Б. Васильевского озера) – в диапазоне от эвтрофного до гиперэвтрофного (50-100 TSI) уровня продуктивности.

Таблица 5.2. Зависимости общей численности (N) бактериопланктона от показателей трофности (по индексам трофического состояния (TSI) Карлсона) в оз. Б. Васильевское в 2013-2015 гг.

TSI ¹	n ²	r ³	Уравнение регрессии ⁴
TSI _(S)	36	+ 0,3502	$N^5 = 0,2386 \times TSI_{(S)} - 5,8486$
TSI _(C)	39	+ 0,5394	$N = 0,3492 \times TSI_{(C)} - 14,485$
TSI _(P)	41	+ 0,5194	$N = 0,273 \times TSI_{(P)} - 10,096$

¹ – трофические индексы Карлсона (TSI) по величине прозрачности (TSI_(S)), концентрации хлорофилла *a* (TSI_(C)) и общего фосфора (TSI_(P));

² – число проб;

³ – коэффициент корреляции;

⁴ – в таблице приведены коэффициенты корреляции, достоверные при $p < 0,05$;

⁵ – общая численность бактериопланктона

Был проведен сравнительный анализ изменений общей численности бактериопланктона оз. Б. Васильевское в конце XX века (1991-1992 гг.) и в настоящее время. При этом необходимо принять во внимание, что в работе А.В. Иватина (2012) приведены данные о развитии бактерий только за три месяца (июнь и октябрь 1991 г. и май 1992 г.), а их численность определяли по методу Разумова (Иватин, 2012) после окраски карболовым эритрозином. Тем не менее, оказалось, что средняя численность бактериопланктона в озере за 1991-1992 гг. составляла $9,4 \pm 3,6 \times 10^9$ кл/л, что сопоставимо с нашими данными за 2013-2015 гг. Таким образом, можно предположить, что на протяжении последних 30 лет уровень развития бактериопланктона стабильно остается довольно высоким, в полном соответствии с гипертрофным уровнем продуктивности озера.

5.2. Бактериобентос

Бактериобентос – бактериальное население донных отложений водных объектов, редуцирующее звено водной экосистемы. Основная функция бактериобентоса – осуществление основных биохимических процессов распада органических соединений, позволяющее осуществлять возврат минеральных элементов в круговорот веществ (Кузнецов, 1970, Дзюбан, 2010).

Впервые микробиологические исследования донных отложений Васильевских озер проводились А.В. Иватиным (2012) в 1991-1992 гг. в рамках программы комплексной экспедиции ИЭВБ РАН. Автором было установлено, что за время исследования общая численность бактерий в илах изменялась от $2,3 \times 10^9$ до $15,6 \times 10^9$ кл/г сухого грунта, биомассы – от 0,7 мг/г до 6,8 мг/г (Иватин, 2012). В 2013-2014 гг. нами были продолжены микробиологические исследования донных отложений оз. Б. Васильевское. Общая численность бактерий в донных отложениях оз. Б. Васильевского изменялась с июня 2013 г. по ноябрь 2014 г. от $1,3 \times 10^9$ до $10,5 \times 10^9$ кл/мл влажного грунта, биомассы – от 58 мкг/г до 1381 мкг/г влажного грунта. Среднегодовые значения за 2013-2014 гг. численности донных бактерий составили $4,61 \pm 0,82 \times 10^9$ кл/мл, биомассы – 426 ± 117 мкг/г (табл. 5.3).

Сравнительный анализ изменения численности и биомассы бактериобентоса за 23-х летний период существования оз. Б. Васильевское достоверно провести затруднительно, потому применялись разные методы окрашивания микроорганизмов и пробоподготовки грунтов. Тем не менее, по имеющимся данным можно заключить, что результаты, полученные нами и А.В. Иватиным (2012) вполне сопоставимы с учетом некоторого увеличения численности бактериобентоса за прошедший период.

Таблица 5.3. Численность и биомасса бактериобентоса в оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

Показатели бактериобентоса	2013 г Июнь-октябрь	2014 г. Февраль	2014 г. Апрель-ноябрь	2013-2014 гг.
Численность, 10^9 кл/мл сырого грунта	$\frac{3,66^1}{2,30-6,00}$	$\frac{2,04}{1,67-2,32}$	$\frac{5,63}{1,32-10,58}$	$4,61 \pm 0,82^2$
Биомасса, мкг/г	$\frac{216}{85-435}$	$\frac{177}{158-213}$	$\frac{597}{58-1381}$	426 ± 117

¹ – в числителе среднее значение, в знаменателе – минимальные и максимальные значения;

² – среднее значение \pm доверительный интервал.

В течение двухлетних исследований выявлено увеличение численности и биомассы бактерий в донных отложениях в 2014 г., по сравнению с 2013 г. (табл. 5.3). В подледный период (по данным февральской пробы) количественные показатели снижаются, но остаются на достаточно высоком уровне.

Для мелководных ст. 1 и 2 характерны близкие значения количественных показателей бактериобентоса. По среднестатистическим данным (средняя \pm доверительный интервал), численность бактериобентоса на ст. 1 составила $3,89 \pm 1,06 \times 10^9$ кл/мл, на ст. 2 – $4,29 \pm 1,39 \times 10^9$ кл/мл, биомассы – 354 ± 181 мкг/г и 390 ± 179 мкг/г, соответственно. Глубоководный участок отличается более массовым развитием бактериального населения. Численность бактерий на ст. 3 составила $5,6 \pm 1,65 \times 10^9$ кл/мл, биомассы – 537 ± 244 мкг/г.

Сезонные изменения численности и биомассы бактериобентоса на разных участках оз. Б. Васильевское характеризовались чередованием подъемов и спадов. В сезонной динамике численности бактериобентоса глубоководного участка выделяется три пика: летний в июне и два осенних – в сентябре и ноябре, в динамике биомассы бактерий ярко выражены два сезонных максимума – в июне и в ноябре (рис. 5.4). При этом максимального уровня развития численности и биомассы бактериобентос достигает в ноябре. На двух мелководных ст. 1 и 2 сезонная динамика численности и биомассы бактерий имела сходный характер и отличалась от глубоководного сообщества образованием двух пиков: летнего максимального в июне и небольшого осеннего – в сентябре (рис. 5.4).

В марте-апреле происходило повышение численности и биомассы бактериобентоса, которое может быть связано с процессами первичного продуцирования в воде и весенним развитием диатомового планктона. Летний максимум сезонной динамики количественных показателей бактерий объясняется активизацией бактериобентоса в связи с повышением температуры в грунтах в июне и снижением редокс-потенциала (табл. 3.8), в результате которого развивается анаэробная микрофлора. Летние периоды снижения обилия бактерий в грунтах, возможно, связано с их выеданием эукариотами и гибелью в результате лизиса вирусами (Копылов, Косолапов, 2008). Возрастание численности и биомассы бактериобентоса в осенние месяцы обусловлено поступлением в донные отложения отмирающей водной растительности, являющейся источником фосфора, органического вещества, трансформацией структуры илов.

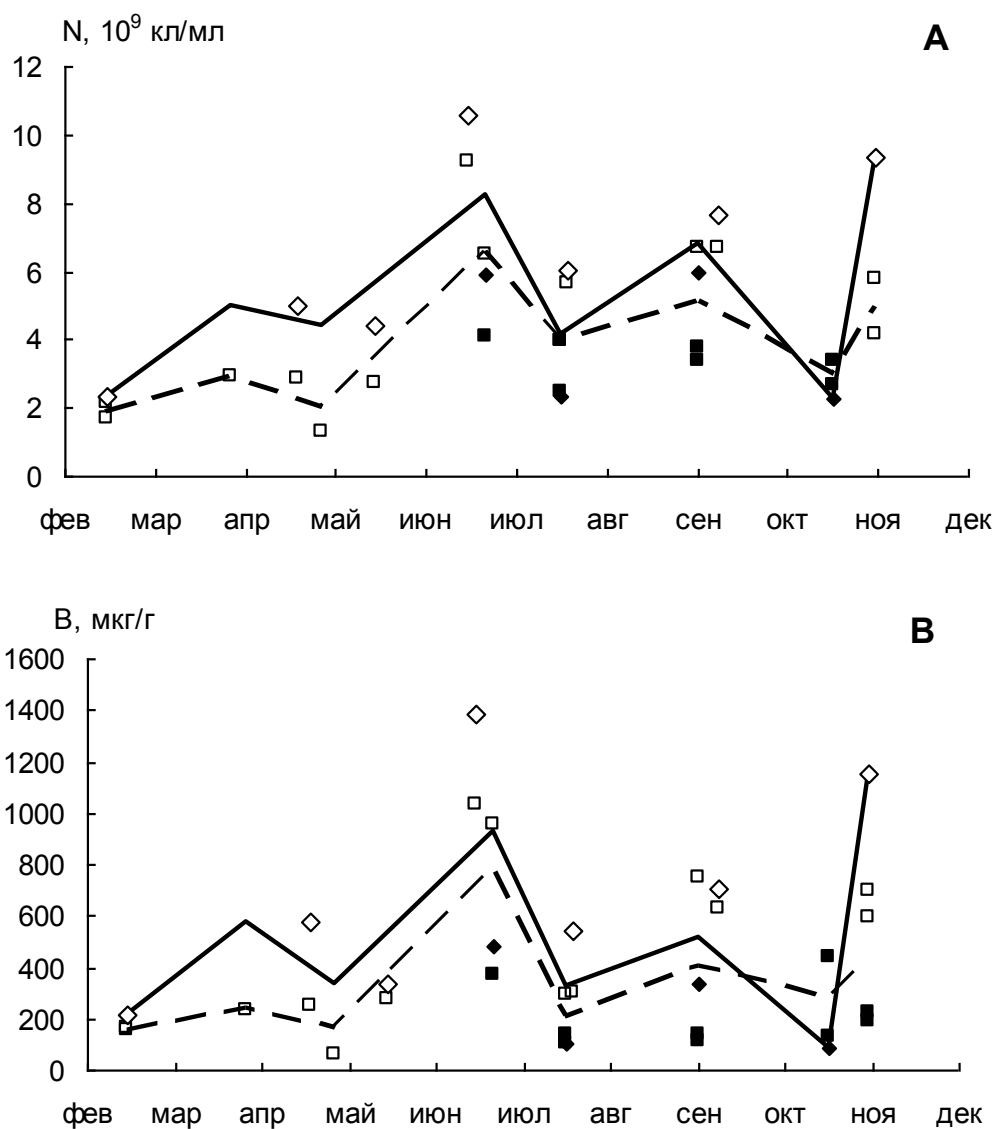


Рисунок 5.4. Сезонные изменения численности (А) и биомассы (В) бактерий в донных отложениях озера в 2013-2014 гг.: на мелководных (■ – в 2013 г., □ – в 2014 г.) и глубоководной станциях (◆ – в 2013 г., ◇ – в 2014 г.). Пунктирной линией показана среднесезонная динамика бактериобентоса на мелководных ст. 1 и 2, сплошной линией – на глубоководной ст. 3.

В результате проведенного корреляционного анализа выявлено влияние некоторых экологических факторов на развитие бактерий в донных отложениях озера. Так, были обнаружены достоверные положительные корреляционные связи ($p < 0,05$) общей численности бактериобентоса с содержанием гумусового вещества ($r = +0,74$), органического вещества, определенного по потерям при прокаливании ($r = +0,63$), минерального фосфора ($r = +0,54$) и карбонатов ($r = +0,45$). Также установлены положительные корреляции между биомассой бактерий и содержанием гумусового вещества ($r = +0,81$), ор-

ганического вещества ($r = +0,55$), минерального ($r = +0,47$) и органического ($r = +0,44$) фосфора.

Выявлены высокие положительные корреляционные связи численности и биомассы бактериобентоса с тонкодисперсными фракциями механического состава илов с размерами частиц менее 0,1-0,01 мм ($r = +0,74$). Но наибольшее влияние на численность и биомассу бактериобентоса оказывает пелитовая фракция с размерами частиц $<0,01$ мм. Так, коэффициент корреляции между процентным содержанием пелитовых частиц и численностью и биомассой бактерий составил $r = +0,81$ и $r = +0,75$, соответственно.

Объемная структура бактериобентосных сообществ исследованных мелководных и глубоководных биотопов оз. Б. Васильевское характеризуется большим сходством. В среднегодовой объемной структуре преобладали бактериальные клетки мелких и средних объемов – 0,01-0,05 мкм³, 0,05-0,1 мкм³, 0,1-0,5 мкм³ (рис. 5.5). Их доля в общей численности бактериобентоса составляла 16-63%. Клетки, объем которых был более 0,5 мкм³ (размерные классы 0,5-1,0; 1,0-2,0; 2,0-4,0 и >4 мкм³), составляли менее 1%.

Крупные бактериальные клетки объемом более 2 мкм³ и, особенно более 4 мкм³, отличались количественным сезонным непостоянством. Так, в 2013 г. и до мая 2014 г. включительно наблюдалось их отсутствие в составе бактериобентоса преимущественно на мелководных станциях в подледный, весенний и осенний периоды. В летне-осенние месяцы 2014 г. бактериальные клетки крупных объемов становятся постоянным компонентом размерной структуры бактериального донного сообщества и мелководных, и глубоководной станций.

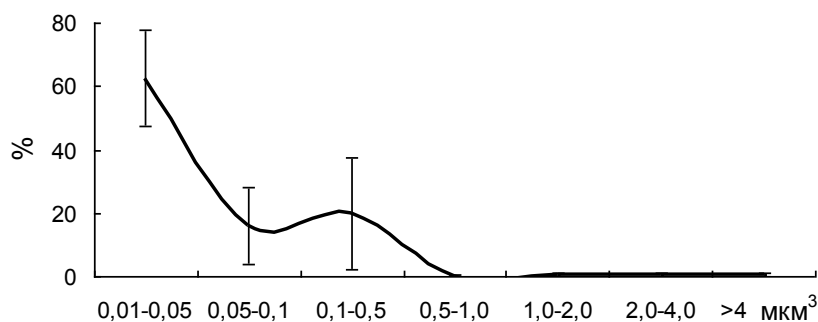


Рисунок 5.5. Доля среднегодовых объемов (объем \pm стандартное отклонение) клеток в общей численности бактерий в донных отложениях оз. Б. Васильевского в 2013-2014 гг.

Обнаружена особенность пространственного распределения крупных клеток объемного класса более 4 мкм³ – увеличение их численности с глубиной. Так, доля крупных клеток в общей численности бактерий на ст.1 составила 20%, на ст. 2 – 40%, на ст. 3 – 60%. Одной из причин проявления такой

закономерности, по-видимому, является увеличение тонкодисперсности илов с глубиной. Так, сумма алевритовых и пелитовых фракций составляла на ст. 1 – 36,4%, ст. 2 – 44,9%, на ст. 3 – 56,8%. Корреляционный анализ показал высокую связь доли клеток объемом $>4 \text{ мкм}^3$ с частицами, размер которых менее 0,1 мм ($r = +90$, $p < 0,05$).

В сезонном развитии объемной структуры бактериобентоса с февраля по сентябрь проявляется тенденция снижения доли мелких клеток объемами $0,01-0,05 \text{ мкм}^3$ и $0,05-0,1 \text{ мкм}^3$ и увеличение доли средних и крупных клеток объемом более $0,1 \text{ мкм}^3$. В летний период особенно существенно увеличивается доля бактерий среднего объема $0,1-0,5 \text{ мкм}^3$.

В морфологической структуре было исследовано пространственно-временное распределение следующих клеточных бактериальных форм: кокков, коккобацилл, палочек и нитевидных клеток. В целом, по среднестатистическим данным для озера характерно преобладание палочек – $53 \pm 0,72\%$ (средняя \pm доверительный интервал). Доля коккобацилл в общей численности бактериобентоса составила $42 \pm 3,98\%$, при этом наблюдался минимальный вклад кокков – $3 \pm 0,72\%$ и нитевидных клеток – $2 \pm 0,46\%$.

В пространственном распределении обнаружено биотопическое изменение морфологической структуры бактериального сообщества: с увеличением глубины снижается доля палочковидных клеток, при этом увеличивается доля коккобацилл и нитевидных клеток (рис. 5.6). Количество кокков на исследованных станциях остается практически неизменным и составляет 3-4% от общей численности. На мелководных биотопах (ст. 1, 2) преобладают палочки – 53-60%, доля коккобацилл составляет 36-38%, нитевидные бактерии имеют минимальные значения – 0,9-2,4%. На глубоководной станции 3 палочки и коккобациллы находятся в количественном равновесии $\sim 46\%$, доля нитевидных клеток увеличивается до 4%.

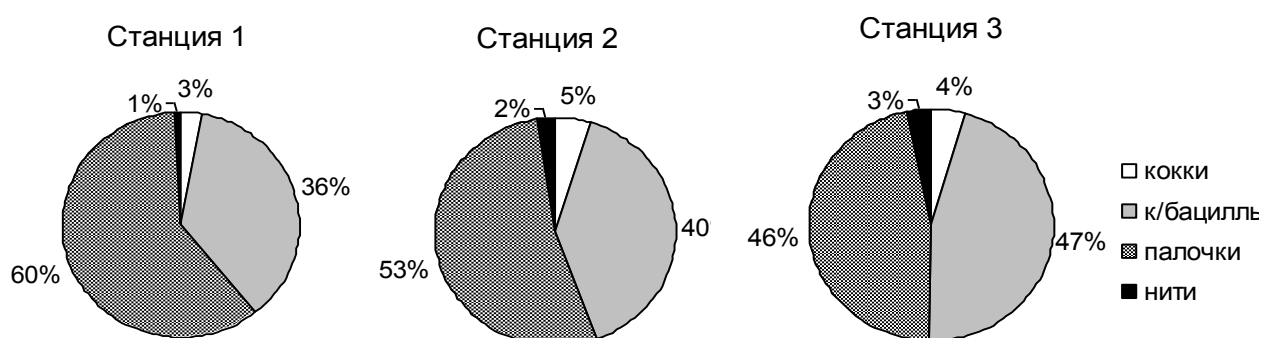


Рисунок 5.6. Морфологическая структура бактериобентоса оз. Б. Васильевское в 2014 г.

В сезонной динамике морфологической структуры с февраля по ноябрь доминировали в основном палочковидные бактериальные формы (рис. 5.7). В июле преобладающими становились коккобациллы, доминирование которых, по-видимому, связано с летним повышением температуры. Так, в июле в илах регистрировались максимальные температуры 16-21°C, по сравнению с их годовыми значениями – 4-19°C. Доля палочковидных клеток в общей численности бактерий варьировала в течение года от 38% до 69%, коккобацилл – от 29% до 53%, кокков и нитевидных клеток – от 1% до 6%. В годовой динамике палочковидные клетки имеют два пика – в июле и ноябре, коккобациллы – в июле. Доля нитевидных клеток в течение года изменялась несущественно, доля кокков незначительно увеличивалась в июле.

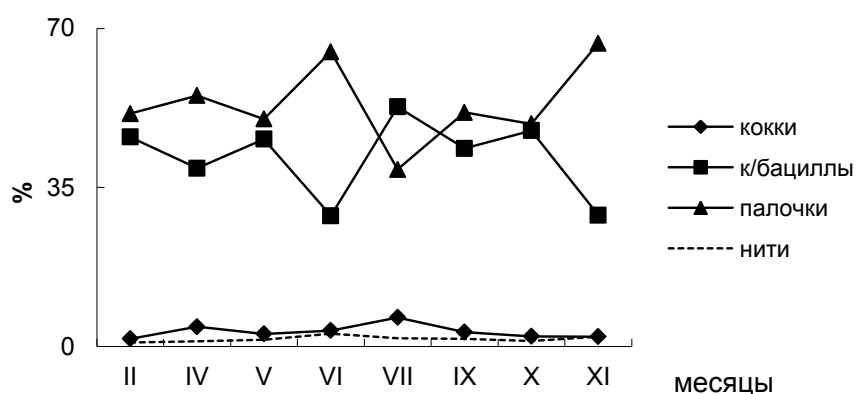


Рисунок 5.7. Годовая динамика морфологической структуры бактериобентоса в оз. Б. Васильевское за 2014 г.

Таким образом, численность и биомасса, размерно-морфологическая структура, а также особенности сезонных изменений количественных показателей бактериобентоса в значительной степени определяются типом донных отложений, глубиной водоема, биотопическими особенностями. В тонкодисперсных глубоководных илах, по сравнению с мелководными песчанистыми осадками, достоверно увеличивается численность и биомасса бактериального населения, в размерной структуре бактериобентоса увеличиваются объемы бактериальных клеток.



Глава 6.

Протозоопланктон (инфузории)

6.1. Инфузории планктона

Простейшим, в том числе инфузориям, принадлежит значительная роль в круговороте органических веществ во всех типах экосистем: они осуществляют перенос энергии с одного трофического уровня на другой (Foissner et al, 1992, 1999; Янковский, 2007). Неоспорима их индикационная значимость, однако при всем этом они нечасто используются в комплексных мониторинговых работах, и очень ценным является тот факт, что имеются данные тридцатилетней давности об инфузориях оз. Б. Васильевского (Жариков и др., 2009), позволяющие оценить изменения сообщества инфузорий и экосистемы в целом

Видовой состав, видовая структура и видовое разнообразие. За исследованный период в планктоне озера было выявлено 84 вида инфузорий: 74 вида – в период открытой воды и 29 – в подледный период (см. Приложение II). До 80% видов встречались менее чем в 35% проб. Частота встречаемости лишь 12 видов была выше 50%: *Cinetochillum margaritaceum* Perty, 1852 (встречался в 92% проб), *Ctedoctema acanthocrypta* Stokes, 1884 (частота встречаемости – 92%), *Halteria grandinella* (O.F. Muller, 1773) (73%), эпифит *Vorticella* sp. (на водорослях *Anabaena*, *Microcystis*, *Asterionella*, *Scenedesmus*) (73%), *Coleps hirtus viridis* Ehrenberg, 1831 (69 %), *Urotricha* spp. (69 %), *Cyclidium* spp. (65%), *Hastatella aesculacantha* Jaroski, 1927 (62%), *Epistylis procumbens* Zacharias, 1897 (58%), *Coleps hirtus* (Muller, 1786) Nitzsch, 1827 (53%), *Lagynophrya* spp. (50%). Почти все они вошли и в группу доминирующих видов (табл. 6.1). В зимних пробах преобладали миксотрофы *C. hirtus viridis*, *Pelagothrix* sp., *Frontonia leucas* с симбионтами. Причем среди инфу-

зорий р. *Coleps*, наряду с симбионтсодержащими особями, было много особей, лишенных зоохлорелл. Лишь в микроаэробных и анаэробных условиях, при низких температурах зарегистрирован ранее не указанный вид, *Plagiocampa rouxi* Kahl, 1926, а также виды *Pelagothrix* sp., *Plagiopyla nasuta* Stein, 1860, *Frontonia leucas* (Ehrb., 1838), *Dexiotricha granulosa* (Kent, 1881), *Urocentrum turbo* (O.F. Muller, 1786), *Pseudovorticella* sp., *Uronema* sp., *Colpoda* sp. и др. Такие виды, как *Opisthodon niemecense* (Stein, 1859), *Pseudomicrothorax agilis*, *Trochilia* sp., *Monodinium chlorelligerum*, *Furgasonia* sp. встречались редко. Зато *Tintinnidium semiciliatum* Sterki, 1879 и свободноплавающие перитрихи *Pelagovorticella mayeri* (Faure-Fremiet, 1920), *Hastatella aesculacantha* Jaroski, 1927, *H. radians* Erlanger, 1890, встречавшиеся довольно редко в малых эвтрофных водоемах Самарской Луки, находили в оз. Б. Васильевское в каждой 5-й пробе (Приложение II, табл. 6.1).

Таблица 6.1. Основные структурообразующие виды инфузорий планктона в оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

	По численности	По биомассе
Лето (июнь-июль)	2013 г.	
	<i>Cyclidium</i> spp. (10-26%); <i>Cinetochillum margaritaceum</i> Perty, 1852 (16-19%); <i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884 (10-17%); <i>H. grandinella</i> (7-10%); <i>Vorticella</i> spp. (1,4-8%)	<i>E. procumbens</i> (9-46%); <i>Linostomella vorticella</i> (Ehrb., 1833) (34%); <i>Vorticella</i> spp. (1-10%); <i>Askenasia</i> spp. (1-6%); <i>Spathidium</i> sp. (5%); <i>Cyclidium</i> spp. (3-9%); <i>Ctedoctema acanthocrypta</i> (3-5%)
Осень (сентябрь-октябрь)	2013 г.	
	<i>Cinetochillum margaritaceum</i> (10-45%); <i>Ctedoctema acanthocrypta</i> (4,4-21%); <i>Vorticella</i> spp. (3,3-18%); <i>Rimostrombidium hyalinum</i> (Mirabdulaev, 1985) Petz & Foissner, 1992 (0,4-12%); <i>Cyclidium</i> spp. (2-10%); <i>Hastatella aesculacantha</i> Jaroski, 1927 (0,5-7,3%); <i>Rimostrombidium</i> sp. (1-6,4%); <i>Urotricha</i> spp. (2-5,6%); <i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831 (0,1-5,5%)	<i>E. procumbens</i> (1-44%); <i>Vorticella</i> spp. (7-16%); <i>Pelagovorticella natans</i> (Faure -Fremiet, 1924) (3-14%); <i>C. acanthocrypta</i> (3-5%); <i>Askenasia</i> spp. (1-12%); <i>C. hirtus viridis</i> (1-10%); <i>R. hyalinum</i> (8%); <i>Cyclotrichium viride</i> Gajewskaja, 1933 (7%)
Зима (февраль)	2014 г.	
	<i>C. hirtus viridis</i> (61%); <i>Coleps hirtus</i> (Muller, 1786) Nitzsch, 1827 (16%); <i>Dexiotricha granulosa</i> (Kent, 1881)(7,8%); <i>Uronema</i> sp. (6,5%)	<i>C. hirtus viridis</i> (48%); <i>C. hirtus</i> (13%); <i>Frontonia leucas</i> (Ehrb., 1838)(11%); <i>Pelagothrix</i> sp. (9%); <i>Spirostomum teres</i> Cl. et L., 1859 (7%)

Численности основных структурообразующих видов, формирующих в сумме за исследованный период 2013 - 2014 гг. в среднем от 80% до 96% общей численности инфузорий на разных станциях озера, приведены в табл. 6.2–6.4.

Таблица 6.2. Численности структурообразующих видов инфузорий на ст. 1

Виды	18.06.13		24.07.13		4.09.13	14.10.13		19.02.14
	пов.	дно	пов.	дно	пов.	пов.	рогоз	пов.
<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	1294 ₁	1676	528	238	634	122 ₈	1129	46
<i>Calyptotricha lanuginosa</i>	2376	3168	0	0	317	53	10	0
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i>	917	937	66	264	686	205	33	0
<i>Halteria grandinella</i>	535	541	396	290	396	20	0	0
<i>Urotricha</i> spp. (20-40 мкм)	218	277	383	950	79	53	142	3
<i>Rimostrombidium hyalinum</i>	224	0	13	0	0	970	858	0
<i>Vorticella</i> spp.	59	198	172	290	660	40	76	0
<i>Hastatella aesculacantha</i>	178	172	224	0	554	0	0	0
<i>Urotricha</i> spp. (<20 мкм)	0	26	13	26	211	224	449	
<i>Askenasia volvox</i>	99	119	0	53	26	290	277	0
<i>Rimostrombidium</i> sp.	0	0	0	0	26	290	257	0
<i>Cyclidium</i> spp.	20	20	106	132	185	0	46	0
<i>Phascolodon vorticella</i>	0	46	0	0	290	0	0	0
<i>Coleps hirtus viridis</i>	20	13	13	0	26	0	132	3772
<i>C. hirtus</i>	13	7	0	53	26	0	0	710
<i>Dexiotricha granulosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	290

¹ – тыс. экз./м³ здесь и далее в табл. 6.3 и 6.4.

Таблица 6.3. Численности структурообразующих видов инфузорий на ст. 2

Виды	24.07.2013		4.09.2013		14.10.2013		19.02.14
	пов.	дно	пов.	дно	пов.	дно	пов.
<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	620	211	264	92	779	1412	33
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i>	158	224	264	581	66	132	79
<i>Vorticella</i> spp.	79	40	422	211	59	79	0
<i>Calyptotricha lanuginosa</i>	211	145	13	53	33	0	0
<i>Hastatella aesculacantha</i>	40	26	211	106	0	13	0
<i>Halteria grandinella</i>	92	132	79	26	13	13	0
<i>Urotricha</i> spp. (20-40 мкм)	40	53	26	0	33	145	0
<i>Cyrtolophosis mucicola</i>	0	53	27	13	0	0	0
<i>Rimostrombidium</i> sp.	0	0	106	0	99	158	0
<i>Spathidium viride</i>	3,3	66	0	0	0	0	13
<i>Tintinnidium</i> sp	0	0	0	158	0	0	0
<i>Urotricha</i> spp. (<20 мкм)	0	0	0	0	33	132	0
<i>Coleps hirtus viridis</i>	0	0	79	0	33	106	3287
<i>Dexiotricha granulosa</i>	0	0	0	0	0	0	264

Пространственное распределение (по станциям и биотопам) сообществ инфузорий. Сходство видового состава инфузорий (по Серенсену) разных станций довольно высоко – 72-76%. Тем не менее, фауна ст. 3 несколько обособлена. Так, к примеру, в сентябрьский отбор проб сходство видового состава инфузорий приповерхностного горизонта ст. 1 и 2 составило более 75%, в то время как сходство сообщества этих же станций с сообщест-

вом ст. 3 не превышало 60-65%. Вдоль продольной оси водоема, кроме того, прослеживаются некоторые тенденции в изменении характеристик сообщества.

Таблица 6.4. Численность структурообразующих видов инфузорий на ст. 3

Виды	18.06.13		24.07.13		4.09.13			14.10.13		19.02.14	
	пов.	дно	пов.	дно	пов.	1,5 м	дно	пов.	дно	пов.	дно
<i>Cinetochilum margaritaceum</i>	300	564	185	198	26	211	132	1848	1426	0	0
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i>	502	1624	185	158	475	343	528	172	158	3	0
<i>Calyptotricha lanuginosa</i>	198	554	356	277	158	211	290	0	0	0	0
<i>Tintinnidium</i> sp.	0	0	0	0	106	185	264	0	0	0	0
<i>Rimostrombidium hyalinum</i>	409	347	0	0	0	26	26	40	106	0	0
<i>Askenasia volvox</i>	366	277	0	0	0	0	0	0	26	0	0
<i>Halteria grandinella</i>	99	218	66	13	79	0	26	53	0	0	0
<i>Vorticella natans</i>	0	0	53	26	0	0	0	92	158	0	0
<i>Urotricha</i> spp. (20-40 мкм)	149	50	92	13	0	0	0	0	0	3	0
<i>Hastatella aesculacantha</i>	23	50	66	40	26	79	26	0	0	0	0
<i>Linostomella vorticella</i>	116	455	0	0	0	0	0	3	0	7	0
<i>Cyclidium</i> sp.	0	10	40	0	106	53	0	0	0	0	0
<i>Pelagostrombidium mirabile</i>	350	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acaryophrya</i> spp.	0	0	79	40	26	0	0	0	0	0	0
<i>Rimostrombidium</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	198	132	0	0
<i>Pelagostrombidium fallax</i>	23	317	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Phascolodon vorticella</i>	0	0	0	0	0	26	106	0	0	0	0
<i>Vorticella</i> sp.(>40мкм)	30	40	119	79	475	396	370	158	172	0	0
<i>Coleps hirtus viridis</i>	10	0	13	0	53	26	0	396	304	759	59
<i>C. hirtus</i>	0	0	0	0	0	79	0	13	0	673	46
<i>Uronema</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	442	172
<i>Dexiotricha granulosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	389	73

Наиболее богатыми по видовому составу оказались ст. 1 и ст. 3 (табл. 6.5). Первая – за счет богатых трофических условий (вероятно, из-за сброса сточных вод и более мощного цветения воды), вторая – за счет незначительной, но все же более выраженной, чем на мелководных станциях, вертикальной неоднородности абиотических факторов. Возможно, последним обусловлен и меньший уровень цветения воды на ст. 3, а, следовательно, и меньшее перенасыщение кислородом и защелачивание среды в поверхностных слоях (см. Главы 3, 4). По всем трем показателям – индексам разнообразия Шеннона, доминирования Симпсона и выровненности Пиелу – видовое разнообразие инфузорий тоже выше именно на этой станции (ст. 3), и именно здесь более выражена пространственная неоднородность сообщества инфузорий в водной толще: в сентябре максимумы видового богатства и видового разнообразия зарегистрированы на глубине 1,5 м.

Таблица 6.5. Характеристика сообществ инфузорий на разных станциях оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.

Показатели ¹	Станция 1		Станция 2		Станция 3	
	Пов. (5) ²	Дно (2)	Пов. (4)	Дно (2)	Пов. (5)	Дно (4)
<i>n</i>	23	25	19	19	21	16
<i>H_n</i>	2,95	3,03	2,72	3,18	3,15	2,98
<i>d</i>	0,23	0,19	0,29	0,20	0,18	0,20
<i>E_n</i>	0,65	0,69	0,64	0,75	0,73	0,75
<i>N</i>	4627	5445	2365	1802	2469	2321
<i>B</i>	51,0	51,4	37,7	19,8	43,3	45,7
<i>P</i>	33,3	59,2	13,5	11,9	22,8	27,0
<i>P/B</i>	1,47	2,40	0,88	1,80	1,09	0,89
<i>W</i>	0,012	0,009	0,015	0,011	0,018	0,020
В среднем по станциям ³						
	Ст. 1 (6)		Ст. 2 (6)		Ст. 3 (10)	
<i>n</i>	24±8		19±2		19±6	
<i>H_n</i>	2,98±0,76		2,92±0,64		3,11±0,45	
<i>d</i>	0,22±0,16		0,25±0,14		0,18±0,07	
<i>E_n</i>	0,66±0,17		0,69±0,15		0,75±0,08	
<i>N</i>	4860±2162		2124±1232		2351±1378	
<i>B</i>	51,1±21,0		30,1±24,9		42,6±37,0	
<i>P</i>	40,7±25,1		12,8±5,7		23,9±28,2	
<i>P/B</i>	1,74±0,95		1,28±1,11		1,01±0,45	
<i>W</i>	0,010±0,003		0,013±0,006		0,018±0,007	

¹ – *n* – число видов, *H_n* – индекс Шеннона, бит/экз., *d* – индекс доминирования Симпсона, *E_n* – индекс выровненности Пиелу, *N* – численность, тыс. экз./м³, *B* – биомасса, мг /м³, *P* – продукция, мг /м³, *P/B* – *P/B*-суточный коэффициент, *W* – средняя масса особи в сообществе, мкг;

² – в скобках указано количество измерений;

³ – средние значения показателей ± стандартная ошибка.

Сходство фауны разных биотопов – пелагических и зарослевых – относительно велико (64% по коэффициенту Серенсена), но ниже, чем между пелагическими станциями по акватории озера. В зарослях рогоза зарегистрированы виды р. *Coleps* (*C. elongates*, *C. hirtus viridis*), *Paramecium bursaria*, *Hastatella radians*, *Lagynophrya* cf. *rostrata* и др. (см. Приложение II), которые в момент исследования на рядом расположенной пелагической станции не обнаруживались. И в это же время в зарослях макрофитов отсутствовали истинно пелагические, эупланктонные виды: *Pelagovorticella natans* и некоторые представители родов *Rimostrombidium* и *Tintinnidium*. Тем не менее, как по числу видов, так и по численности и биомассе, сообщества данных биотопов достоверно не отличались.

В целом, количественно сообщества инфузорий всех трех станций, за небольшим исключением, довольно близки (табл. 6.5). Тем не менее, по численности и продукции «более трофная» мелководная ст. 1 превосходит остальные, по биомассе же – еще и ст. 3, за счет развития там крупных микроаэрофильных видов. В отличие от поверхностных слоев, в придонных горизонтах, в аэробных условиях мелководных ст. 1 и 2 преобладают более мелкие виды, в то время как в анаэробных условиях более глубоководной ст. 3 – напротив, крупные виды, о чем свидетельствуют различия в средней массе особи в сообществе (табл. 6.5).

Таким образом, из-за мелководности, равномерного ветрового перемешивания воды в разных биотопах, отсутствия ярко выраженной стратификации и т.д., пространственная неоднородность сообществ инфузорий по акватории озера выражена очень слабо и проявляется лишь в районе ст. 3, отличающейся глубиной и связанными с этим особенностями прогрева водной толщи, меньшим насыщением кислородом и меньшим «цветением» воды.

Сезонные изменения характеристик сообщества инфузорий. В течение всего наблюдаемого нами периода от летних месяцев к зимним отмечалось закономерное уменьшение числа видов и индекса Шеннона (как интегральных, так и средних удельных) (табл. 6.6).

Другие показатели видового разнообразия (d и E) подтверждают тенденцию его снижения к периоду подледной съемки. Несмотря на это, в условиях гипертрофного водоема, каким является оз. Б. Васильевское, средняя численность в летний и зимний период довольно близки; при этом колебания численности внутри каждого сезона более значительны, чем между ними; средняя биомасса же достигает максимальных значений в феврале. При этом, что вполне закономерно, продукция и суточный P/B -коэффициент, напротив, зимой минимальны, а средняя масса особи в сообществе в 1,3-2 раза выше, чем в период открытой воды. Максимальная численность была зафиксирована в июне на ст. 1: на разных горизонтах она варьировала от 7277 тыс. экз./м³ до 8085 тыс. экз./м³ и, возможно, была спровоцирована выбросом сточных вод, приведшим к преобладанию мелких инфузорий и, как следствию, минимальной средней индивидуальной массе ($W = 6,29 \times 10^{-3}$ мкг). Максимальная биомасса за все время наблюдений регистрировалась в июне на ст. 3 у дна (138,9 мг/м³), где в микроаэробных условиях (58% насыщения кислородом) основной вклад в биомассу (до 61% общей биомассы) вносила крупная *Linostomella vorticella*, единственный раз встретившаяся в значительных ко-

личествах (455 тыс. экз./м³, или 8,2%) и среднего размера инфузория *Pelagostrombidium fallax* (9% общей биомассы).

Таблица 6.6. Средние и размах значений показателей развития инфузорий в оз. Б. Васильевское в разные периоды 2013-2014 гг.

Показатели		Июнь-июль 2013 г.	Сентябрь-октябрь 2013 г.	Февраль 2014 г.
Число видов (<i>n</i>), экз.	интегральное	66	55	29
	удельное ¹	<u>24</u> 15-35	<u>19</u> 13-26	<u>16</u> 10-20
Индекс Шеннона, (<i>Hn</i>) бит/экз.	интегральный	3,91	3,88	2,58
	удельный ¹	<u>3,35</u> 2,92-3,76	<u>3,05</u> 2,56-3,75	<u>2,07</u> 1,37-2,79
Индекс доминирования Симпсона (<i>d</i>)		<u>0,15</u> 0,10-0,22	<u>0,21</u> 0,09-0,32	<u>0,38</u> 0,19-0,58
Индекс выровненности Пиелу (<i>E</i>)		<u>0,75</u> 0,57-0,84	<u>0,72</u> 0,59-0,83	<u>0,53</u> 0,34-0,75
Численность (<i>N</i>), тыс. экз./м ³		<u>3409</u> 1013-8085	<u>2610</u> 1416-4792	<u>3231</u> 409-5075
Биомасса (<i>B</i>), мг /м ³		<u>48,5</u> 7,2-138,9	<u>28,0</u> 10,4-56,8	<u>60,9</u> 9,9-83,3
Продукция (<i>P</i>), мг /м ³		<u>44,0</u> 13,2-96,5	<u>14,2</u> 3,9-40,3	<u>9,7</u> 1,6-14,0
<i>P/B</i> сут.		<u>2,01</u> 1,04-3,70	<u>0,97</u> 0,73-1,42	<u>0,32</u> 0,28-0,34
Средняя масса особи в сообществе (<i>W</i>), мкг		<u>0,016</u> 0,006-0,026	<u>0,011</u> 0,007-0,021	<u>0,021</u> 0,016-0,025

¹ – показатель в отдельной пробе (число видов в пробе, индекс Шеннона для отдельной пробы и т.д.).

Структурно-функциональная характеристика сообщества инфузорий планктона. При характеристике планктона в целом необходимо знание трофической структуры отдельных ее компонентов, т.е. очень важно понимать, на каких пищевых взаимоотношениях популяций основана организация сообщества, в частности инфузорий, и как меняется соотношение трофических группировок с течением времени и в пространстве.

В период открытой воды основу численности и биомассы составляют бактериодетритофаги (64-78% численности в разные месяцы и 39-82% биомассы). Вторую позицию в трофической структуре сообщества инфузорий занимают альгофаги: 11% численности (*N*) и 46% биомассы (*B*) в июне (конец биологической весны) и 20% *N* и 14% *B* – в октябре. Летом же на втором месте по значимости – неселективные всеяды (19% численности и 11% био-

массы). Довольно резко меняется структура сообщества инфузорий в подледный период (рис. 6.1).

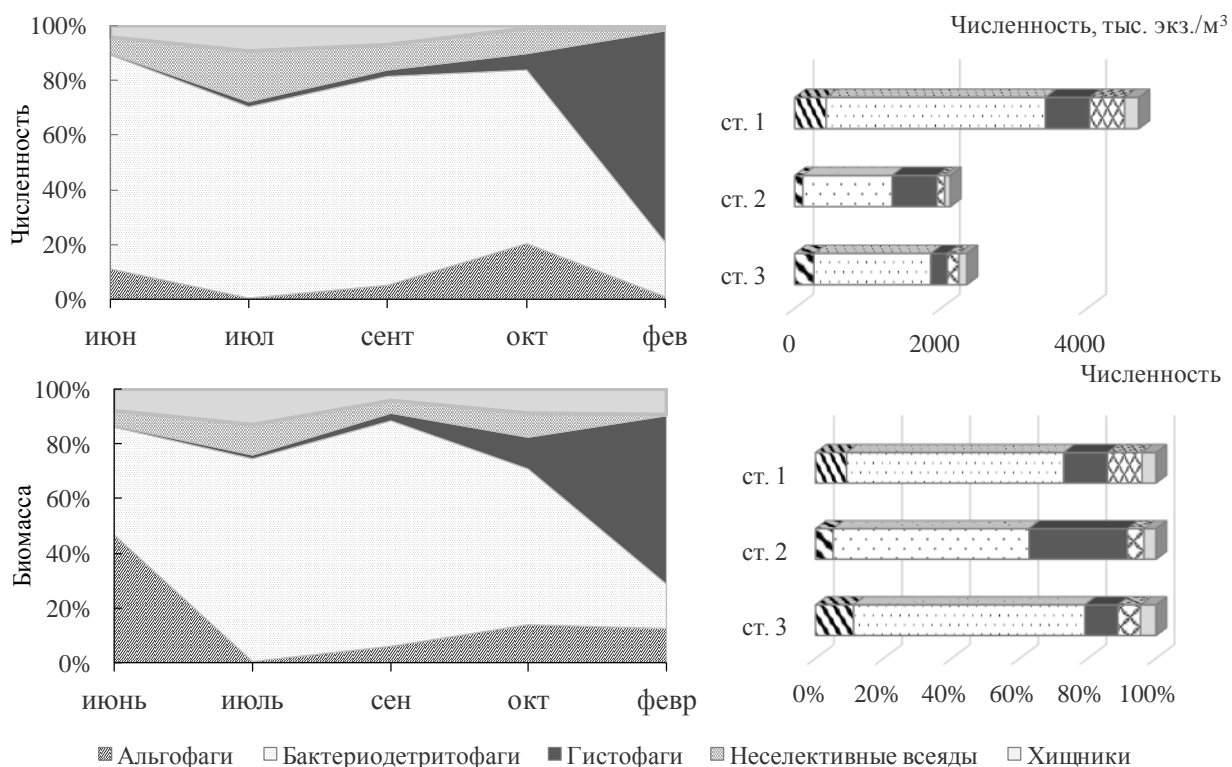


Рисунок 6.1 Динамика трофической структуры инфузорий планктона (слева) и соотношение трофических групп инфузорий на различных станциях оз. Б. Васильевское (справа) в 2013-2014 гг.

Массовое доминирование гистофагов (в среднем по акватории озера – 77% численности и 61% биомассы) является отражением сложившихся условий: низкие температуры, слабое развитие фитопланктона при недостаточном количестве света подо льдом, присыпанным снегом, а также накопление неразложившихся останков гидробионтов, в том числе и зоопланктона. Помимо вышеперечисленного, особенность структуры сообщества инфузорий определяет отсутствие кислорода подо льдом во всей толще воды. Именно поэтому 83-84% гистофагов (*Coleps hirtus viridis*) на мелководных станциях и 53% на более глубоководной станции содержат симбиотические водоросли. Данный вид хорошо известен тем, что получает широкое распространение обычно в микроаэробных условиях пресноводных озер.

В целом, по акватории озера трофическая структура относительно однородна, за исключением вклада гистофагов (рис. 6.1). По уровню их абсолютного развития близки сообщества инфузорий ст. 1 и 2, но на ст. 2 вклад гистофагов в общие численность и биомассу сообщества инфузорий в 2,3 и в 3 раза превышает их вклад на ст. 1 и ст. 3, соответственно (рис. 6.1). В общем,

инфузории, использующие в пищу бактерии, детрит, разлагающиеся остатки гидробионтов, суммарно составляют 77-86% от численности и 51-87% от биомассы инфузорий, а в зимний период, в условиях, когда снежный покров препятствует проникновению света в толщу воды – до 97% общей численности, что косвенно свидетельствует о высоком трофическом статусе водоема.

Размерная структура планктонного сообщества в целом и его отдельных компонентов (инфузории в частности) в какой-то степени тоже является отражением состояния сообщества и одновременно всей экосистемы. В период открытой воды 2013-2014 гг. более «разнообразна» структура сообщества на 2-й и 3-й станциях (рис. 6.2А). Об этом свидетельствуют незначительные (помимо основных максимумов) пики в области фракции среднеразмерных (ст. 2) и крупных (ст. 3) видов. Кроме того, очевидно (рис. 6.2В), что в сообществе инфузорий всех 3-х станций в подледный период произошел сдвиг в сторону фракции крупных видов, что термодинамически вполне закономерно. В подледный период структура более мелководных ст. 1 и 2 практически идентичны. Лишь сообщество ст. 3 характеризуется двумя пиками из-за большей вертикальной гетерогенности как абиотических условий, так и характеристик сообщества инфузорий. Это наглядно демонстрирует рис. 6.3. Соотношение видов разных размерных фракций в поверхностных и придонных горизонтах противоположно.

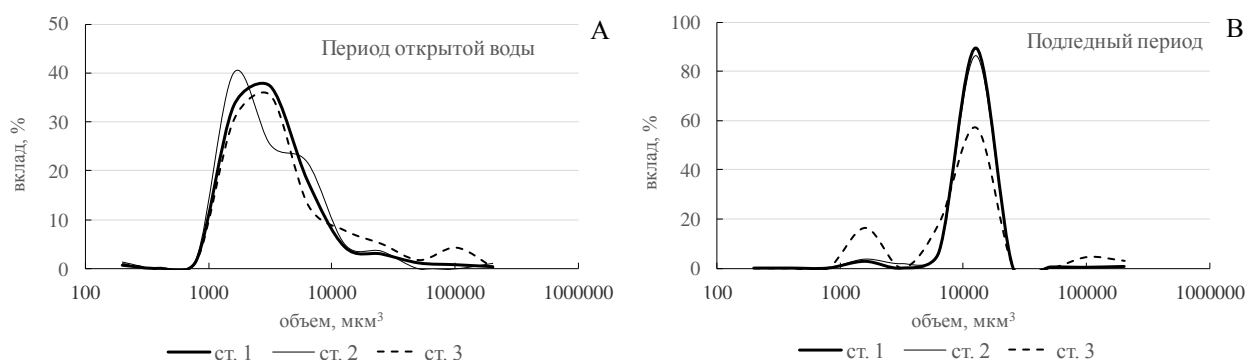


Рисунок 6.2. Размерная структура сообщества инфузорий на разных станциях в период открытой воды (усредненно: июнь-октябрь) и в подледный период (февраль) в 2013-2014 гг.

В период открытой воды на глубине развивались более крупные виды, чем на поверхности, причем более резкий максимум свидетельствует, вероятно, о более сильном доминировании видов данной фракции, в то время как на поверхности кривая меняется плавно, что говорит об одинаковом вкладе видов близких размерных фракций (рис. 6.3А). В подледный период обе кривые имеют 2 пика. Но максимум крупных видов в это время сосредоточен в

поверхностном слое, а не у дна (рис. 6.3В). Преобладание (пусть и незначительное) в подледный период более мелких видов у дна, вероятно, связано с действием там бóльших концентраций сероводорода, чем в период открытой воды.

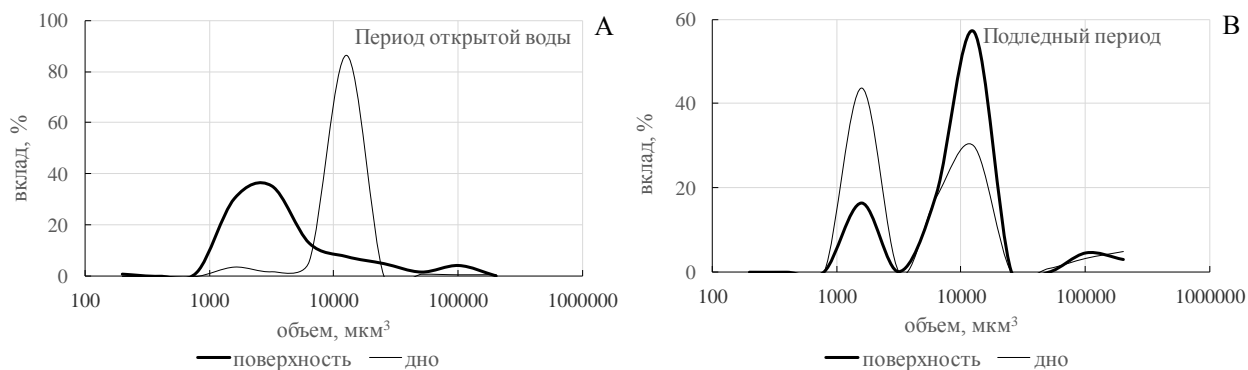


Рисунок 6.3. Размерная структура сообщества инфузорий планктона в поверхностном и придонном горизонтах ст. 3 оз. Б. Васильевское в разные периоды 2013-2014 гг.

Экологическая ординация сообщества инфузорий планктона оз. Б. Васильевское в пространстве факторов среды (особенно, относительно векторов содержания кислорода и активной реакции среды), четко разделила все сообщество на комплексы видов, развивающихся в подледный период (справа) и период открытой воды (в центре) (рис. 6.4А).

При этом первая («зимняя») группа, в свою очередь тоже неоднородна: в ней обособляются виды, развивающиеся в анаэробных условиях более глубоководной станции (ст. 3): *Frontonia leucas*, *Plagiocampa rouxi*, *Uronema sp.*, *Dexiotricha granulosa*, *Plagiopyla nasuta*; и виды мелководных станций, вероятно, с проникающим, хоть и в небольших (из-за ледового и снежного покрова) количествах светом. Поэтому в состав последних, помимо гистофага *Coleps hirtus*, входят миксотрофы – *Coleps hirtus viridis*, *Pelagothrix plancticola* и *Pelagothrix chlorelligera*, которые к тому же количественно преобладают. На рис. 6.4 видно, что наибольший «разброс» видов периода открытой воды происходит вдоль градиента температуры. В целом же, бóльшая часть этих видов сосредоточена у начала векторов абиотических факторов (за исключением температуры), что свидетельствует о том, что большинство массовых видов толерантны к тем диапазонам изменения абиотических условий, которые характерны для данного периода (рис. 6.4А). Причем, чем чаще и с бóльшей численностью встречается вид, тем ближе к точке расхождения векторов он находится, что говорит об его «эврибионтности» или, скорее, более широкой экологической нише в данных условиях. Переменная вдоль

оси ординат (к сожалению, конкретный фактор или комплекс факторов не выявлен) отражает, вероятно, сезонную смену сообществ в период открытой воды, поскольку, как видно на рис. 6.4В, вдоль этой оси постепенно меняются группы точек, характеризующих определенный временной интервал: точки 1-3 – июньские пробы, 4-7 – июльские и т. д. Исключение составляет т. 14 (октябрьская проба, ст. 1, поверхностный горизонт), которая по каким-то причинам попала в группу сентябрьских проб. В целом же, такое распределение указывает на существование, скорее, сезонных комплексов, чем комплексов видов, приуроченных к разным местообитаниям (станциям), что свидетельствует об относительно однородном распределении видов по акватории озера, несмотря на различия станций по гидрологическим и морфометрическим параметрам.

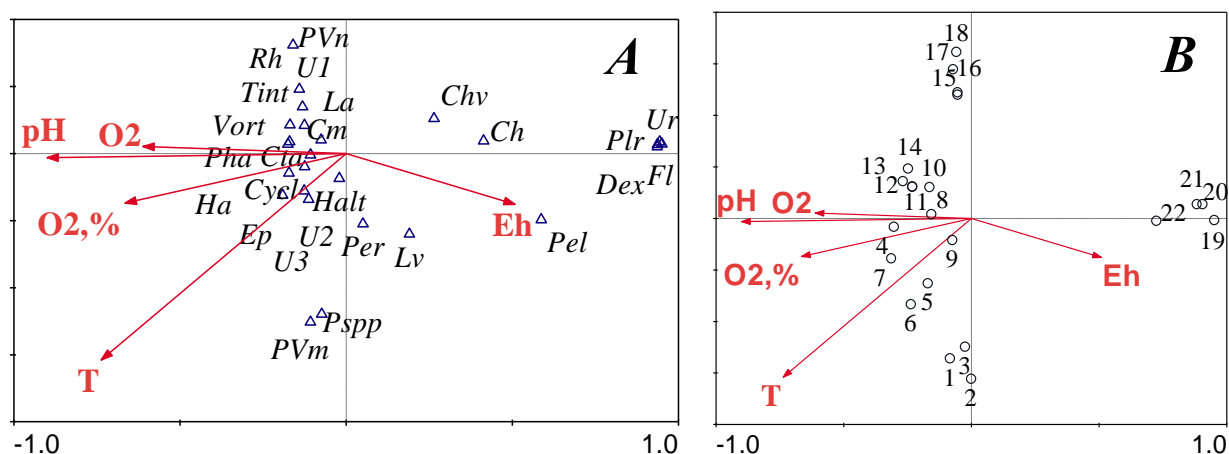


Рисунок 6.4. Ординационные диаграммы ССА связи факторов среды и состава основных структурообразующих видов инфузорий в планктоне оз. Васильевского: ординация видов (А) и ординация проб (В) (из: Быкова, 2015).

Обозначения: O₂ – содержание кислорода, мг/л; O₂, % – насыщение кислородом; Т – температура, °С. Коды видов и групп видов на рис. А: Cm – *Cinetochilum margaritaceum*, Ch – *Coleps hirtus*, Chv – *Coleps hirtus viridis*, Cta – *Ctedoctema acanthocrypta*, Cysl – *Cyclidium* spp., Dex – *Dexiotricha*, Fl – *Frontonia leucas*, Halt – *Halteria* spp., Ha – *Hastatella* spp., Lag – *Lagynophrya acuminata*, Lv – *Linostomella vorticella*, Psp – *Pelagostrombidium* spp., Pel – *Pelagothrix plancticola*, Pha – *Phascolodon vorticella*, Plr – *Plagiocampa rouxi*, Rh – *Rimostrombidium hyalinum*, Tint – *Tintinnidium* spp., Ur – *Uronema* sp., U1-U3 разные размерные группы р. *Urotricha*, Pvm – *Pelagovorticella mayeri*, Pvn – *Pelagovorticella natans*, Vort – *Vorticella* spp., Ep – *Epistylis procumbens*. Обозначения на рис. В: 1-3 – июньские пробы, 4-7 – июльские, 8-13 – сентябрьские, 14-18 – октябрьские, 19-22 – февральские.

Таким образом, окислительно-восстановительные условия (содержание кислорода, его насыщение, Eh) и активная реакция среды оказались теми факторами, которые разделили сообщество на комплекс видов открытой воды и зимний комплекс; а температура – дополнительным фактором, опреде-

ляющим сезонную сукцессию только в относительно ограниченный период времени – период открытой воды. Ординация выявила также интересную деталь во «взаимоотношениях» двух близких видов свободноплавающих вортицелл – *Pelagovorticella natans* и *Pelagovorticella mayeri*, а именно, их противоположное расположение вдоль переменной по оси ординат (рис. 6.4А). Рис. 6.4В объясняет это их различиями в сезонных предпочтениях: *P. mayeri* встречается, в основном, в начале, а *P. natans* – в конце периода открытой воды. На наш взгляд, возможны и другие объяснения: преимущественному развитию *P. mayeri* в июне, вероятно, может способствовать повышение минерализации (см. Глава 3) в результате залпового сброса в июне с очистных сооружений. Нами уже отмечался факт замещения *P. natans* другой вортицеллой – *P. mayeri* – при резком повышении минерализации в результате пересыхания карстового водоема оз. Золотенка на Самарской Луке (Быкова, 2005).

Многолетние изменения в сообществе инфузорий. Видовой состав инфузорий в поверхностном горизонте ст. 3 оставался неизменным на протяжении 2013-2015 гг., в то время как в доминантном комплексе происходила смена лидирующих видов как в период открытой воды, так и в подледный период (табл. 6.7).

Таблица 6.7. Виды, входящие в доминирующий комплекс видов инфузорий в поверхностном горизонте ст. 3 оз. Б. Васильевское с 2013 г. по 2015 г.

	Открытая вода	Подледный период
2013 г.	<i>Cinetochilum margaritaceum</i> (30%), <i>Ctedoctema acanthocrypta</i> (11%)	<i>Coleps hirtus viridis</i> (28%), <i>Coleps hirtus</i> (25%), <i>Uronema</i> sp. (16%), <i>Dexiotricha</i> sp. (14%)
2014 г.	<i>Calyptotricha lanuginosa</i> (25%), <i>Halteria grandinella</i> (10%), <i>Phascolodon vorticella</i> (10%)	<i>Pelagovorticella natans</i> (29%), <i>Coleps hirtus viridis</i> (11%)
2015 г.	<i>Cinetochilum margaritaceum</i> (15%), <i>Hastatella aesculacantha</i> (15%), <i>Halteria grandinella</i> (10%), <i>Cyrtolophosis mucicola</i> (10%)	

Численность инфузорий варьировала в поверхностных слоях ст. 3 в диапазоне от 825 до 26976 тыс. экз. /м³, биомасса от 7,9 до 2523 мг/м³; в придонных слоях – соответственно, от 409 до 5504 тыс. экз. /м³ и от 10 до 235 мг/м³. Максимум численности был зарегистрирован в июне, максимум биомассы – в мае. Остается предположить, что в 2013 г. либо были пропущены максимумы количественного развития, приходящиеся на начало гидрологического лета (поскольку исследования были начаты лишь во второй половине июня),

либо действительно увеличиваются количественные характеристики сообщества, свидетельствующие о постепенном, но неуклонном увеличении уровня трофии водоема (рис. 6.5А).

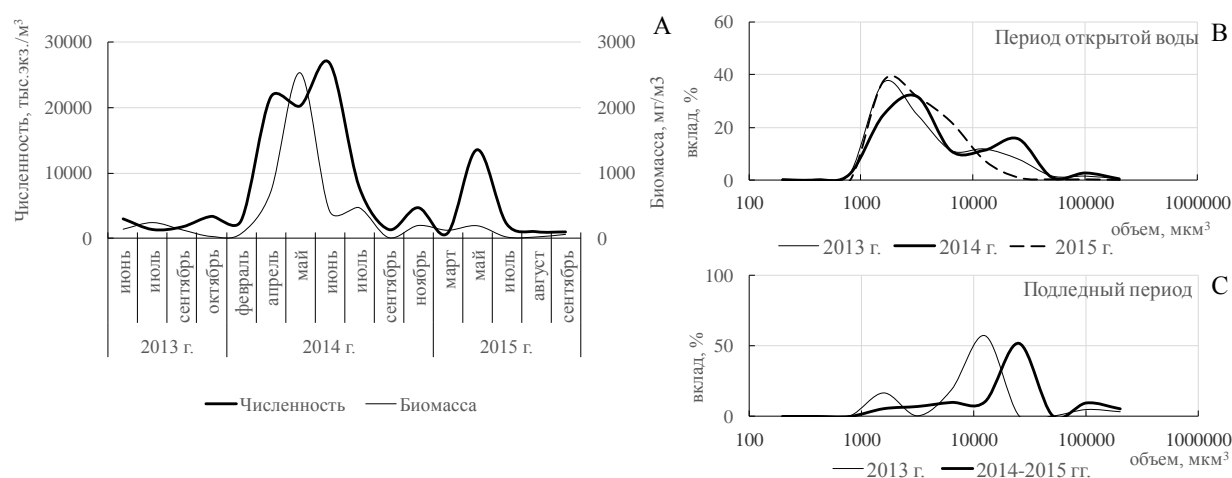


Рисунок 6.5. Динамика численности и биомассы инфузорий в поверхностном горизонте ст. 3 (А) и размерная структура по численности (В, С) в 2013-2015 гг.

На современном этапе (2013-2015 гг.) размерная структура в целом не претерпевает серьезных изменений (рис. 6.5В, С): остается существенным вклад более мелких видов, по сравнению с 2013 г. Однако в период максимума численности и биомассы в 2014 г. она более разнообразна и выровнена за счет увеличения вклада фракций более крупных видов как в период открытой воды, так и в подледный период (рис. 6.5В, С).

Оценить изменение видового состава за последние 20 лет довольно трудно ввиду субъективности определения видов разными исследователями. Возможно, некоторые виды определялись разными авторами как разные виды и даже роды: например *Limnostrombidium viride* (Stein, 1867) в 1991 г. и *Pelagostrombidium mirabile* (Penard, 1916) и *P. fallax* (Zach., 1895) в 2013 г.; *Rimostrombidium velox* (Faure-Fr., 1924) в 1991 г. и *Rimostrombidium lacustris* в 2013 г. и т.д. К тому же Фойсснер (Foissner et al., 1999) вообще считает, что *R. velox* довольно редок, и его часто путают с *R. lacustris*. Тем не менее, вполне очевидно, что произошла резкая смена состава доминирующего комплекса. По данным В.В. Жарикова и Е. Новикова (Жариков и др., 2009), в комплекс доминантов и субдоминантов в 1991 г. входили виды, представленные в табл. 6.8.

В 2013-2014 гг. преобладали скутикоцилиаты (родов *Cyclidium*, *Cinetochilum*, *Ctedoctema*) (Приложение II, табл. 6.2-6.4), которые в составе доминантов 1991 г. не указывались вовсе (Жариков и др., 2009). Ни разу не

отмечена нами и *Codonella cratera* (Leidy, 1887), довольно характерный и распространенный вид в пресных водоемах Средней и Нижней Волги вообще и встречавшийся в озере в 1991 г. Массовыми к настоящему времени остались лишь *H. grandinella* и инфузории п/кл. Peritrichia: на различных планктонных водорослях эпифит *Pseudohaplocaulus anabaena* (Stiller, 1940) в 1991 г. (в 2013 г. это, возможно, представители р. *Vorticella*) и эупланктонная колониальная *E. procumbens*. Примечательно, что в целом для периода открытой воды 2013 г. характерно доминирование видов, предпочитающих повышенный уровень содержания органического вещества, соответствующий α -мезосапробной зоне, в отличие от 1991 г., когда среди доминантов присутствовал лишь один вид-индикатор, указывающий на β -мезосапробную зону (*H. grandinella*).

Таблица 6.8. Комплекс основных структурообразующих видов в планктоне озера Б. Васильевское в 1991 г. (июнь-октябрь)

Виды	Вклад в численность, %
<i>Pseudohaplocaulus anabaena</i> (Stiller, 1940)	31%
<i>Rimostrombidium velox</i> (Faure-Fr., 1924)	10%
<i>Halteria grandinella</i> (O.F. Muller, 1773)	8%
<i>Coleps striatus</i> Smith, 1897	8%
<i>Limnostrombidium viride</i> (Stein, 1867)	6%
<i>Spathidium spathula</i> (O.F. Muller, 1773)	5,9%
<i>Epistylis procumbens</i> Zacharias, 1897	5,5%

Сравнение количественных показателей проводили, в основном, по данным периода открытой воды 1991 г. и 2013 г., поскольку сопоставлялись примерно одинаковые усредненные выборки в схожие периоды и не учитывались не совпадающие данные по каким-либо параметрам. Однако исследования в 2014-2015 гг. по ст. 3 выявили еще больший, по сравнению с 2013 г., уровень количественного развития инфузорий планктона (см. ранее), вероятно недоучтенный в 2013 г.

В целом, в современных условиях значительно выше видовое богатство (количество видов) и видовое разнообразие инфузорий (по интегральному индексу Шеннона) (табл. 6.9), несмотря на то, что кривые доминирования-разнообразия сообществ инфузорий в 1991 и 2013 гг. схожи (рис. 6.6). Кроме того, при меньшем количестве видов кривая в 1991 г. отдаленно напоминает S-образную кривую, что свидетельствует о большем благополучии сообщества более двадцати лет назад. На это указывают и пониженный, по сравне-

нию с 2013 г., индекс доминирования и большая выровненность сообщества (табл. 6.9), хотя и в 1991 г., и в 2013 г. на долю первых трех доминантов приходится одинаковый процент общей численности – 48-49%.

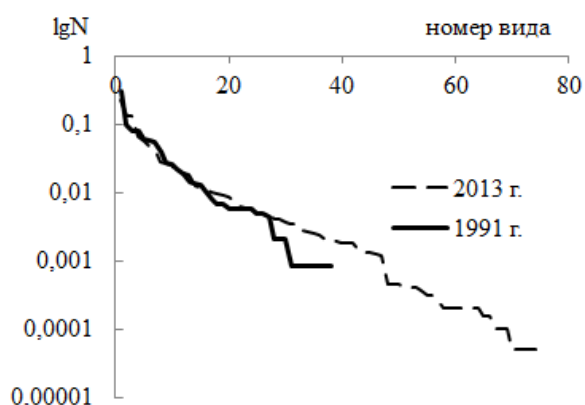


Рисунок 6.6. Кривые доминирования-разнообразия сообщества инфузорий оз. Б. Васильевское в 1991 г. и 2013 г. (из: Быкова, 2015).

Таблица 6.9. Сравнительная характеристика современного сообщества инфузорий оз. Б. Васильевское с сообществом 1991 г.

Годы	Видовое разнообразие				Количественное развитие						S
	n	H_n	d	E	N	B	W	P	P/B сут.	M , % ¹	
1991 г.	37	3,76	0,10	0,87	246,8	72,2	0,293	30,0	0,83	20,8	2,20
2013 г.	74	4,12	0,13	0,66	2973	37,3	0,013	27,8	1,45	3,9	2,59
2014 г. ²	66	4,21	0,10	0,68	15591	822	0,052	-	-	7,6	2,59
2015 г. ²	36	3,84	0,09	0,74	4485	70	0,016	-	-	2,9	2,57

¹ – M , % - вклад миксотрофов, % общей численности; Сравниваются пробы только за период открытой воды: с июнь по октябрь 1991 и 2013 гг.;

² – данные за 2014-2015 гг. даны только для ст. 3. Характеристика сообщества инфузорий в 1991 г. приводится по: (Жариков и др., 2009).

Многие количественные показатели в 2013 г. также указывают на увеличение трофического статуса водоема, по сравнению с 1991 г.: это и увеличение на порядок численности (хотя ее значения явно недостаточны для водоема подобного трофического статуса (Beaver, Crisman, 1989), и уменьшение средней индивидуальной массы особи в сообществе, и увеличение скорости оборота биомассы (увеличение среднего суточного P/B -коэффициента), и увеличение индекса сапробности. Из-за увеличения вклада видов мелких размерных классов, биомасса снизилась почти вдвое, при этом продукция практически не изменилась (табл. 6.9). Рис. 6.7А более точно демонстрирует увеличение к 2013 г. вклада более мелких видов, по сравнению с 1991 г. Однако в 1991 г. структура была более разнообразной, т.к. в кривой 1991 г. выделяются пики отличающихся друг от друга размерных фракций. Увеличение

в 2014-2015 гг. средних за вегетационный период количественных показателей (особенно в 2014 г.; ст. 3) могут свидетельствовать о продолжающемся эвтрофировании (табл. 6.9).

Трофическая структура тоже претерпела, пусть и не столь значительные изменения, но все же косвенно указывающие на повышение трофического уровня водоема: увеличился вклад бактерио-детритофагов на 13%, а вклад альгофагов и гистофагов, напротив, снизился в 2 и 4 раза, соответственно (рис. 6.7В). Снижение развития гистофагов в сравниваемый период открытой воды может свидетельствовать о недостаточном развитии зоопланктона, остатками которого питаются гистофаги (Жариков и др., 2009, Быкова, 2015) в результате сложившихся при «цветении» цианобактериями неблагоприятных условий в водоеме. Цветение ухудшает также трофические условия и для альгофагов.

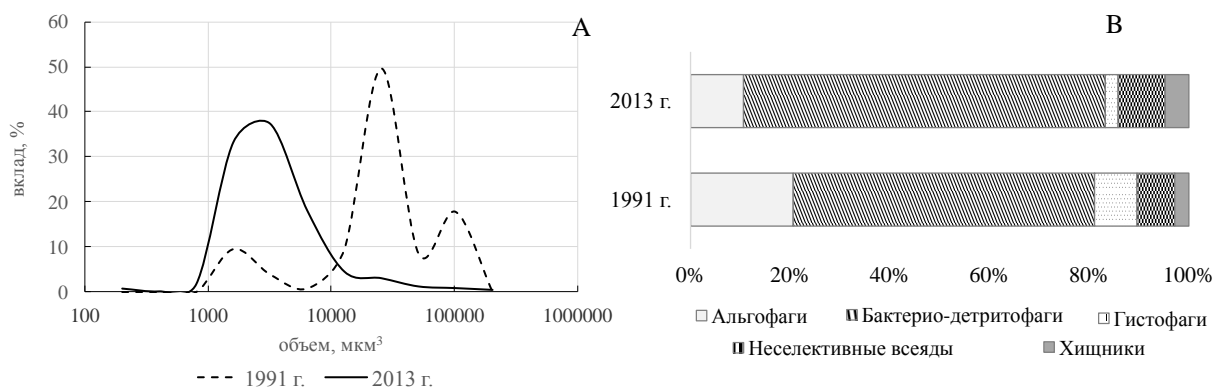


Рисунок 6.7. Соотношение численности структурных – размерных (А) и трофических (В) – групп инфузорий в оз. Б. Васильевское в 1991 и 2013 гг.

Очень показательна тенденция изменения вклада особой экологической группы – миксотрофных инфузорий. Известно и подтверждено нашими многочисленными данными по др. водоемам (Быкова, 2013), что с увеличением трофического статуса уменьшается роль миксотрофов. Так, в период открытой воды 2013 г., по сравнению с 1991 г., вклад симбионтсодержащих инфузорий со стратегией обеспечения себя питательными веществами снизился более чем в 5 раз (табл. 6.9). Тем не менее, в микроаэробных и анаэробных условиях подледного периода велика роль миксотрофов (до 61%) с другой жизненной стратегией – обеспечения себя кислородом. Коррелятивная связь вклада миксотрофов с сапробностью носит отрицательный характер (как и в случае др. водоемов, например, оз. Кандры-Куль (респ. Башкортостан) (Быкова, 2013), однако она не является достоверной ($r = -0,21$)).

6.2. Инфузории перифитона

Видовой состав инфузорий перифитона исследовали как на естественных субстратах (стебли, листья высших водных растений; камни, погруженные в воду и т.д.), так и на стеклах обрастания (рис. 6.8, см. цветную вкладку на стр. 47). При этом на искусственных субстратах (стеклах) были заметнее различия на разных станциях и биотопах в уровне и скорости зарастания перифитонными инфузориями. Количественный учет не проводился, тем не менее стекла с одинаковой экспозицией зарастали интенсивнее на ст. 3, где образовывали более «густую» многоярусную структуру: верхний ярус формировали высокие колониальные виды, затем шел ярус более низких колоний, следом – одиночные вортицеллы и, наконец, – формы в домиках (рис. 6.8, см. цветную вкладку на стр. 47).

В отсутствие системных наблюдений, трудно судить о полноте выявленной фауны перифитонных инфузорий. Тем не менее, эпизодические исследования позволили зарегистрировать более 20 видов (Приложение III). Довольно редкие для водоемов Самарской области виды *Discophrya elongata* (Clap. & Lachm., 1859), *Heliophrya minima* (Rieder, 1936), *Epistylis hentscheli* Kahl, 1935 в оз. Б. Васильевское встречаются тоже довольно нечасто. Впервые для нашего региона зарегистрированы *Epistylis chrysemydis* Bishop and Jahn 1941 и *Periacineta* cf. *buckei* (Kent, 1881). Описания некоторых из них приводятся ниже (Приложение III, фото 3-8).

Epistylis chrysemydis Bishop and Jahn 1941 (Приложение III, фото 3-4). Высота колоний – 363-764 мкм, и они располагаются часто под более высокими колониями *E. plicatilis* Ehrb., 1831 и *E. hentscheli* Kahl, 1935 (Приложение III, фото 3 (1, 2)). В колонии насчитывается по 4-12 зооидов. На них часто прикрепляются инфузории родов *Epistylis*, *Tokophrya*, *Vorticella*, *Podophrya*, а также жгутиконосцы и коловратки (р. *Colotheca*) (Приложение III, фото 5). Размеры расправленного зооида – 238-271 × 74-78 мкм, полностью сокращенного зооида – 203 × 51 мкм. Стебель явно продольно исчерчен. Исчерченности пелликулы либо нет, либо она очень слабая и не всегда заметна. Перистомальный валик делает приблизительно 2-2,5 оборота. Под перистомом тело несимметрично (один край выступает). При сокращении край перистома складывается в «носик» с зазубренными краями перистома. Перистомальный диск с небольшой выпуклостью. Перистомальная полость довольно глубокая (около половины тела). На перистомальном валике и на

теле зооида часто наблюдались какие-то наросты (Приложение III, фото 4). Возможно, это паразиты: Foissner et al. (1992) указывали на паразитическую сукторию р. *Pottsiocles* Corliss, 1960. Макронуклеус подковообразной формы располагается в верхней части тела; сократительная вакуоль – сразу под перистомом.

Epistylis hentscheli Kahl, 1935 (Приложение III, фото 7). Высота колоний достигает 3 мм. Длина основного стебля (до ветвления) – 1,3 мм; толщина стебля внизу составляет 21 мкм, наверху (у зооида) – 14 мкм. Диаметр прикрепительного диска – 87 мкм. Стебель полый (в отличие от *E. galea* Ehrenberg, 1831). Внизу (до ~ 10-го ветвления) исчерчен продольно, вверху (у зооидов) – поперечно (Приложение III, фото 7 (3, 6)). Ветвление дихотомическое, но зооиды располагаются на разной высоте (в отличие от *E. plicatilis*) (Приложение III, фото 7 (1)). Размер зооида 179-190 × 55-62 мкм, диаметр перистома 68-75 мкм. Зооид слегка асимметричен. Стенки в средней части параллельны. Сокращается, «наползая» в нижней части на стебель. Хорошо заметна исчерченность пелликулы. Перистомальный диск слегка выпуклый, иногда с заостренным центром. Макронуклеус широко подковообразный, огибает вокруг буккальную воронку. Сократительная вакуоль расположена в верхней части зооида, на вентральной стенке, под перистомальным валиком (Приложение III, фото 7 (4, 5)).

Periacineta cf. *buckei* (Kent, 1881) (Приложение III, фото 8 (4, 6)). Высота особи со стеблем – 48 мкм. Тело трапециевидное, сильно латерально уплощено, с небольшим утолщением в центре. Размер тела – 37-40×48-51 мкм. Длина стебелька меньше высоты тела – 8 мкм, ширина – 6 мкм. Диаметр прикрепительного диска 15 мкм. Макронуклеус крупный, круглый, диаметром 19 мкм. Два пучка булавовидных щупалец длиной 17-38 мкм (сокращ.) расположены в апикальной части особи немного по бокам. Наблюдали у разных особей от 2 до 4 сократительных вакуолей по верхнему краю тела. Этим вид отличается от похожей на него *Acineta gammari* (Penard, 1920), у которой, в отличие от обнаруженной нами суктории, всего 1 сократительная вакуоль. Многие авторы (Довгаль, 2013) указывают, что это полиморфный вид, поэтому видимо, форма тела найденного нами вида не совсем совпадает с указанными в литературе. Является перифитонным видом и комменсалом жуков.

Заслуживает внимания факт, что виды *E. chrysemydis* и *E. hentscheli* являются индикаторами α-мезосапробной зоны: их индексы сапробности 3,0 и 2,8, соответственно. Массовое развитие данных видов в перифитоне озера

еще раз свидетельствует о высоком содержании органического вещества в воде.

6.3. Состояние среды по характеристикам сообществ инфузорий

Оценка изменения состояния среды по инфузориям-индикаторам сапробности. В настоящее время, по сравнению с 1991 г., уровень органического загрязнения заметно вырос (рис. 6.9): сапробность среды в 1991 г. относилась к β - α -мезосапробной зоне (Жариков, Быкова, 2009), в 2013 г. – определено к α -мезосапробной зоне (рис. 6.9А). Это доказывает и распределение количества проб по зонам сапробности (рис. 6.9В), и большой вклад в количественные показатели видов-индикаторов именно этой зоны.

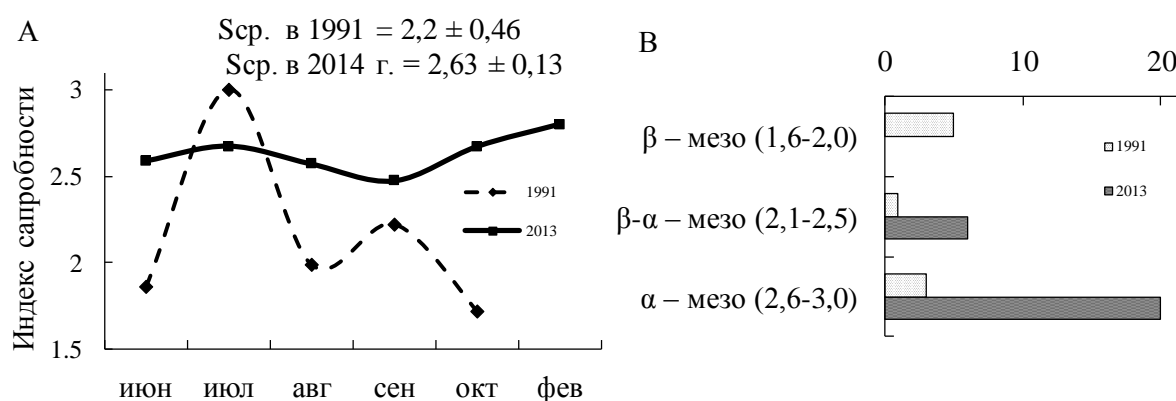


Рисунок 6.9. Изменение индекса сапробности (S) в 1991 и 2013 гг. (А) и распределение числа проб по зонам сапробности (В).
Обозначение: S ср. \pm стандартное отклонение (из: Быкова, 2015).

В 1991 г. 56% всех проб принадлежали β -мезосапробной зоне, а в 2013 г. 77% проб – α -мезосапробной зоне. В 2013 г. по числу видов наиболее представительными оказались индикаторы β - α -мезосапробной (29%) и α -мезосапробной (21%) зон. По вкладу в численность инфузории-индикаторы сапробности распределились следующим образом: индикаторы β -мезосапробной зоны (диапазон индекса сапробности – 1,1-1,5) составили $\approx 9\%$ суммарной численности всех индикаторов, β -мезосапробной ($S = 1,6-2,0$) $\approx 4\%$, β - α -мезосапробной ($S = 2,1-2,5$) – 33%, α – мезосапробной ($S = 2,6-3,0$) – $\approx 52\%$, полисапробной ($S = 3,1-4,5$) – 3,4%. Достоверных различий в уровне органического загрязнения на различных станциях не выявлено (табл.

6.10). При этом в поверхностных горизонтах значения данного показателя максимальны, а его колебания по всей акватории минимальны ($S_{\text{пов}} = 2,65 \pm 0,10$), в отличие от придонных слоев ($S_{\text{дно}} = 2,62 \pm 0,18$). В подледный период отмечалось увеличение сапробности (табл. 6.11). В перифитоне тоже наблюдается массовое развитие колониальных видов индикаторов α -мезосапробности: *Epistylis chrysemydis*, *E. hentscheli*, *E. plicatilis*. Это вполне совпадает с тенденцией в планктоне, где, как уже отмечалось, больший вклад в общую численность (52%) вносят именно виды-индикаторы α -мезосапробной зоны.

Таблица 6.10. Индикация состояния среды по инфузориям-индикаторам сапробности (S) и индексу антропогенного эвтрофирования (ИНЭК) в 2013-2014 гг.

	Станция 1		Станция 2		Станция 3		В целом по станциям		
	пов.	дно	пов.	дно	пов.	дно	Ст.1	Ст.2	Ст. 3
S	2,62	2,63	2,69	2,58	2,64	2,61	$2,62 \pm 0,08^4$	$2,64 \pm 0,12$	$2,63 \pm 0,18$
ИНЭК	1,58 ¹	0,51	0,68	0,87	0,63	0,79	$1,31 \pm 1,50$	$0,78 \pm 0,61$	$0,71 \pm 0,41$
	5079 ²	– ³	4703	–	2379	409	5079	4703	1574

¹ – в первой строке приводятся значения ИНЭК за период открытой воды (июнь-октябрь);

² – во второй строке – за зимний период (февраль);

³ – нет данных;

⁴ – среднее \pm стандартное отклонение.

Таблица 6.11. Сезонная динамика индекса сапробности по инфузориям-индикаторам в 2013-2014 гг.

Период	Сред.	Мин.-макс.
июнь-июль 2013 г.	2,64	2,45-2,74
сентябрь-октябрь 2013 г.	2,57	2,35-2,70
февраль 2014 г.	2,80	2,72-2,93

В общем, за прошедшие 22 года произошли явные изменения уровня органического загрязнения озера в сторону увеличения; при этом его сезонные колебания в период открытой воды заметно сгладились.

Апробирование индекса антропогенного эвтрофирования (ИНЭК) для оценки состояния оз. Б. Васильевское. ИНЭК отражает уровень антропогенной нагрузки на экосистему по степени нарушенности структуры микрзоопланктонного сообщества, состоящего из коловраток и инфузурий (Кренева, 2002; Матишов и др., 2003). Утверждается, что индекс практически не зависит от типа и возраста водного объекта, климатической зоны и стадии естест-

венного эвтрофирования (Матишов и др., 2003). При наличии загрязнения или антропогенного эвтрофирования происходит значительный сдвиг соотношения в сторону инфузорий из-за отставания в росте численности коловраток, несмотря на обилие пищи (ИНЭК принимает высокие значения), в отличие от естественного эвтрофирования, которое происходит медленно; ценоз успевает адаптироваться, и соотношение сохраняется либо незначительно изменяется (Матишов и др., 2003). На разных станциях оз. Б. Васильевское в период открытой воды 2013 г. ИНЭК колебался в поверхностных горизонтах от 0,63 до 1,58, в придонных от 0,51 до 0,87, т.е. в пределах диапазона естественных колебаний (табл. 6.10). От глубоководной ст. 3 к мелководной ст. 1 средний ИНЭК возрастал (табл. 6.10), что, согласно С.В. Крениной (2002) свидетельствует о несколько бóльшей антропогенной нагрузке в районе расположения очистных сооружений. В целом, средний ИНЭК по озеру в летне-осенний период <1 (ИНЭК = 0,78), что характерно для сравнительно чистых водоемов (Кренина, 2002; Матишов и др., 2003) и явно не соответствует реальному состоянию исследуемой нами антропогенно гиперэвтрофной экосистемы оз. Б. Васильевское (Горбунов и др., 2014б). К тому же, не было выявлено достоверной корреляции ИНЭК с индексом сапробности ($r = +0,35$). В придонных горизонтах и у поверхности зимой на ст. 3 (более глубоководной) ИНЭК колебался в пределах 409-5079, что, по мнению (Кренина, 2002), свидетельствует, в первую очередь, о значительном уровне антропогенного эвтрофирования, в то время как, скорее, это связано с токсическим воздействием сероводорода и сульфидов естественного происхождения при стратификации водных масс, к которому коловратки менее устойчивы, чем инфузории. К тому же, увеличение индекса в тысячи раз в зимний период (средний ИНЭК = 3232), по сравнению с летне-осенним (ИНЭК = 0,78), вряд ли свидетельствует о столь резком реальном изменении антропогенной нагрузки в этот период. Таким образом, на примере оз. Б. Васильевское апробирование ИНЭК показало, что данный индекс не отражает реальный уровень эвтрофикации и не может быть достоверным показателем нарушения структуры гидробиоценоза. Возможно, преобладание по численности коловраток над инфузориями в период открытой воды – это результат давно сформировавшихся отношений в условиях длительного естественного и, возможно, даже длительного антропогенного эвтрофирования, к которому компоненты микрзоопланктона успели приспособиться. Кроме того, массовое развитие коловраток может быть спровоцировано и сопутствующим уг-

нетением состояния рачкового зоопланктона в условиях мощного «цветения» (Крючкова, 1989), сопровождающего, как правило, процесс эвтрофирования.

В целом, подводя итог исследованию инфузорий оз. Большое Васильевское, можно утверждать, что сравнительный анализ современного сообщества инфузорий с сообществом более двадцатитрехлетней давности выявил тенденции изменения количественных и структурных показателей сообщества инфузорий, подтверждающих нарастание трофического уровня водоема. Видовой состав инфузорий увеличился вдвое, что никак нельзя объяснить лишь субъективными причинами (а именно, учетом разными исследователями). Возрастание численности инфузорий планктона, увеличение роли более мелких видов, изменение трофической структуры, уменьшение вклада миксотрофов, увеличение вклада инфузорий с бóльшим индексом сапробности среды и т.д. – все это напрямую или опосредованно отражает увеличение трофического статуса водоема и его последствие – «цветение» воды цианобактериями.



Глава 7.

Размерно-таксономическая структура одноклеточного планктона

Общепринято, что состояние водных экосистем ухудшается вследствие техногенных изменений (Vitousek et al., 1997; Wetzel, 2001). Поэтому необходим поиск разнообразных инструментов и методов для оценки состояния, особенностей структуры природных сообществ и условий стабильного развития экосистем (Одум, 1975; Begon et al., 1996; Thibault et al., 2004). Анализ размерного спектра организмов является одним из таких инструментов, позволяющих охарактеризовать все планктонное сообщество целиком, выявить определенные особенности его развития и провести анализ пространственно-временных изменений водных экосистем (Litchman, Klausmeier 2008; Banas, 2011; Andersen et al. 2016). Наиболее продуктивным является комплексный подход, заключающийся в одновременном анализе размерного и таксономического спектров планктонного сообщества (Kamenir et al., 2006). Процессы эвтрофирования, антропогенного загрязнения пресных водоемов оказывают сильное влияние не только на таксономический состав планктонного сообщества, но и на его размерную структуру. Одноклеточные организмы планктона различных размеров имеют различную пищевую ценность и обладают различной доступностью/устойчивостью к выеданию консументами, в первую очередь, метазоопланктоном.

В условиях происходящего глобального изменения климата и вызываемого им эвтрофирования в пресноводных и морских экосистемах (Moss et al., 2011) исследование изменений размерной структуры одноклеточного планктонного сообщества в высокопродуктивном водоеме, происходящих в кратко- и долгосрочной перспективе, имеет существенное научное значение и бу-

дет весьма полезно для анализа особенностей развития пресноводных экосистем.

Общая характеристика размерной структуры планктона в 2013-2014 гг.

Одноклеточный планктон сильно вариабелен в размерном отношении, а объёмы клеток различных таксономических и функциональных групп планктона хотя и перекрываются между собой, но в целом довольно существенно различаются. В течение исследованных периодов 2013-2014 гг. индивидуальные размеры клеток инфузорий изменялись в пределах $204,8-8,39 \times 10^5$ мкм³ (18-29 классы), гетеротрофных бактерий – $0,003-25,6$ мкм³ (2-14 классы), цианобактерий – $0,05-409,6$ мкм³ (6-18 классы), эукариотических водорослей – $6,4-1,05 \times 10^5$ мкм³ (13-26 классы).

Как и следовало ожидать, основной вклад в суммарную численность планктона вносят гетеротрофные бактерии (90-94%), формируя единственный максимум в области 6-7 размерных классов – $0,05-0,2$ мкм³ (Рис. 7.1).

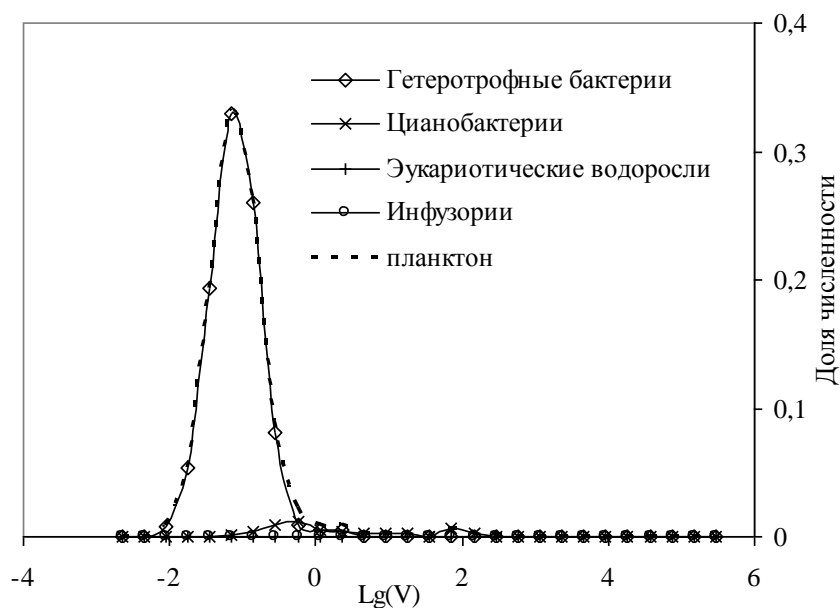


Рисунок 7.1. Размерно-таксономическая структура одноклеточного планктона озера в 2013-2014 гг.

По биомассе размерный спектр планктонного сообщества является многопиковым (рис. 7.2 (цветная вкладка на стр. 48)), с выраженным максимумом в области 16-17 классов ($51,2-204,8$ мкм³). Основной вклад в суммарную биомассу планктона в этой области вносят цианобактерии и зеленые водоросли. Дополнительные, меньшие по величине, пики зарегистрированы в следующих размерных классах – 7 класс ($0,1-0,2$ мкм³, гетеротрофные бактерии); 14 класс ($12,8-25,6$ мкм³, цианобактерии); 21 класс ($1,64-3,28 \times 10^4$ мкм³, диатомовые и зеленые водоросли) (рис. 7.2 (цветная вкладка на стр. 48)). Интересно отметить, что, если в состав основного максимума биомассы пре-

имущественно входят клетки колониальных видов хроококковых цианобактерий, то в минорный пик (14 класс) – нитчатых цианобактерий (рис. 7.5). Среди крупноклеточных фракций небольшой, но важный вклад в размерную структуру планктона вносят инфузории, с максимумами в области 25 и 27 классов ($2,62-5,24 \times 10^4$ мкм³ и $1,05-2,10 \times 10^5$ мкм³, соответственно) (рис. 7.2 (цветная вкладка на стр. 48)).

В целом, в исследованный период основу биомассы планктонного сообщества озера (65%) составляли клетки объемом 51,2-409,6 мкм³ (16-18 классы), независимо от их таксономической принадлежности, хотя и с явным преобладанием хроококковых цианобактерий.

Так как в исследованном озере четко выделяются мелководные и глубоководная части, то были проанализированы размерно-таксономические спектры планктона на мелководных (ст. 1 и 2) и глубоководной (ст. 3) станциях в период с июня по октябрь 2013 г. и в подледный период (февраль 2014 г.). Как видно из рис. 7.3 (цветная вкладка на стр. 48), в период открытой воды размерные спектры на всех станциях очень близки, пики биомассы находятся в одних и тех же размерных классах и отличаются только соотношением величин основного и минорных пиков. На всех станциях таксономический состав микроорганизмов, формирующих одинаковые пики, идентичен. Таким образом, размерно-таксономическая структура планктона оз. Б. Васильевское в период открытой воды не зависит от глубины станции и остается достаточно стабильной на всей акватории.

В подледный период (рис. 7.3 (цветная вкладка на стр. 48), рис. 7.4) зарегистрированы существенные различия размерно-таксономической структуры планктона на мелководных и глубоководной станциях. На мелководных станциях в структуре сообщества явно выделяются три пика, тогда как на глубоководной размерный спектр носит многопиковый характер. В отличие от периода открытой воды, на обеих станциях повышен вклад мелкоклеточных фракций (клетки объемом менее 13 мкм³) и наиболее крупных (объемом $1,31-4,19 \times 10^5$ мкм³), относящихся к 24-28 классам и представленных преимущественно инфузориями (рис. 7.3 (цветная вкладка на стр. 48), рис. 7.4).

Полученные данные позволяют сделать вывод, что в подледный период глубина станции и, следовательно, мощность оставшейся незамерзшей водной толщи значительно влияют на размерную структуру планктона.

Характер изменения размерного спектра планктона в зависимости от сезона года показан на рис. 7.4. Практически в течение всего безледного периода в размерной структуре планктона преобладают клетки 16-19 классов, а

в подледный период размерный спектр смещается в сторону более мелких клеток, пикопланктонных (или близких к нему) размеров, относящихся к 6-13 классам. Летом (июнь-сентябрь) в планктоне доминируют клетки 16-18 классов, среди которых преобладают цианобактерии. Осенью доминирование смещается в сторону 18-19 классов, в которые, наряду с цианобактериями входят и зеленые водоросли. Кроме того, особенно поздней осенью, увеличивается доля крупных клеток 21-25 классов, в которые входят представители диатомовых и динофитовых водорослей и некоторые виды инфузорий.

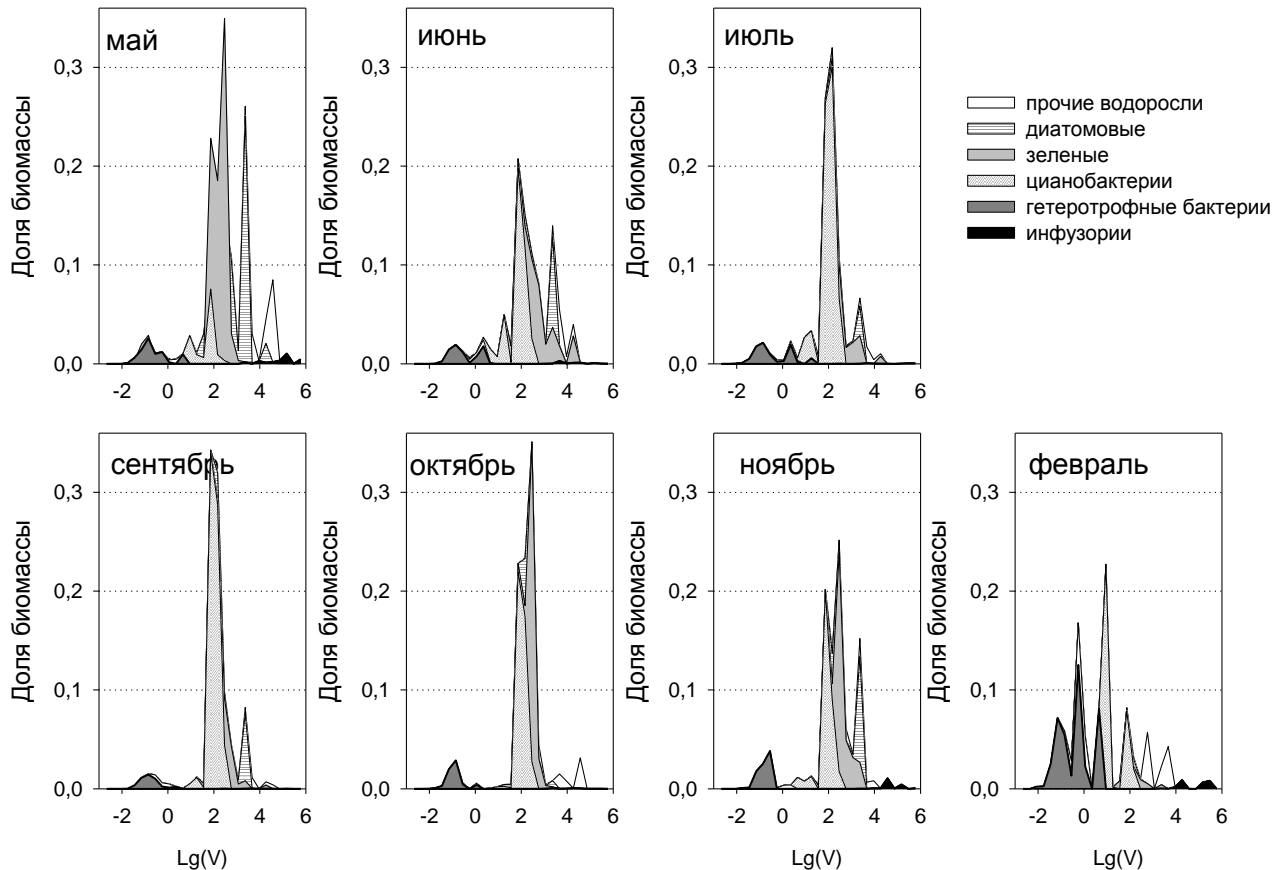


Рисунок 7.4. Сезонные изменения размерной структуры планктона на глубоководной станции в 2013-2014 гг.

Как видно из рис. 7.4, размерный спектр остается достаточно стабильным на протяжении всего периода открытой воды с незначительными изменениями. Замена одного таксона другим происходит без перехода в другой размерный класс. Поэтому, в целом, можно считать, что сезонная сукцессия слабо сказывается на размерной структуре. В целом в течение всего безледного периода в составе планктона 70-85% биомассы планктона формируют клетки, объем которых составляет 50-850 мкм³. В гипертрофном водоеме большая часть важных факторов (определенное сочетание температуры, освещенности, газового режима и т.д.) меняется в узком диапазоне на всем

протяжении периода открытой воды и, очевидно, клетки именно данных размерных классов, независимо от их таксономической принадлежности, получают максимальное экологическое преимущество.

Но при резкой смене условий, что происходит после установления ледового покрова, когда резко снижаются температура, освещенность, концентрация кислорода и т.д., размерная структура резко меняется. При этом повышается вклад мелкоклеточных фракций (клетки объемом менее 13 мкм^3) и наиболее крупных (объемом $1,31-4,19 \times 10^5 \text{ мкм}^3$), относящихся к 24-28 классам и представленных преимущественно инфузориями. Структура становится более разнообразной, без ярко выраженного доминирования какого-либо размерного класса.

Анализ многолетних изменений структуры планктона озера

Для анализа многолетних изменений структуры планктона за 25 лет нами были использованы опубликованные данные о количественном развитии бактериопланктона и инфузорий в оз. Б. Васильевское в 1991 г. (Жариков и др., 2009; Иватин, 2012) и собственные данные соавторов настоящей монографии, Н.Г. Тарасовой и Е.С. Кривиной, по фитопланктону за тот же период. Были рассчитаны средние размерно-таксономические спектры планктонного сообщества за 1991 г. и 2013-2014 гг., по которым и был проведен сравнительный анализ.

Для того, чтобы более корректно сравнить структуру планктона в современный период с данными за 1991 г., весь бактериопланктон был сведен в один размерный класс, соответствующий среднему объему клеток, т.к. за 1991 г. нет данных о размерной структуре бактериопланктона. Как видно из рис. 7.5, вклад бактерий в суммарную биомассу планктона снизился с 20% до 6,5%, а положение пика сместилось от 7 к 6 классу. Возможно, действительно за прошедшие годы произошло некоторое «измельчание» бактериальных клеток в озере при остающейся относительно стабильной численности. Однако, нельзя исключать и того, что выявленные различия (хотя бы до некоторой степени) являются артефактом и объясняются различными методами анализа бактерий в 1991-1992 гг. и в 2013-2015 гг. (см. Глава 2).

Напротив, вклад инфузорий увеличился более чем в 2 раза, и их размерная структура стала более разнообразной, а размерный диапазон расширился (рис. 7.5а). Возможно, частично это связано с недоучетом мелких инфузорий в пробах конца 20 века, но полностью произошедшие изменения не объясняет.

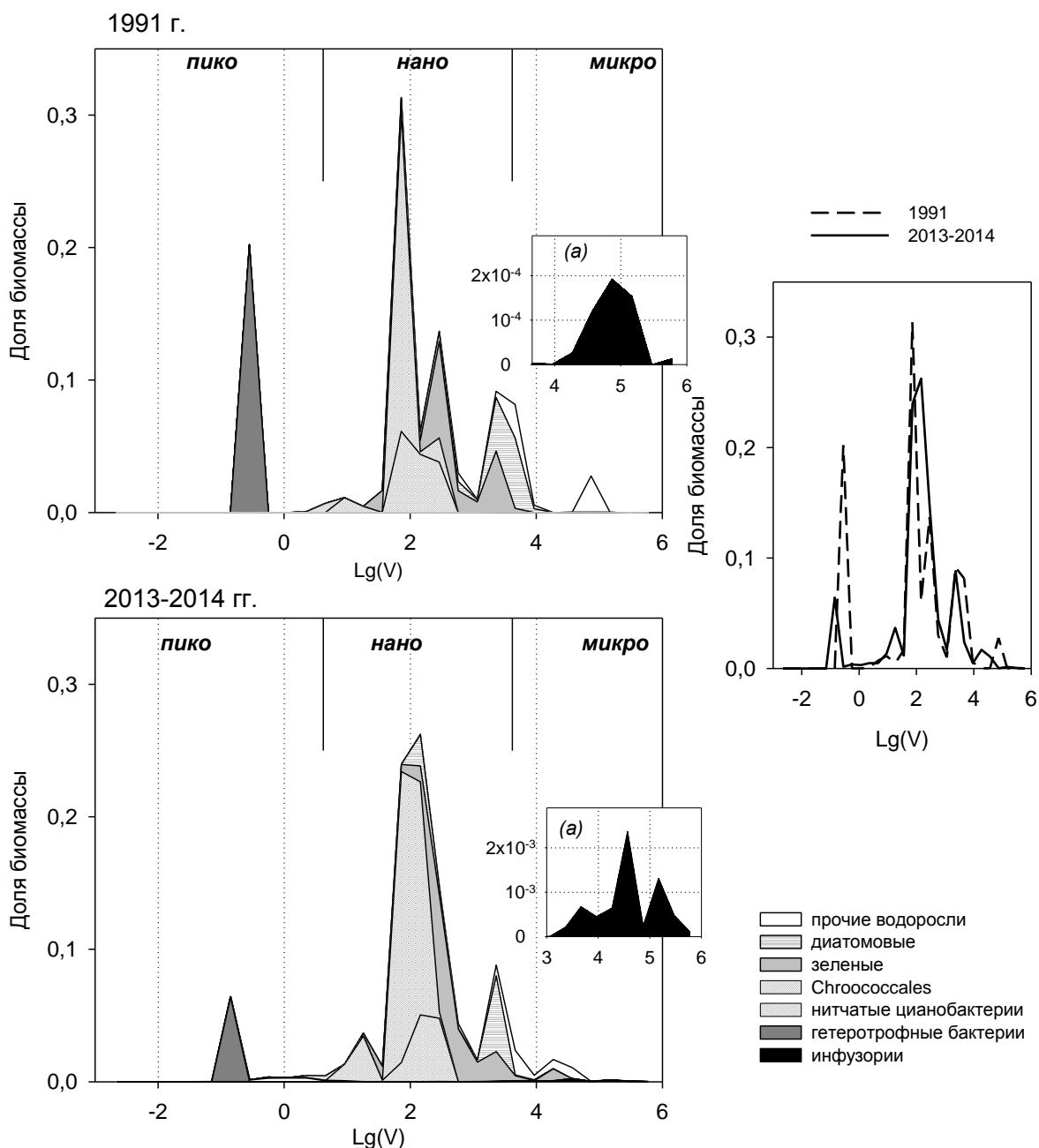


Рисунок 7.5. Размерно-таксономическая структура планктона озера в разные годы. На врезке (а) показан вклад инфузорий в увеличенном масштабе.

Положение основного максимума размерного спектра планктона практически не изменилось – 16 класс в 1991 г. и 16-17 классы в 2013-2014 гг. Более того, в оба периода основу данного максимума составляли цианобактерии. Пик биомассы, соответствующий 21-22 классам и сформированный преимущественно диатомовыми водорослями, снизился с 17% в 1991 г. до 11% в 2013-2014 гг.

Вклад нитчатых цианобактерий и в 1991 г., и в 2013-2014 гг. в суммарную биомассу планктона оставался стабильным – около 16%, при этом в 2013-2014 гг. наблюдалось более четкое разделение крупно- и мелкоклеточ-

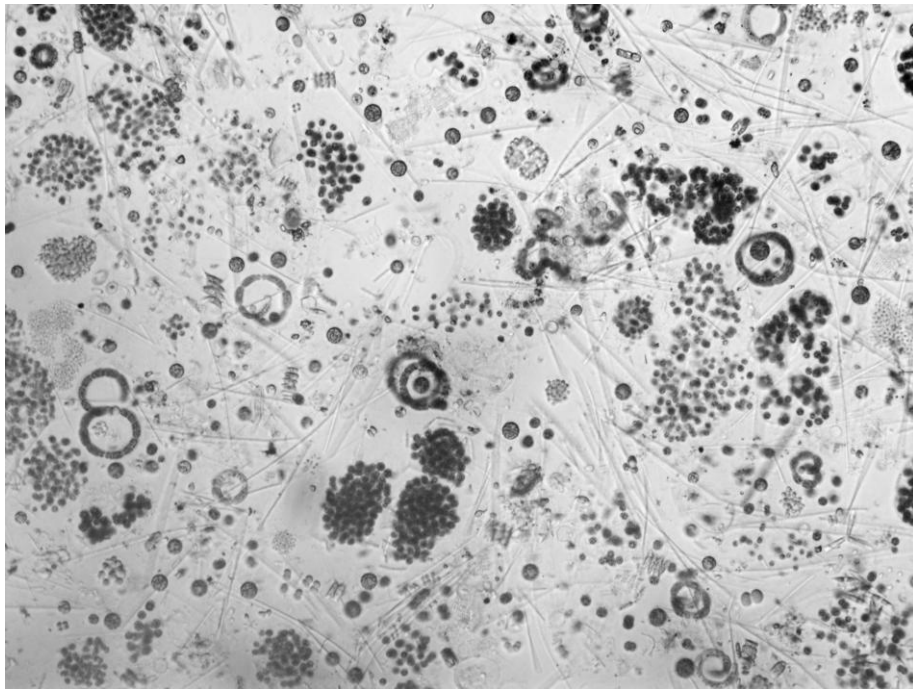
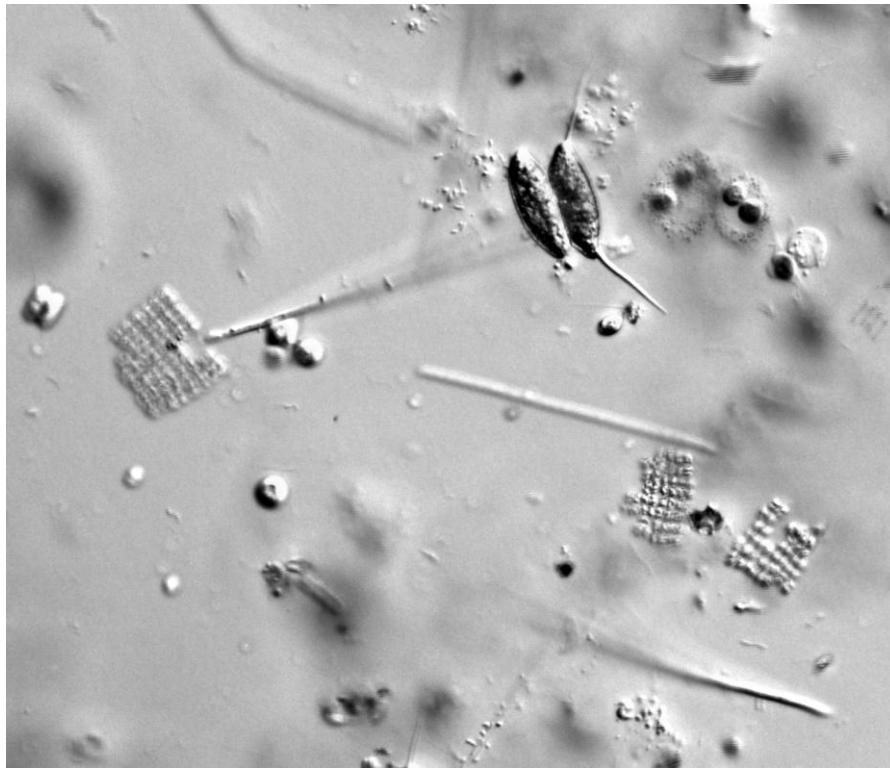
ных фракций с заметным увеличением доли мелкоклеточной фракции, по сравнению с 1991 г. (рис. 7.5). Доля колониальных хроококковых заметно возросла за прошедшие 25 лет, и их размерный спектр сдвинулся в сторону более крупных клеток (рис. 7.5).

Возможно, что все эти различия отражают продолжающийся процесс эвтроирования оз. Б. Васильевское, но также они могут быть объяснены, по крайней мере частично, различной периодичностью отбора в сравниваемые периоды. В целом, несмотря на изменения таксономического состава планктона за более чем 25-летний период (см. Главы 4, 6), его размерный спектр остался почти неизменным со слабыми отличиями, причем часть из них может быть артефактом (рис. 7.5).

Таким образом, в гипертрофном оз. Б. Васильевское за последние 25-30 лет сформировался стабильный размерно-таксономический комплекс одноклеточного планктона, и для значимых изменений в нем необходимо очень резкое изменение экологического состояния. Основу биомассы планктонного сообщества озера (65%) составляют клетки объемом 51,2-409,6 мкм³, независимо от их таксономической принадлежности, хотя и с явным преобладанием хроококковых цианобактерий.

Размерно-таксономическая структура планктона оз. Б. Васильевское в период открытой воды не зависит от глубины станции и остается достаточно стабильной на всей акватории. Сезонные изменения размерного спектра планктона невелики и, при практически постоянном положении максимума, выражаются в увеличении доли наиболее крупных клеток весной и осенью, и наиболее мелких – зимой.

Продолжающиеся увеличение внутренней и внешней биогенной нагрузки, рост уровня продуктивности и изменения видового состава одноклеточного планктона на данном этапе развития экосистемы озера недостаточны для существенного изменения размерного спектра одноклеточного планктонного сообщества.



Клетки фито- и бактериопланктона различных размерных фракций



Глава 8. Метазоопланктон

8.1. Видовой состав и количественное развитие зоопланктона

Первые комплексные исследования Б. Васильевского озера (изучение сезонной динамики и вертикального распределения гидрохимических и гидробиологических параметров) проводились в конце 80-х – начале 90-х гг. XX в. Эти работы позволили оценить трофическое состояние озера в конце 20 века уже как гипертрофное (Номоконова и др., 2001). В результате проведенных исследований зоопланктона в оз. Б. Васильевское было отмечено около 40 видов (Тимохина, Комлева, 1999). Исследования были возобновлены нами после 22-летнего перерыва. В результате проведенных нами работ в 2013-2014 гг. в оз. Б. Васильевское выявлено 76 видов зоопланктона (табл. 8.1). Из них Rotifera – 33 вида (43,4% от общего числа зарегистрированных видов), Cladocera – 22 (28,9%), Cyclopoida – 19 (25%), Calanoida – 2 (2,6%). Наибольшим числом видов отличались Crustacea (43 вида или 56,6%) (табл. 8.1). Полный видовой состав зоопланктона представлен в базе данных «Зоопланктон пелагиали и высшей водной растительности урбанизированного водоема (озера Б. Васильевское, г. Тольятти, Самарская область): видовой состав, количественное развитие и структурные характеристики» (Мухортова, 2019).

В 1991-1992 гг. регистрировались высокие количественные показатели (Тимохина, Комлева, 1999) в оз. Б. Васильевские, где средняя численность зоопланктона составляла 1-4 млн. экз./м³ и биомасса 2,5-8 г/м³ (табл. 8.2).

В период исследований (2013-2014 гг.) среднее удельное число видов гидробионтов, обнаруженных на трех станциях, было практически одинаковым. Значения численности, биомассы, продукции зоопланктона в течение всего периода исследования на трех станциях оз. Б. Васильевское были невысоки и близки по значениям (табл. 8.2). Отдельные виды зоопланктона, оби-

тающие в оз. Б. Васильское, представлены в Приложении III (фото 10).

Таблица 8.1. Видовой состав и встречаемость (Р, %) зоопланктона в оз. Б. Васильевское

№ п/п	Вид	Станция			Р, %	1991-1992 ¹
		1	2	3		
1	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+	+	60	+
-	<i>Asplanchna henrietta</i> Langhans, 1906	-	-	-	-	+
-	<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig, 1854)	-	-	-	-	+
2	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	+	+	+	80	+
3	<i>Brachionus bennini</i> Leissling, 1924	+	+	+	73	
4	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+	+	+	60	+
5	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	+	+	80	+
6	<i>Brachionus nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	+	+	+	40	
7	<i>Brachionus plicatilis</i> O.F. Müller, 1786	+	+	+	40	
8	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	+	+	40	+
9	<i>Brachionus urceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	+	27	
10	<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	-	-	+	7	
11	<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	+	+	+	67	
12	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	47	+
13	<i>Keratella irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	+	+	+	47	
14	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+	+	47	+
15	<i>Keratella serrulata</i> (Ehrenberg, 1838)	+	+	+	27	
16	<i>Keratella testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	-	13	
17	<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	+	+	+	27	
18	<i>Lecane cornuta rotunda</i> (Fadeev, 1927)	-	+	-	7	
19	<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	-	+	-	13	
20	<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	+	+	20	
21	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	-	-	+	7	
22	<i>Platyias patulus</i> (O.F. Müller, 1786)	-	-	+	7	
23	<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925)	+	+	-	13	+
-	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	-	-	-	-	+
24	<i>Trichocerca (D.) bidens</i> (Lucks, 1912)	-	+	-	7	
25	<i>Trichocerca (D.) brachyura</i> (Gosse, 1851)	-	+	-	7	
26	<i>Trichocerca (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	-	-	+	7	
27	<i>Trichocerca (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	-	-	+	13	
28	<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	+	+	+	47	
29	<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	-	+	+	20	
30	<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	+	+	+	40	
31	<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	-	-	+	7	
32	<i>Trichocerca rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	-	+	+	13	
33	<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	-	+	+	13	
34	<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1875)	-	+	+	13	
35	<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	+	-	+	13	
36	<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	-	-	+	7	

37	CLADOCERA	<i>Bosmina (B.) longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	+	7	+	
38		<i>Bosmina (E.) coregoni</i> Baird, 1857	+	+	+	27		
39		<i>Bosmina (E.) crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	+	+	+	20		
40		<i>Bosmina (E.) longispina</i> Leydig, 1860	+	-	+	20		
41		<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862	+	-	-	7		
42		<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	-	-	+	7		
43		<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	+	-	-	7		
44		<i>Chydorus gibbus</i> Sars, 1891	+	-	-	7		
45		<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	+	+	+	67	+	
46		<i>Daphnia cucullata</i> Sars, 1862	+	-	+	20	+	
47		<i>Daphnia galeata</i> Sars, 1864	+	+	+	33		
48		<i>Diaphanosoma mongolianum</i> Uéno, 1938	-	-	+	7		
49		<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	-	-	+	7		
50		<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	-	+	+	13		
51		<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	40	+	
52		<i>Moina macrocopa</i> (Straus, 1820)	+	+	+	53		
53		<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	+	-	13		
54		<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	-	+	+	13		
55		<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	+	33		
56		COPEPODA	<i>Acanthocyclops venustus</i> (Norman et Scott, 1906)	-	-	+	7	
57			<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	+	+	40	
58			<i>Cryptocyclops bicolor</i> (Sars, 1863)	+	+	+	27	
59			<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	-	+	-	7	
60			<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	+	-	13	+
61			<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	-	-	7	
62	<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)		+	-	-	7		
63	<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)		+	+	+	40		
64	<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars, 1863)		+	+	+	47		
65	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)		+	+	+	60		
66	<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)		-	-	+	7		
67	<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)		+	-	+	20		
68	<i>Metacyclops gracilis</i> (Lilljeborg, 1853)		+	+	+	67		
69	<i>Mesocyclops leucarti</i> (Claus, 1857)		+	+	+	60	+	
70	<i>Microcyclops varicans</i> (Sars, 1863)		+	+	+	73		
71	<i>Paracyclops affinis</i> (Sars, 1863)		+	-	+	13		
72	<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)		+	-	-	20		
73	<i>Thermocyclops dybowskii</i> (Lande, 1890)		+	-	-	7		
74	<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)		+	+	+	73	+	
75	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)		+	+	+	20		
76	<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)		+	+	+	20		
77	Copepodit Calanoida		+	+	+	60	+	
78	Copepodit Cyclopoida		+	+	+	100	+	
79	Nauplii Calanoida		+	+	+	73	+	
80	Nauplii Cyclopoida		+	+	+	100	+	

¹ – данные по: Тимохина, Комлева, 1999.

Таблица 8.2. Статистические характеристики основных экологических параметров развития зоопланктона оз. Б. Васильевское

Показатель	Станция 1	Станция 2	Станция 3
Удельное число видов, шт ¹	$\frac{18,4 \pm 1,3^2}{14,8-22,0^3}$	$\frac{17,0 \pm 2,4}{10,5 \pm 23,5}$	$\frac{15,1 \pm 1,6}{10,7 \pm 19,4}$
Численность, тыс. экз./м ³	$\frac{266,4 \pm 49,2}{129,8-402,9}$	$\frac{192,2 \pm 38,8}{84,4 \pm 300,0}$	$\frac{162,4 \pm 25,8}{90,9 \pm 233,9}$
Биомасса, г/м ³	$\frac{1,2 \pm 0,4}{0,2 \pm 2,2}$	$\frac{0,7 \pm 0,2}{0,1 \pm 1,2}$	$\frac{0,8 \pm 0,2}{0,3 \pm 1,3}$
Суточная продукция, кал/(м ³ ×сут)	$\frac{57,7 \pm 33,3}{34,7 \pm 150,3}$	$\frac{53,7 \pm 7,3}{33,6 \pm 73,9}$	$\frac{45,1 \pm 13,1}{8,8 \pm 81,3}$
Индекс сапробности Пантле-Букк	$\frac{1,8 \pm 0,1}{1,4-2,2}$	$\frac{1,7 \pm 0,1}{1,3 \pm 2,1}$	$\frac{1,8 \pm 0,1}{1,6-2,0}$
Численность (над чертой, тыс. экз./м ³) и биомасса (под чертой, мг/м ³) ⁴		$\sim 2647,8$ $\sim 4671,6$	

¹ – число видов в пробе;

² – среднее ± стандартная ошибка среднего;

³ – 95% доверительный интервал;

⁴ – данные за 1991 г. по: Тимохина, Комлева, 1999.

В период исследования в планктоне озера встречались типично теплолюбивые эвритопные виды, которые являются обычными для мезотрофных или умеренно эвтрофных водоемов (Лазарева, 2010; Ривьер, 2012; Столбунова, 2006). В феврале, кроме них, регистрировались и холодолюбивые виды, такие как: *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, которые были встречены в озере только в подледный период, в весенних пробах (середина мая) их не было. Известно, что при низких температурах (1-3°C) и в присутствии кислорода диаптомусы размножаются и медленно растут всю зиму, а весной показатели их количественного развития достигают максимума (Салахутдинов, 2003; Ривьер, 2012). Возможно, их отсутствие в составе зоопланктона в ранневесенний период связано с тем, что перед освобождением водоема ото льда (конец марта) насыщение кислородом в нем было очень низким (0,5%). Кроме того, только зимой в озере встречался типично эвритермный вид *Daphnia cucullata*. Он является фильтратором, и его отсутствие в водоеме в летний период связано с активным «цветением» озера практически в течение всего периода открытой воды: крупные колонии цианобактерий не могут быть использованы данным видом в качестве пищевого объекта. Несмотря на то, что синезеленые водоросли преобладают в составе фитопланктона и зимой, пока-

затели их количественного развития в это время значительно ниже, колонии значительно меньше. Это подтверждает предположение (Николаев, 1977; Горлачев, 1972), что в антропогенно эвтрофированном водоеме пищевой фактор оказывает большее влияние на развитие гидробионтов, чем температурный.

Интересной особенностью зоопланктона оз. Б. Васильевское выступает развитие видов р. *Moina*, обитающих преимущественно в малых временных водоемах и небольших озерах, где их присутствие указывает на сильное эвтрофирование вод (Смирнов, 1976).

Несмотря на пространственную однородность, было выделено три основных сезонных видовых комплекса зоопланктона оз. Б. Васильевское (рис. 8.1): раннелетний-позднеосенний, летне-осенний и зимний.

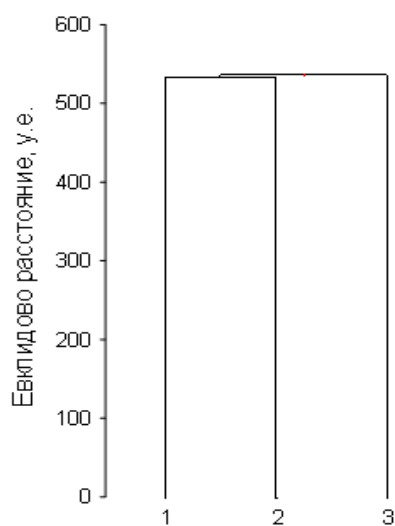


Рисунок 8.1. Дендрограмма (евклидово расстояние, метод Варда) сообществ зоопланктона оз. Б. Васильевское.
1 – раннелетний-позднеосенний, 2 – летне-осенний, 3 – зимний.

Раннелетний-позднеосенний видовой комплекс, характерный для стартового (начало июня) и терминального (середина октября) этапа развития зоопланктона озера, представлен коловратками *Brachionus bennini* и *B. diversicornis*, а также ракообразными *Chydorus sphaericus*, *Moina brachiata*, *M. macrocopa*, *Scapholeberis mucronata* и *Metacyclops gracilis*. Летне-осенний комплекс объединяет виды, характерные для периода активного развития зоопланктона (июль-сентябрь). Среди них коловратки *B. angularis* и *B. diversicornis*, веслоногие рачки *Microcyclops varicans*, *Thermocyclops oithonoides*. Зимний видовой комплекс озера представлен коловратками *Filinia terminalis*, *Trichocerca capucina*, ветвистоусыми рачками *Bosmina coregoni*, *C. sphaericus* и *Daphnia cucullata*, которые получают активное развитие за счет улучшения кормовой базы (при снижении уровня цветения воды в озере).

Биоценотические параметры зоопланктона. Биологическое разнообразие зоопланктона, оцениваемое по индексу Шеннона (по численности и биомассе), было достаточно вариабельным, и изменялось от 1,3 до 2,7, что соответствует мезотрофно-эвтрофному типу водоема (Андроникова, 1996). Индекс Бергера-Паркера – одна из часто используемых мер доминирования – выражает относительную значимость наиболее обильного вида. Его средний показатель для озера (0,3) означает небольшое разнообразие при высокой степени доминирования.

Коэффициент трофности (Мяэметс, 1980) (ср. значение для озера 6,56) позволяет оценить трофический статус озера как гиперэвтрофный. По литературным данным (Patalas, 1972; Мяэметс, 1980; Лазарева, 2010), на первых этапах эвтрофирования показана положительная корреляция между численностью ракообразных, фаунистическим коэффициентом трофности зоопланктона и содержанием хлорофилла *a* (Горбунов и др., 2014б). В оз. Б. Васильевское нами была установлена обратная зависимость между индексом трофности и численностью ракообразных ($-0,54$; $p < 0,05$), а корреляционной связи с хлорофиллом *a* не выявлено, что указывает на нестабильную ситуацию в сообществе зоопланктона антропогенно урбанизированного водоема. Проведенный сапробиологический анализ оз. Б. Васильевское с использованием зоопланктёров, позволяет отнести воду в нем к β -мезосапробной зоне (умеренно загрязненная) (табл. 8.2).

В статье А.Ф. Тимохиной и Т.Е. Комлевой (1999) рассчитанные ими индексы сапробности свидетельствовали, что независимо от сроков и места наблюдений, они колебались от 1,5 до 1,98, т.е. были в пределах бета-мезосапробной зоны, что не соответствовало реальности. По данным авторов (Тимохина, Комлева, 1999; Тимохина, Бычек, 1995; Тимохина, 2000), следует заметить, что метод Сладечека, используемый ими ранее для оценки качества воды в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, также не давал ожидаемых результатов. Вероятно, это связано с тем, что степень сапробности видов-индикаторов загрязнения, указанная Сладечком, не может быть использована как универсальный показатель для всех районов, в том числе для средней части волжского бассейна (Тимохина, Комлева, 1999; Тимохина, Бычек, 1995; Тимохина, 2000).

8.2. Взаимосвязь фито- и зоопланктона

Среднее удельное число видов фито- и зоопланктона в различных частях водоема (ст. 1, ст. 2, ст. 3) было практически одинаковым. Для фитопланктона оно составляло $76 \pm 70,07/64,88-87,11$ (среднее значение $\pm 95\%$ доверительный интервал / пределы изменения), для зоопланктона – $17 \pm 2,41/10,5-23,50$. Максимальное значение этого показателя для фитопланктона было в июне (94-110 видов, разновидностей и форм водорослей), минимальное – в феврале (41-47); для зоопланктона наибольшее – в сентябре (20-29), наименьшее – в июне (13-19) и феврале (9-21).

Степень сходства видового состава фитопланктона была высока как в пространственном, так и в временном аспекте, по сравнению с зоопланктоном. Средний коэффициент Серенсена ($K_{ср}$) составил для фитопланктона $69 \pm 9/67-71$, для зоопланктона был значительно ниже – $K_{ср} = 35 \pm 18/10-71$ во многом из-за специфического видового состава зимнего зоопланктона.

Сходство фито- и зоопланктона в пространственном и временном аспекте представлены в виде плеяд Терентьева (рис. 8.2).

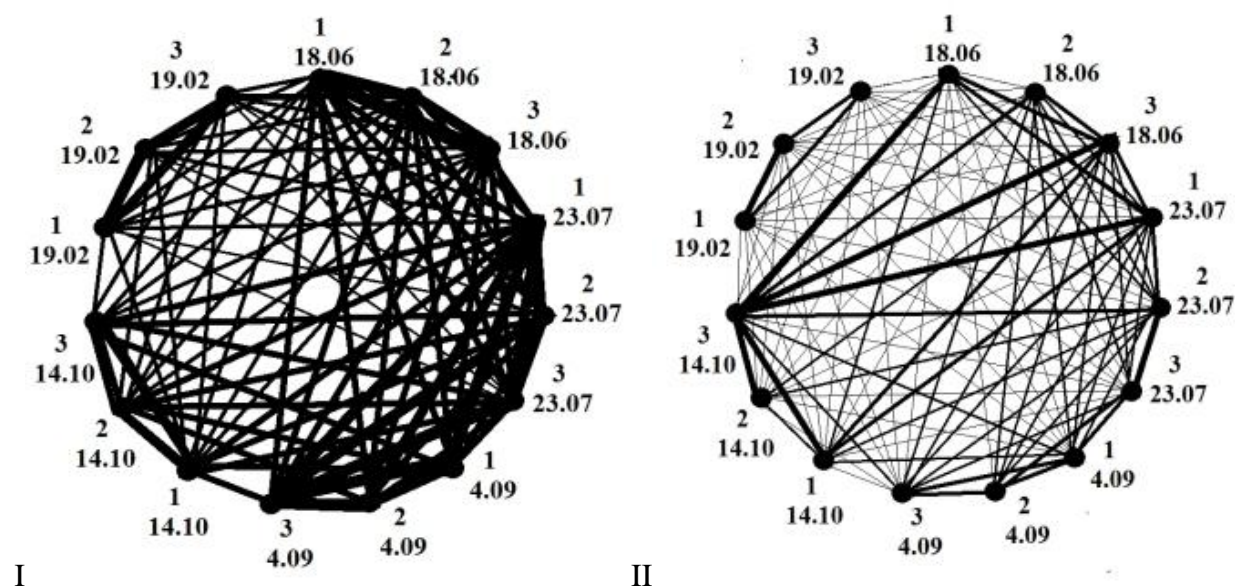


Рисунок 8.2. Представление видового состава фито- (I) и зоопланктона (II) на различных станциях (1, 2, 3) в виде плеяды Терентьева на основании коэффициента Серенсена ($n=30$). Диапазон коэффициентов сходства: А – 0-40% (—), Б – 41-50% (—), В – 51-60% (—), Г – 61-80% (—), Д – 81-100% (—).

Исходя из степени сродства видового состава фитопланктона в составе плеяды Терентьева (рис. 8.2, I), можно выделить 4 основных блока: 1) ранне-

летний (сем. *Oocystacea* (Pb=79%), *Chlorellaceae* (Pb=86%), *Scenedesmaceae* (Pb=100%), *Botryococcaceae* (Pb=72%), *Coelastraceae* (Pb=72%)); 2) позднелетний-раннеосенний (сем. *Scenedesmaceae* (Pb=100%). Среди цианобактерий преобладали сем. *Pseudanabaenaceae* (Pb=100%), *Anabaenaceae* (Pb=100%) и *Phormidiaceae* (Pb=100%)); 3) позднеосенний (сем. *Scenedesmaceae* (Pb=100%), *Navicula* (Pb=79%), *Nitzschia* (Pb=73%), *Fragellaria* (Pb=73%)) и 4) зимний (*Navicula* (Pb=73%), *Nitzschia* (Pb=73%), *Fragellaria* (Pb=73%), *Cryptomonas* (Pb=47%)) (рис. 8.2). Каркас каждого из блоков представляет собой конгломерацию станций определенного времени отбора проб. Блоки 1 и 2 наиболее близки и при допустимом диапазоне сходства 50% и более образуют единую ассоциацию, 3 и 4 можно обозначить как наиболее независимые и «самостоятельные».

В составе плеяды Терентьева по зоопланктону (рис. 8.2, II) можно выделить 3 автономных блока: 1) раннелетний-позднеосенний видовой комплекс: *Brachionus bennini* Leissling, 1924 (Pb = 73%), *B. diversicornis* (Daday, 1883) (Pb = 80%), *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) (Pb = 67%), *Moina brachiata* (Jurine, 1820) (Pb = 40%), *M. macrocopa* (Straus, 1820) (Pb = 53%), *Scapholeberis mucronata* (O. F. Müller, 1776) (Pb = 33%), *Metacyclops gracilis* (Lilljeborg, 1853) (Pb = 67%);

2) летне-осенний комплекс: *B. angularis* Gosse, 1851 (Pb = 80%), *B. diversicornis* (Pb=80%), *Microcyclops varicans* (Sars G.O., 1863) (Pb = 73%), *Thermocyclops oithonoides* (G.O. Sars, 1863) (Pb = 71%);

3) зимний комплекс: *Filinia terminalis* (Plate, 1886) (Pb = 67%), *Trichocerca capucina* (Wierzejski & Zacharias, 1893) (Pb = 47%), *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857 (Pb = 27%), *C. sphaericus* (Pb = 67%), *Daphnia (Daphnia) cucullata* G.O. Sars, 1862 (Pb = 20%). Как и в случае с фитопланктоном, наиболее «жесткие» связи внутри каждого комплекса отмечались между станциями одного и того же периода отбора.

Анализ сезонной динамики показателей количественного развития фито- и зоопланктона показал, что в летний период (июнь – первая половина июля), когда происходит наиболее интенсивный прогрев воды (больше 20°C), начинается активное развитие наиболее мелкоклеточных цианобактерий (рис. 8.3). Основная роль в формировании численности и биомассы принадлежала *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk. (здесь и далее численность составляла 142-270 млрд. кл/м³, биомасса – 0,51-0,11 г/м³) (М-тип) и нитчатым безгетероцистных водорослям S₁-типа (*Phormidium molle* (Kütz.) Gom. (38-127 млрд. кл/м³, 0,86-2,58 г/м³), *Planktolyngbia limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn.

et Cronb. (6-11 млрд. кл/м³, 0,08-0,13 г/м³). В зоопланктоне в этот период по численности преобладали коловратки (<100 тыс. экз./м³, 0,3-0,7 г/м³) (рис. 8.2). Массовыми видами по численности были коловратки, а именно, фильтраторы (вертикация) *B. diversicornis* (40-44 тыс. экз./м³, >0,11 г/м³) и зоофаги (добычу не преследуют) *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850 (<30 тыс. экз./м³, ~ 0,71 г/м³), а также копеподы (хвататели, зоофаги) *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) (<14 тыс. экз./м³, 0,56 г/м³). По биомассе преобладали копеподы собиратели (эврифаги): *Eucyclops macrurus* (Sars, 1863), *E. serrulatus* (Fischer, 1851) (2,5-5 тыс. экз./м³, 0,1-0,3 г/м³) и *M. gracilis* (<65% всей биомассы зоопланктона), которые могут употреблять в пищу простейших, ракообразных, водорослей (размером до 25 мкм), детрит и др. Количество ветвистоусых рачков фильтраторов (*C. sphaericus*, *M. brachiata* и *M. macrocopa*), было невелико, в связи с тем, что они избегают слоев с высокой концентрацией синезеленых водорослей с плотными слизевыми чехлами.

В позднелетний–раннеосенний период (вторая половина июля–сентябрь) численность фитопланктона понижается, а биомасса, напротив, возрастает (рис. 8.2). В этот период активно развивались более крупноклеточные виды М-типа (*Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. (87-165 млрд. кл/м³, 3,38-10,22 г/м³), *M. wesenbergii* (Komárek) Komárek (30-48 млрд. кл/м³, 5,97-9,61 г/м³), которые даже при меньшей численности дают более высокие значения биомассы, чем их предшественники. Показатели количественного развития представителей других отделов водорослей (Cyanoprokaryota, Bacillariophyta и др.) в этот период достигают своего минимума (рис. 8.3). Численность и биомасса зоопланктона возрастает, в связи с тем, что *M. aeruginosa* и *M. wesenbergii* могут выступать в качестве полноценного корма для них в случае, если размеры их колоний не превышают 100 мкм (рис. 8.3). Однако по мере усиления «цветения» воды, при увеличении размеров колоний водорослей, численность зоопланктона начинает уменьшаться. Доля копепод собирателей (эврифагов) (>20%) становится меньше, но при этом увеличивается вклад (<10%) коловраток фильтраторов (<200 тыс. экз./м³, <0,9 г/м³), так как в этот период регистрировались новые виды родов *Trichocerca*, *Polyarthra* и др. Биомасса при этом остается стабильно высокой, в основном за счет развития еще копепод (хвататели, зоофаги) *T. oithonoides* (50-60 тыс. экз./м³, <0,2 г/м³), *M. varicans* (40-50 тыс. экз./м³, <0,1 г/м³), но уже становится виден вклад (<10%) кладоцер первичных фильтраторов (<0,3 г/м³), например, за счет *M. brachiata* (30-33 тыс. экз./м³, <0,15 г/м³) и *M. macrocopa* (25-30 тыс. экз./м³, <0,14 г/м³). Соответственно, напряженность трофических взаимоотно-

ношений между сообществами возрастает. В сентябре кривые численности фито- и зоопланктона проходят через так называемую «точку равновесия» напряженности трофических взаимоотношений между сообществами (рис. 8.3).

Осенний период (октябрь) характеризуется уменьшением и численности, и биомассы фитопланктона, за счет понижения активной вегетации *M. aeruginosa* (38-46 млрд. кл./м³, 2,34-2,82 г/м³) и *M. wesenbergii* (11-21 млрд. кл./м³, 2,21-4,24 г/м³) (рис. 8.3). В состав доминирующего комплекса фитопланктона в этот период начинает входить зеленая водоросль *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Gréb. (11-14 млрд. кл./м³, 2,82-3,58 г/м³). Общее видовое богатство увеличивается за счет повышения обилия зеленых и диатомовых водорослей.

В этот период отмечается снижение общей численности и биомассы зоопланктона, но, как и в раннелетний период, доминируют также ракообразные (вклад <65 % обилия зоопланктона) и коловратки (<35%), но, по сравнению с июнем, в целом их доля становится меньше 20% (рис. 8.3). В этот период отмечается появление первого вида *D. (D.) cucullata* (5 тыс. экз./м³, ≤ 0,07 г/м³). Но по численности и биомассе среди ракообразных преобладают copepody (хвататели, зоофаги) *T. oithonoides* (≤ 33 тыс. экз./м³, <0,02 г/м³) и собиратели (эврифаги) *E. serrulatus* (30 тыс. экз./м³, ≤0,02 г/м³). Из коловраток фильтраторов (вертикация) регистрируются и доминируют только виды родов *Brachionus* (≤60 тыс. экз./м³, ≤0,12 г/м³) и *Keratella* (≤33 тыс. экз./м³, ≤0,03 г/м³).

В зимний период (февраль) показатели обилия фитопланктона были минимальны (рис. 8.3). Отличительной особенностью этого периода был значимый вклад криптофитовых водорослей в общее видовое богатство. По численности в этот период преобладала нитчатая синезеленая *P. limnetica* (24-49 млрд. кл./м³), по биомассе – *P. limnetica* (0,29-0,59 г/м³) и криптофитовая водоросль *Cryptomonas ovata* Ehr. (0,11-0,17 г/м³). Показатели обилия зоопланктона естественно снижаются, даже при минимальном уровне «цветения» воды в озере, но они достаточно высоки, по сравнению с обилием в октябре, за счет улучшения кормовой составляющей (рис. 8.3). Вклад в зимний планктон дают преимущественно достаточно крупные ракообразные (≤67%) и коловратки (≤30%). Преобладают теплолюбивые кладоцеры (первичные фильтраторы) виды рода *Bosmina* (≤32 тыс. экз./м³, ≤0,16 г/м³) и *D. (D.) cucullata* (5 тыс. экз./м³, ≤1,13 г/м³), а также первые каляниды (фильтраторы, альго- и детритофаги) рода *Eudiaptomus* (≤8 тыс. экз./м³, ≤0,37 г/м³). Среди коловраток

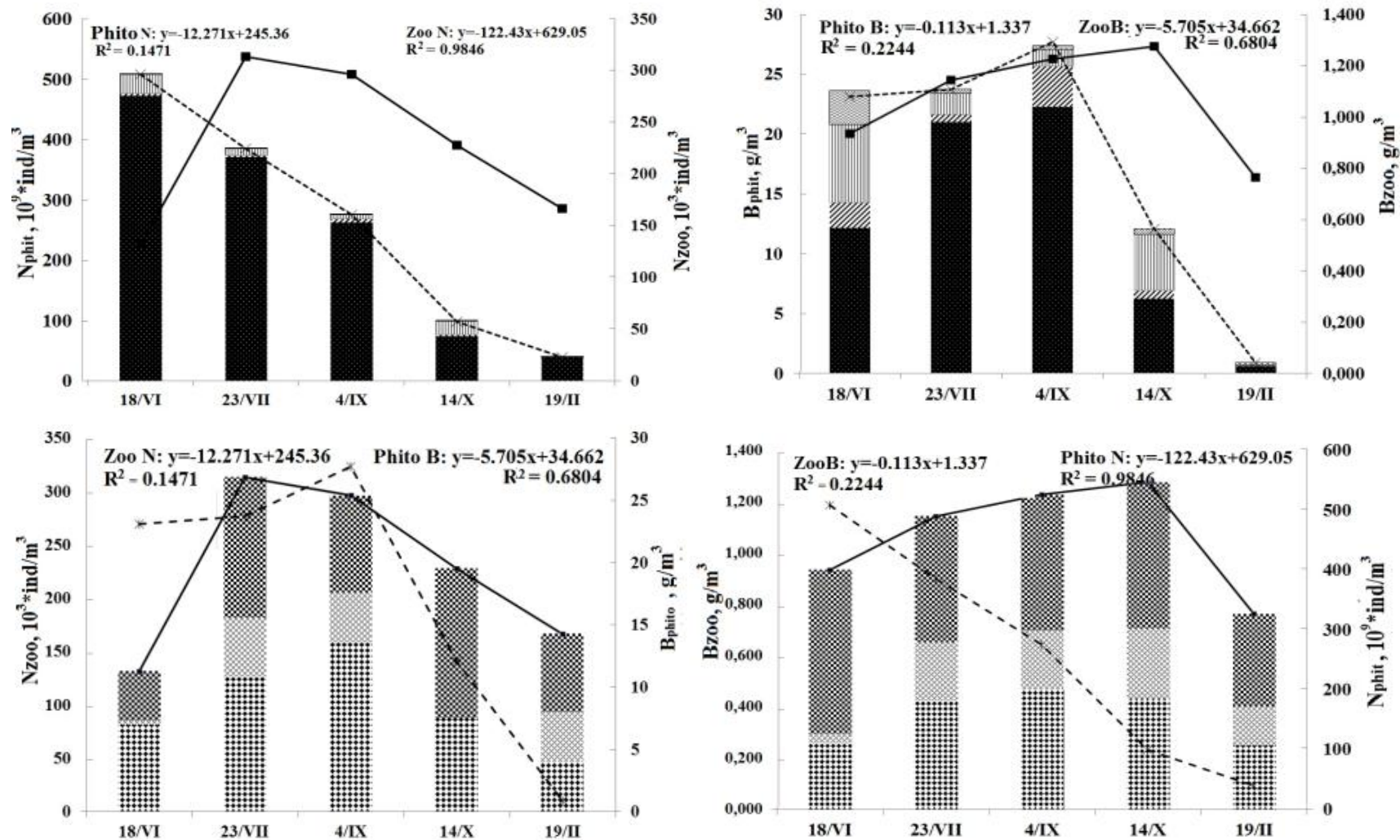


Рисунок 8.3. Общая численность (N), биомасса (B) и вклад различных групп фито- и зоопланктона оз. Б. Васильевское (n=30). Примечание: – Cyanoprokaryota, – Bacillariophyta, – Chlorophyta, – Прочие, – Phito (фитопланктон), – Rotaria, – Cladocera, – Copepoda, – Zoo (зоопланктон).

регистрировались *Filinia terminalis* (<12 тыс. экз./м³, $\leq 0,05$ г/м³) и виды рода *Keratella* (≤ 11 тыс. экз./м³, $\leq 0,01$ г/м³).

Отношение биомассы зоо- и фитопланктона оз. Б. Васильевское колебалось в пределах от $0,41 \pm 0,1 / 0,11 - 0,52$ до $0,59 \pm 0,1 / 0,4 - 0,64$ в зависимости от времени года, что соответствует гиперэвтрофному типу вод. Средняя за период наблюдения биомасса составила $17,54 \pm 10,42 / 4,12 - 6,94$, что согласно Н.С. Трифионовой (1990), также соответствует гиперэвтрофному типу. Индекс сапробности Пантле-Букка, рассчитанный по фито- ($2,19 \pm 0,2 / 0,15 - 3,36$) и зоопланктону ($1,8 \pm 0,1 / 1,4 - 2,2$), позволил охарактеризовать данный водоем как β -мезосапробный, умеренно загрязненный с III классом качества вод.

Для определения силы взаимосвязи фито- и зоопланктона и выявления наиболее значимых факторов окружающей среды был применен ранговый непараметрический корреляционный анализ. На основании наиболее значимых и достоверных взаимосвязей была построена корреляционная плеяда Терентьева оз. Б. Васильевское (рис. 8.4). При анализе среди абиотических факторов среды мы выбрали в качестве вершин графов отношение азота и фосфора и pH среды как наиболее статистически значимые ($r = < 0,50$).

Озеро Б. Васильевское – мелководный полимиктический водоем с равномерно высокой концентрацией биогенных элементов в каждой его части (Горбунов и др., 2014б). В пространственном аспекте сообщества и фито-, и зоопланктона были однородны и имели высокие показатели сходства.

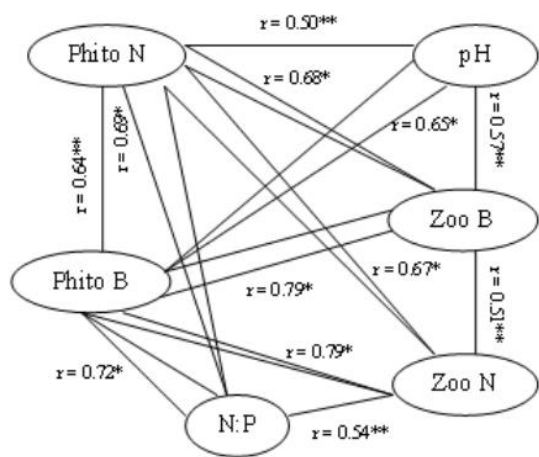


Рисунок 8.4. Корреляционная плеяда показателей фито-, зоопланктона и абиотических компонентов оз. Б. Васильевское (n=30).

Примечание: Phito N – численность фитопланктона, Phito B – биомасса фитопланктона, Zoo N – численность зоопланктона, Zoo B – биомасса зоопланктона, pH – показатель среды, N:P – соотношение азота и фосфора, r – корреляция Спирмана ($r < 0,50$), * – Тест Манна-Уитни при $p < 0,05$, ** – Тест Манна-Уитни при $p < 0,01$.

Альгофлора планктона отличалась высоким видовым богатством, по флористическому составу ее можно было охарактеризовать как зелено-диатомово-синезеленую. Видовой состав зоопланктона был, напротив, весьма беден. По видовому богатству преобладали ракообразные и коловратки. В общих чертах таксономическая структура фито- и зоопланктона соответствует таковой в высокотрофных гидробиоценозах уже достаточно давно сфор-

мированных водных экосистем, например, в оз. Неро (Ярославская область), Яицких озерах (Самарская область), ряде пойменных озер Оренбургской области, озерах Белоруссии и др. (Крючкова, 1989; Тимохина, Комлева, 1999; Трифонова, 1990; Столбунова, 2006; Малышева и др., 2018).

В сезонном аспекте видовой состав планктонных сообществ был более разнороден. Каждый самостоятельный комплекс фитопланктона соответствовал определенному этапу сезонной периодичности и последовательной смене гидро-климатических фаз. Видовой состав раннелетнего и осеннего комплекса альгоценозов отличался от классической «модели планктонных экологических групп» (PEG-модели) сезонной сукцессии некоего озера (Sommer et al., 1986), что вероятно, было связано с высоким трофическим статусом водоема (Корнева, 2015).

На зоопланктон повышение трофности водоема оказывало косвенное влияние через фитопланктон. Интенсивное развитие синезеленых водорослей М- и S₁-типа, связанное с эвтрофированием водоема, привело к выделению 3 сезонных комплексов зоопланктона, смена которых совпадала с изменением главенствующих форм синезеленых водорослей. Наиболее ярко это влияние прослеживается в зимний период. В это время комплекс зоопланктона в оз. Б. Васильевское представлен достаточно крупными теплолюбивыми видами ракообразных и коловраток, которые в классической PEG модели обычно получают активное развитие в стадии чистой воды в раннелетний период (Sommer et al., 1986). Известно, что к ключевым факторам, влияющим на развитие водных беспозвоночных, относятся температура и обеспеченность пищей. Так, для стратифицированных глубоководных эвтрофных озер Карелии, Ярославской области и ряда озер Белоруссии была получена прямая зависимость биомассы зоопланктона эпилимниона от температуры и от биомассы водорослей (Trifonova, Makartseva, 2006). Особенностью видового состава зоопланктона в гиперэвтрофном мелководном полимиктическом оз. Б. Васильевское было то, что классический летний комплекс из короткоцикловых ветвистоусых ракообразных и коловраток регистрировался в зимний период, тогда как «холодолобивые» виды ракообразных (циклопы) с более длительным жизненным циклом отмечались в период «теплой» воды. Это, вероятно, было связано с интенсивностью «цветения» воды синезелеными водорослями и специфическим составом кормовой базы.

Средообразующую роль фитопланктона как компонента гидроценоза оз. Б. Васильевское подтверждает также анализ сезонной динамики показателей количественного развития (численности и биомассы) фито- и зоопланктона.

Так, преобладание в фитопланктоне мелкоклеточных синезеленых водорослей М-типа, которым периодически содоминировали нитчатые безгетероцистных водорослей S₁-типа, способствовало тому, что в зоопланктоне большую часть времени преобладали коловратки, оппортунисты с короткими жизненным циклом (Gulyas, 2002; Lansac Toha et al., 2004; Frutos et al., 2006), и копеподы (Монаков, 1998; Лазарева и др., 2003; Лазарева и др. 2007), которые способны доминировать среди прочих таксонов вследствие лучшей приспособленности к высоким концентрациям взвешенных частиц.

В период с июня по сентябрь показатели количественного развития фито- и зоопланктона находились в противофазе, достигая «точки равновесия» напряженности трофических взаимоотношений между сообществами в сентябре. Далее под влиянием сезонных изменений абиотических факторов среды, показатели количественного развития этих сообществ синхронно снижаются. Величина соотношения средней за период наблюдения биомассы зоо- и фитопланктона была невысока и сопоставима с аналогичными показателями в других мелководных гипертрофных водоемах Карелии, Ярославской области, озер Белоруссии (Крючкова, 1989; Столбунова, 2006; Жариков и др., 2009). В крупных стратифицированных водоемах с более низким уровнем трофии вод противофазы краткосрочных циклов динамик планктонных сообществ выражены не столь ярко, а напряженность трофических связей в летний период не столь высока (Trifonova, Makartseva, 2006).

На основании анализа корреляционной плеяды Терентьева сообществ планктона оз. Б. Васильевское можно сказать, что основным средообразующим фактором в гидроценозе является именно фитопланктон, что подтверждается и флористическим, и количественным анализами. Общеизвестно, что факторами, определяющими развитие водных беспозвоночных, являются температура и обеспеченность пищей. Рацион зоопланктона в мелководном полимиктическом гипертрофном оз. Б. Васильевское был представлен практически исключительно синезелеными водорослями.

Анализ влияния абиотических факторов среды показал, что в случае оз. Б. Васильевское температурный триггерный механизм развития водных беспозвоночных не срабатывает, поскольку интенсивное «цветение» синезеленых водорослей приводит к тому, что традиционный состав комплексов «летних» и «зимних» доминирующих видов зоопланктона поменялись местами.

Глава 9.

Проблема «цветения» малых континентальных водоемов и возможные способы борьбы с ним



Массовое развитие цианобактерий в континентальных водоемах, обусловленное их антропогенной эвтрофикацией, вызывает ряд негативных последствий (Reynolds, Walsbby, 1975; Reynolds, 1987; Корнева и др., 2012). При массовом развитии колониальные цианобактерии не потребляются большинством видов зоопланктона, что приводит к разобщению звена первичных продуцентов, к которым относятся цианобактерии, и трофических уровней консументов, и избыточному накоплению в водоемах биомассы цианобактерий, растворимых продуктов их метаболизма и, после их отмирания, продуктов их автолиза. Вызванное естественным отмиранием или вирусным лизисом цианобактерий поступление в воду большого количества растворенной и мелкодисперсной органики вызывает вспышку развития гетеротрофной микрофлоры и формирование гипоксических условий в водной массе. Гипоксия может быть вызвана даже ночным дыханием цианобактерий, поскольку значительная доля выделяемого ими в дневное время кислорода теряется в атмосферу.

Однако гипоксия – еще не самое опасное последствие цианобактериальных цветений. Многие цианобактерии синтезируют дурно пахнущие вещества, например, геосмин, а ряд штаммов, в т.ч. многие обычные возбудители цветения воды, продуцируют различные токсины: микроцистины, афанотоксины и др. (Metcalf, Codd, 2012). Поэтому массовое развитие цианобактерий вызывает снижение качества воды и ее пригодности для использования в питьевых и хозяйственных целях. К столь же неприятным последствиям может приводить и массовое развитие представителей других групп фитопланктона, например, золотистых водорослей, динофлагеллят и др., но в пресных

водоемах «цветения» этих групп водорослей относительно редки, по сравнению с «цветениями» цианобактерий.

Цианобактерии – возбудители цветения воды – представляют собой гетерогенную группу. В функциональной классификации фитопланктона Рейнолдс (Reynolds, 1984) выделил три главные группы эупланктонных цианобактерий: **М** – колониальные хроококковые виды с газовыми вакуолями, в первую очередь виды *Microcystis* s.str., **Н** – нитчатые гетероцистные (азотфиксирующие) виды, в основном представители *Anabaena* s.l., *Aphanisomenon* и *Anabaenopsis*, и **С** – нитчатые безгетероцистные цианобактерии, очень широкая группа, типичными представителями которых являются виды родов *Planktothrix*, *Planktolyngbya*, *Geitlerinema* и *Pseudanabaena*. В дальнейших классификациях группы **Н** и **С** были разбиты на несколько подгрупп (Reynolds et al., 2002). Можно упомянуть также четвертую группу, **К**, включающую мелкоклеточные колониальные виды без газовых вакуолей: *Aphanocapsa* spp., включая «*Microcystis pulverea*» и *Aphanothece*, однако виды этой группы почти никогда не формируют самостоятельных цветений.

Каждая из перечисленных групп имеет свои экологические потребности и различную чувствительность к ключевым гидрологическим факторам (перемешиванию/стратификации, световому голоданию), выеданию зоопланктоном и т.д. Поэтому методы предотвращения и прекращения цветений воды цианобактериями должны разрабатываться с учетом условий в водоеме и доминирования и присутствия организмов тех или иных групп.

Первопричиной чрезмерного развития фитопланктона в водоемах является поступление избыточного количества биогенных элементов, в первую очередь фосфора. Поэтому общепризнанно, что основным и обязательным способом предотвращения любых «цветений» фитопланктона является максимально возможное ограничение поступления биогенов с водосборной территории (O'Sullivan, Reynolds, 2006, Cooke et al., 2005). Но снижение потока биогенов часто не дает немедленного эффекта из-за внутренней биогенной нагрузки, обусловленной запасами биогенов, накопленными в самом водоеме в виде биомассы и в донных осадках. Поэтому, как правило, для быстрого прекращения «цветения», наряду с мероприятиями на водосборе, необходимы те или иные внутриводоемные мероприятия. Их проведение, однако, не может дать длительного эффекта, если не ликвидированы или существенно не ограничены внешние источники поступления биогенов в водоем.

Все внутриводоемные методы условно можно разделить на три главные группы: физические, химические и биологические (биоманипуляции).

Физические методы

Простейшим из физических методов является механическое удаление донных осадков; тем самым предотвращается обратное поступление биогенных элементов (фосфора и азота), накопленных в осадках, в водную толщу (Cooke et al., 2005). Обычно для удаления донных отложений используют различные земснаряды, позволяющие откачивать или отчерпывать на берег илово-водяную пульпу. Однако водная фракция пульпы, которая после отстаивания возвращается в водоем, содержит большое количество растворенных биогенных элементов и тонкого взвешенного вещества и может вызвать вспышку цветения. В прудах часто применяют полное осушение, после чего донные осадки удаляются наземной техникой (например, бульдозерами). Однако такой способ редко применим в естественных озерах и приводит к практически полному разрушению сложившейся экосистемы водоема и низкому биологическому разнообразию экосистемы водоема после его восстановления.

В стратифицируемых озерах определенный эффект может дать механическая дестратификация (Visser et al., 2016), в результате которой: а) увеличивается глубина перемешиваемого слоя, и фитопланктон испытывает световое голодание; б) аэрация придонного слоя приводит к окислению верхнего слоя донных отложений, что, в определенной степени, предотвращает диффузию фосфора из них. Дестратификация может проводиться либо путем откачивания придонной воды в поверхностные горизонты (часто с фонтанированием), либо, наоборот, закачкой воздуха или кислорода в придонный горизонт. В последнем случае достигается, в первую очередь, аэрация гипolimниона, а разрушения термической структуры водоема может не происходить. Предложены также способы закачки в гипolimнион насыщенной кислородом воды из естественных притоков водоема.

Относительно новым способом является ультразвуковое облучение водной толщи (Румянцев и др., 2021). Эта обработка разрушает крупные колонии цианобактерий, разбивая их на короткие филаменты или отдельные клетки, которые, в отличие от колоний, легко поедаются нанофлагеллятами и более крупным зоопланктоном; кроме того, ультразвук разрушает газовые вакуоли цианобактерий и лишает их возможности регулировать свое положение в водном столбе. Однако имеются данные о том, что такая обработка вызывает гибель крупного зоопланктона (дафний) (Lüring, Tolman, 2014). В целом, большая часть данных об эффективности этого метода получена в ла-

бораторных условиях, а в полевых условиях он остается недостаточно апробированным.

Еще одна группа физических методов, тесно связанная с химическими воздействиями – это снижение интенсивности света в водной толще с целью усиления светового голодания фитопланктона, например, внесение в воду соединений, поглощающих свет в области длин волн, используемых фитопланктоном. Это приводит к снижению подводной освещенности, однако малоэффективно для борьбы с видами, способными концентрироваться в поверхностных слоях воды за счет активной подвижности или путем биохимической регуляции плавучести за счет газовых вакуолей (цианобактерии) или накопления липидов. Возможно, именно к этой группе методов следует причислить механизм действия ячменной (и вообще, злаковой) соломы. Ее довольно давно известный альгицидный эффект в отношении цианобактерий и некоторых других групп водорослей связан с тем, что солома выделяет в воду различные полифенолы – продукты гидролиза и биохимического разложения лигнина, которые обладают, наряду с небольшим токсическим действием, высоким поглощением в синей области спектра. В этой связи следует отметить, что массовые цветения цианобактерий очень редки в озерах с высокой концентрацией гуматов, еще одной группы органических полифенолов с аналогичными свойствами.

И наконец, цветения часто удается предотвратить, просто повысив коэффициент водообмена водоема путем увеличения объема поступающей в него воды с низким содержанием биогенных элементов. Такая «промывка» снижает влияние биогенной нагрузки водоема за счет увеличения выноса биогенов в составе водного стока. Однако этот способ применим только для проточных водоемов и требует наличия источника воды с низкой концентрацией биогенов.

Химические методы

Химические методы сводятся либо к снижению концентрации в воде биогенных элементов (обычно фосфора), либо к токсическому воздействию на организмы-возбудители цветения (Cooke et al., 2005). К первой группе относятся такие обработки, как гипсование, обработка солями алюминия, железа (III) или лантана, которые связывают неорганический и часть органического фосфора в нерастворимые соединения, осаждающиеся затем в донные осадки. Все они имеют определенные ограничения: в случае гипсования это относительно высокая растворимость фосфатов кальция, алюминий же до-

вольно токсичен и может применяться лишь в узком диапазоне pH, а железо неприменимо, если в придонном слое складываются восстановительные условия, т.к. фосфат Fe (II) относительно растворим. Соли лантана значительно дороже соединений остальных упомянутых реагентов. Обычно лантан применяется не в растворимом виде, а сорбированным на бентоните (Phoslock) (Lüring, van Oosterhout, 2013). В целом, эти методы считаются достаточно надежными, однако их эффективность и длительность действия в различных водоемах варьирует в широких пределах.

Ко второй группе можно отнести обработку соединениями меди (сульфат меди, и ее различные хелатные соединения), органическими гербицидами и окислителями (хлорноватистой кислотой, перекисью водорода, озоном и солями пероксикислот, например, персульфатом).

Медь высокотоксична для большинства гидробионтов, включая беспозвоночных и простейших. Поэтому обработки любыми соединениями меди приводят к существенным нарушениям в экосистемах водоемов. Концентрация растворенной меди после обработки ее неорганическими солями сильно зависит от концентрации общего неорганического углерода, который переводит ее в нерастворимый карбонат. Поэтому в низкоминерализованных водоемах с мягкой водой обработка сульфатом меди токсична не только для цианобактерий, но и для всего планктона, а в озерах с жесткой водой, с преобладанием в солевом составе гидрокарбоната кальция, она может оказаться совершенно не эффективной для цианобактерий, но токсичной для фильтраторов в составе зоопланктона и бентосных организмов. Хелатные комплексы меди более устойчивы, и их дозировка в меньшей степени зависит от химического состава воды; однако в целом они настолько же токсичны для гидробионтов, как и растворенный ион Cu (II).

Гербициды (например, атразинового ряда, производные мочевины (диурон) и параквата (виологены) эффективны в качестве ингибиторов цветения воды, но имеют ряд недостатков, важнейшим из которых является их неселективность. Они подавляют развитие не только цианобактерий, но и эукариотических водорослей и высших водных растений. Кроме того, биоразлагаемые формы гербицидов действуют очень короткое время, а устойчивые могут вызывать цитотоксические эффекты у гетеротрофных организмов; многие из них потенциально токсичны для рыб и человека, и поэтому сейчас почти не применяются.

Цианобактерии чувствительны к сильным окислителям, в т.ч. пероксидам. Однако необходимые для подавления их развития концентрации окис-

лителей очень велики и, как правило, токсичны и для других гидробионтов. Это сильно ограничивает их использование для контроля развития цианобактерий. В последнее время в качестве альгицида предлагается перекись водорода, которая полностью разлагается в водоеме, не оставляя токсичных продуктов, и, кроме того, окисляет стойкие органические соединения, в том числе с образованием менее устойчивых к фото- и бактериальной деградации (Huang, Zimba, 2020). Используется также озон, преимуществом которого является возможность его применения в процессе гипolimнической аэрации.

Преимуществом химических токсикантов является их быстрое действие; однако водоросли возобновляют свой рост после осаждения или распада токсикантов, уходя при этом от пресса зоопланктона, который имеет, как правило, более длительный жизненный цикл.

Биологические методы

Самая широкая группа предлагаемых внутриводоемных воздействий – это биологические методы, т.н. биоремедитация или «биологическая рекультивация» в отечественной литературе. Биологические методы традиционно считаются более мягкими и щадящими, в сравнении с «чужеродными» химическими, однако зачастую предполагают интродукцию новых видов, а этот тип биологических воздействий может вызывать крайне опасные экосистемные последствия и поэтому подвергается критике. Следует учитывать также, что успех биоремедитации зависит от множества факторов, причем методы, показывавшие хорошие результаты в условиях лаборатории, могут оказаться совершенно непригодными в естественной среде, как из-за значительно отличающихся условий, так и из-за не обнаруженных в эксперименте отрицательных последствий. Перечисленные ниже методы направлены в первую очередь на предотвращение цветения групп **М** и **Н**.

Формально, можно разделить все предлагаемые биологические методы борьбы с цианобактериями на три группы:

- воздействия за счет интенсификации выедания организмами высших трофических уровней;
- воздействия за счет увеличения численности микробных патогенов и организмов микробной петли;
- горизонтальные воздействия, за счет конкурентного вытеснения цианобактерий другими видами фитопланктона.

1. интенсификация выедания организмами высших трофических уровней

Наиболее широко используются методы первой группы, и в первую очередь т.н. биоманипуляция, основанная на двух экологических концепциях трофического каскада. Она заключается в отлове рыб-планктофагов и бентофагов и интродукции или увеличении численности рыб-хищников и крупного зоопланктона, в частности крупных дафний (Triest et al., 2016). Эти меры рассчитаны на то, что увеличившаяся в отсутствие пресса рыб-планктофагов популяция крупного зоопланктона будет контролировать развитие фитопланктона и таким образом предотвратит его «цветение». В мелководных озерах эти теоретические соображения дополняются концепцией альтернативных стабильных состояний, согласно которой увеличение прозрачности воды, вызванное удалением рыб-бентофагов и снижением развития фитопланктона, будет способствовать развитию погруженных и полупогруженных макрофитов и связыванию биогенов в их биомассе. В результате, как ожидается, мелководное озеро, в котором вода станет прозрачной до дна на значительной части акватории, перейдет из «фитопланктонного» в «макрофитное» устойчивое состояние (Scheffer et al., 1993).

Хотя такая биоманипуляция, как правило, дает хорошие первоначальные результаты в плане снижения интенсивности или полного подавления цветения воды, долговременный переход в «макрофитное» состояние наблюдается нечасто (Gulati et al 2008).

Так называемый «альтернативный» метод биоманипуляции заключается в интродукции или значительном увеличении численности рыб-фильтраторов, способных питаться фитопланктоном, в т.ч. цианобактериями. Фактически, единственный вид рыб, пригодный для этого – это белый толстолобик, *Hypophthalmichthys molitrix*, который питается в основном фитопланктоном. Однако, будучи неселективным фильтратором, при численностях, требующихся для контроля «цветения», он нарушает структуру всего планктонного сообщества, включая зоопланктон. Кроме того, данные экспериментов в микрокосмах показывают, что он способен уменьшать масштаб цветения с гипертрофного до эвтрофного уровня, однако в мезоэвтрофных водоемах, напротив, заметно увеличивает развитие фитопланктона (Yi et al., 2016).

Белый толстолобик считается опасным инвазивным видом в США и странах Южной Европы (Farrington et al., 2017). Широко распространенное мнение, что в водоемах России он не может размножаться и поэтому не

представляет подобной опасности, видимо, несостоятельно, поскольку его размножение было уже отмечено в ряде водоемов, а текущие изменения климата указывают на то, что в будущем зона успешного вселения этого вида с последующим репродуктивным возобновлением может значительно расширяться.

2. увеличение численности микробных патогенов и организмов микробной петли

Ко этой группе относится множество методов, не получивших развития дальше лабораторных экспериментов. Хотя в настоящее время многие фирмы предлагают для улучшения качества воды в малых прудах коктейли бактериальных культур, обычно они оговаривают, что их препараты не прекращают «цветения» воды. Безусловно, биопрепараты, участвующие в денитрификации или концентрировании фосфора и его переводе в донные отложения, теоретически могут быть использованы для предотвращения цветения цианобактерий, но на практике они не показали значительного потенциала в этом плане.

Вирусы цианобактерий (цианофаги) во многих случаях принимают участие в прекращении цветений воды, однако их целенаправленное применение пока остается не апробированным в природных условиях (Suttle, 2002).

Вероятно, определенную пользу в предотвращении цветения цианобактерий могли бы принести бактерии-«хищники», убивающие своих жертв и питающиеся ими. Такие бактерии известны в нескольких типах царства Bacteria, в частности, Bdellovibrionota, Vampyrovibrionota, Chloroflexi, Bacteroidetes и в нескольких типах из числа Candidate Phyla Radiation (Superfilum Ca. Patescibacteria); однако все они единичны в планктоне и, видимо, предпочитают обитать в плотных сообществах, например, в почвах, биопленках и бактериальных матах. Тем не менее, описаны случаи лизиса Bdellovibrio-подобными бактериями клеток *Microcystis aeruginosa* (Caiola, Pellegrini, 1984) и *Phormidium sp.* Известно, что в окончании «цветения» цианобактерий могут принимать какое-то участие виды бактерий из сем. Cytophagaceae (Bacteroidetes) (Rashidan, Bird, 2001), которые лизируют клетки *Anabaena flos-aqua* при непосредственном контакте с ними; в литературе упоминаются также цианолитические свойства миксобактерий (тип «Мухососцота», ранее – пор. Мухососcales в составе Deltaproteobacteria).

Антагонистическое действие по отношению к цианобактериям проявляют некоторые виды грибов (Singh et al., 2020). Они синтезируют вторичные

метаболиты, в том числе и цианотоксические, включая β -лактамные антибиотики. Однако эффективность цитолитических или токсических соединений в воде снижается при разбавлении, а насколько грибы-антагонисты способны размножаться и синтезировать эти соединения в естественных условиях, неизвестно.

Хотя многие нанофлагелляты питаются пикопланктонными одноклеточными цианобактериями, очень немногие простейшие способны питаться видами – возбудителями цветения воды. Самыми известными из них являются инфузории класса Nassophorea, представители которого (*Nassula*, *Pseudomicrothorax* и др.) специализированы на потреблении нитчатых цианобактерий (Canter et al., 1990; Lynn et al., 2018). Колониальные цианобактерии потребляются некоторыми представителями Diphylleida, в частности, *Collodictyon triciliatum* и *Diphylleia rotans* (Kobayashi et al., 2013; Mohamed, Al-Shehri, 2013).

Недостатками методов этой группы является сильная селективность антагонистических взаимоотношений (*Cytophaga* штамм C1 (Rashidan, Bird, 2001), например, патогенен только для *Anabaena*, цианофаги также имеют большую (например, LPP-цианофаги) или меньшую селективность) и быстрое развитие резистентности хозяев к патогенам. Кроме того, после окончания вспышки численности цианобактерий-хозяев популяция их патогенов или селективных потребителей сокращается практически до полного отсутствия из-за их выедания другими организмами планктона в отсутствие естественного возобновления. Поэтому борьба с «цветением» с их помощью предполагает внесение в водоем культур антагонистических организмов при каждой вспышке их «цветения». Однако быстрое исчезновение является и определенным преимуществом, поскольку их применение не приводит к неблагоприятным отдаленным последствиям.

3. конкурентное вытеснение цианобактерий другими видами фитопланктона

В группе горизонтальных воздействий нам известен единственный предлагаемый метод, т.н. метод «альголизации» или «альгобиотехнологии». Этот метод, предложенный Н.И. Богдановым (2008), заключается в интродукции в водоем штамма хлореллы s.l., который, как предполагается, способен конкурировать с цианобактериями за биогенные элементы и замещать их в сообществе фитопланктона. Предлагаемый им штамм был выделен из Ну-рекского водохранилища; он и его субклоны относятся к новому роду в ветви

Parachlorella сем. Chlorellaceae, *Planktochlorella* gen. nov. как *Planktochlorella nurekis* Škaloud et Němcová 2014 (Škaloud et al., 2014). К этому же рибовиду принадлежит еще один штамм, ССАР 222/25, выделенный из канала Казинга в Уганде, который, судя по описанию, имеет морфотип *Duetyosphaerium* (Krienitz et al., 2012).

В качестве теоретических обоснований этого метода, наряду с антагонистическим эффектом данного штамма по отношению к цианобактериям, предлагались подавление их развития из-за весеннего развития хлореллы; оно, как предполагается, снижает концентрацию биогенных элементов, доступных для развития цианобактерий (Мелихов и др., 2007), и, кроме того, стимулирует развитие зоопланктона, достигающего высоких численностей и препятствующего началу фазы раннелетнего развития цианобактерий. В качестве еще одного аргумента в пользу этого метода использовалось явление «ассоциативного симбиоза» (т.е. экологического синергизма хлореллы с другими зелеными и диатомовыми водорослями) (Немцева и др., 2011; Яценко-Степанова, 2011).

Однако зеленые водоросли сем. Chlorellaceae и цианобактерии имеют различные экологические потребности и относятся к различным группам в функциональной классификации фитопланктона (Reynolds et al., 2002). Эти группы фитопланктона массово развиваются в водоемах с заметно различающимися свойствами и не могут замещать одна другую без существенного изменения абиотических условий в водоеме. Поэтому, если условия в водоемах благоприятны для массового развития эупланктонных цианобактерий групп **M**, **H** и **S**, то, даже при длительном продолжающемся внесении в водоем хлореллы, она не только не сможет вытеснить цианобактерии, но и войти в состав доминирующих видов фитопланктона. Не удивительно поэтому, что ни один из заявленных эффектов альголизации не был достоверно подтвержден ни в лабораторных экспериментах, ни в естественных водоемах из-за отсутствия контрольных экспериментов или данных о состоянии водоемов до начала биоманипуляции. Этот метод не показал положительного результата и в оз. Б. Васильевское (см. Глава 4).

Как видно из этого обзора, несмотря на массу предлагаемых методов, лишь немногие из них прошли реальную апробацию и показали свою эффективность в природных водоемах. Большинство предлагаемых методов пока находится на стадии лабораторных экспериментов или небольших микроскопов. Кроме того, все они имеют ограничения, и их эффективность сильно зависит от лимнологических и гидробиологических характеристик водоема,

который необходимо реабилитировать. Поэтому следует с огромной осторожностью подходить к практическому применению различных методов восстановления и реабилитации в каждом конкретном водоеме. При этом, безусловно, применению любых внутриводоемных методов должно предшествовать ограничение поступления биогенных элементов с территории водосбора. Без решения этой задачи любые манипуляции в водоеме будут давать лишь очень кратковременный эффект.

Рассматривая в качестве потенциального объекта для восстановления оз. Б. Васильевское, мы считаем, что прежде всего необходимо решить проблему биогенной нагрузки на водоем со стороны села Васильевка и очистных сооружений.

При низкой средней глубине озера, его донные отложения, имеющие мощность не менее 0,5 м, являются сильным источником внутренней биогенной нагрузки. Однако их удаление является проблематичным из-за необходимости складирования и утилизации большого объема отложений, необходимости создания буферного пруда для отстаивания воды, выделяющейся при их обезвоживании. Кроме того, необходимо изыскать источник воды для восполнения удаляемого объема отложений, чтобы сохранить уровень озера на неизменной отметке.

Что касается химических и биологических воздействий, то, по нашему мнению, они должны быть предельно щадящими. Кроме того, из-за особенностей гидрохимии, в частности, из-за высокой величины рН в озере спектр возможных воздействий довольно ограничен. Применение алюминия и даже лантана в этих условиях проблематично, соединения меди неизбежно выпадут в осадок и не окажут влияния на состояние донного сообщества, но приведут к угнетению или гибели бентоса. Классическая биоманипуляция в озере проблематична, т.к. гидрохимический состав воды неблагоприятен как для дафний, так и для хищных рыб.

В качестве первых мер можно было бы предложить использование ультразвука, перекиси водорода и временное вселение толстолобика. Однако любые предложенные методы целесообразно протестировать первоначально в небольших масштабах. Это можно сделать, например, гидрологически изолировав имеющиеся в озере заливы. И только если использованные методы дадут положительные результаты, их можно будет распространить на остальную акваторию.

Заключение

Антропогенное загрязнение водных экосистем является общепризнанной мировой проблемой. Водные экосистемы в зоне влияния промышленных центров подвергаются интенсивной трансформации, направление которой зависит от комбинации различных факторов воздействия, а сам процесс является многомерным и сложно предсказуемым. Особенностью крупных промышленных центров является наличие многих точечных источников загрязнения с широким и различным спектром выбросов, а также интенсивное диффузное загрязнение от рекреационной деятельности и из вторичных источников. Изучение состояния экосистем городских и пригородных водоемов и их долговременный мониторинг представляют собой важное направление научных исследований, которому посвящено большое количество публикаций (Экологический паспорт ..., 2000; Мингазова и др., 2005 и др.).

Система Васильевских озер на северо-восточной границе г. Тольятти является достаточно типичным примером озер урбанизированных территорий, которые подвержены многочисленным и разнонаправленным природным и антропогенным воздействиям. Озеро Большое Васильевское является наиболее крупным водоемом данной системы, и исследования его экосистемы проводились на протяжении последних 30 лет. Как показали наши исследования, экологическое состояние оз. Б. Васильевское оценивается по большинству показателей как стабильно гипертрофное с незначительной тенденцией к увеличению его продуктивности. По сравнению с 90-ми годами прошлого века, в озере произошли следующие изменения:

- смена гидрохимического класса воды с кальций-гидрокарбонатного на натрий-гидрокарбонатный (содовый) класс; заиливание донных отложений;
- смена азота на фосфор в качестве основного фактора, лимитирующего развитие фитопланктона;
- численность и биомасса большинства компонентов планктонного сообщества увеличились, при том, что уровень развития бактериопланктона и бактериобентоса остаются практически на прежнем, стабильно высоком уровне;

- уменьшение видового разнообразия фито- и метазоопланктона;
- возрастание роли цианобактерий в целом, и изменение соотношения функциональных групп цианобактерий, вызывающих «цветение» водоема;
- увеличение вклада видов – индикаторов высокой степени органического загрязнения в составе фитопланктона, инфузорий и метазоопланктона.

Размерный спектр одноклеточного планктона сравнительно мало изменился за годы исследования, изменения затронули в основном таксономическую структуру. Продолжающиеся увеличение внутренней и внешней биогенной нагрузки, рост уровня продуктивности и изменения видового состава одноклеточного планктона на данном этапе развития экосистемы в границах одного трофического (гипертрофного) статуса озера недостаточны для существенного изменения размерного спектра одноклеточного планктонного сообщества.

В целом, многолетнее комплексное исследование оз. Б. Васильевское выявило тенденцию к увеличению его продуктивности, что в дальнейшем может привести к значительному снижению или даже потере эстетической и рекреационной ценности водоема. Для сохранения водного достояния г. Тольятти необходимо продолжать на систематической и регулярной основе режимные гидрологические, гидрохимические и гидробиологические исследования. Для сохранения и оздоровления экосистемы озера необходима организация целого комплекса мероприятий. В первую очередь желательно минимизировать, насколько это возможно, поступление биогенных веществ с водосборной территории и провести удаление массы донных отложений, являющихся основным источником фосфора для озера. Данные о современном состоянии водоема и тенденциях изменения его экосистемы за последние 30 лет, в том числе, представленные в настоящей монографии, позволят разработать комплекс внутриводоемных мероприятий для сохранения и реабилитации оз. Б. Васильевское. Возможно, имеет смысл рассмотреть вопрос о включении данного водоема или даже всей системы Васильевских озер в состав Средне-Волжского комплексного биосферного резервата, поскольку статус ООПТ позволит в какой-то мере снизить хозяйственную и рекреационную нагрузку на экосистему озер.

Авторы надеются, что проведенное в монографии обобщение результатов многолетних исследований окажется полезным и будет способствовать давнейшему прогрессу экосистемных исследований городских водоемов в регионе.

Литература

- Алекин О.А. Основы гидрохимии. М., 1970. 444 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. Спб.: Наука, 1996. 189 с.
- Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. Москва: Изд-во Московского университета, 1970. 487 с.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
- Барина С.С., Медведева Л.А. Атлас водорослей-индикаторов сапробности (Российский Дальний Восток). Владивосток: Дальнаука. 1996. 364 с.
- Богданов Н.И. Биологическая реабилитация водоёмов. 3 изд., доп. и перераб. Пенза: РИО ПГСХА, 2008. 126 с.
- Болотов С.Э. Модуль экологического анализа сообществ пресноводного зоопланктона «FW-Zooplankton» // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2009617238 от 18.08.2012 г.
- Бреховских В.Ф., Казмирук Т.Н., Казмирук В.Д. Донные отложения Иваньковского водохранилища: состояние, состав, свойства. М.: Наука, 2006. 176 с.
- Брянцева Ю.В., Курилов А.В. Расчет объемов клеток микроводорослей и планктонных инфузорий Черного моря / Препринт. Севастополь: ИнБЮМ, 2003. 20 с.
- Буркова Т.Н. Фитопланктон Верхнего Южного пруда: таксономический состав и эколого-географическая характеристика // Самарская Лука: Бюлл. 2007. Т.16, № 4(22). С. 719–736.
- Буркова Т.Н., Тарасова Н.Г. Фитопланктон прудов г. Самары // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Материалы III Международной научной конференции. Минск, 2007. С. 38–39.
- Быкова С.В. Развитие миксотрофных инфузорий в водоемах Нижней, Средней Волги и Камы как отражение особых условий существования // Известия СамНЦ РАН. 2013. Т.15, №3(7). С. 2224–2233.

Быкова С.В. Тенденции изменения состояния сообщества свободноживущих инфузорий озера Большое Васильевское (г. Тольятти, Самарская обл.) за двадцать лет // Известия СамНЦ РАН. 2015. Т. 17 № 4 (4). С. 749–758.

Быкова С.В. Фауна и экология инфузорий малых водоемов Самарской Луки и Саратовского водохранилища // Автореф. дисс...канд. биол. наук. Тольятти, 2005. 20 с.

Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. Вып. 1. С. 31–42.

Гальченко В.Ф. Метанотрофные бактерии. М.: ГЕОС, 2001. 500 с.

Гелашвили Д.Б., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Паспортизация городских водоемов (методические рекомендации) // Биржа Интеллектуальной Собственности. 2007. Т. 6 . № 7. С. 17–21.

Герасимова Н.А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.

Горбунов М.Ю., Тарасова Н.Г., Уманская М.В., Краснова Е.С., Кривина Е.С. Состояние озера Большое Васильевское в первый год интродукции хлореллы / Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге. Сборник материалов докладов III Международной научной конференции. Ярославль: Филигрань, 2014а. С. 216–217.

Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Краснова Е.С. Современное экологическое состояние озера Большое Васильевское // Известия СамНЦ РАН. 2014б. Т. 16. № 1. С. 183–187.

Горбунов М.Ю., Уманская М.В., Краснова Е.С. Современное экологическое состояние некоторых пригородных озер системы Васильевских озер, г. Тольятти: Гидрохимический режим озер в 2013-2015 гг. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2017. Т.26. №1. С. 28–40.

Горлачев В.П. Сезонная структура и межгодовые изменения зоопланктона некоторых Иваново-Арахлейских озер // Зап. Байкальского фил. ВГО. 1972. Вып. 80. С. 63–96.

Горохова О. Г. Фитопланктон малых водоемов Средне-Волжского биосферного резервата (Самарская область). Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2012. 176 с.

Государственные доклады о состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2015-2016 гг. [Электронный ресурс]. URL: https://priroda.samregion.ru/category/ohrana_okr_sredbi/doklad_ob_eko_situatsii/

Государственные доклады об экологической ситуации в Самарской области за 2017-2020 гг. [Электронный ресурс]. URL: https://priroda.samregion.ru/category/ohrana_okr_sredbi/doklad_ob_eko_situatsii/.

Давыдова Н.Н. Диатомовые водоросли индикаторы природных условий водоемов в галоцене. Л., 1985. 244 с.

Дзержинская И.С. Питательные среды для выделения и культивирования микроорганизмов: учеб. пособие. Астрахань: Изд-во АГТУ, 2008. 348 с.

Дзюбан А.Н., Косолапов Д.Б., Кузнецова И.А. Микробиологические процессы в донных отложениях Рыбинского водохранилища и озера Плещеево как факторы формирования качества водной среды // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41. № 4. С. 82–88.

Дзюбан Н.А. Деструкция органического вещества и цикл метана в донных отложениях внутренних водоемов. Ярославль: Принтхаус, 2010. 192 с.

Довгаль И. В. Суктории (Ciliophora, Suctorea) // Фауна Украины. Т. 36. Инфузории. Вып. 1. 2013. 269 с.

Жариков В.В. Кадастр свободноживущих инфузорий водохранилищ Волги. Тольятти, 1996. 76 с.

Жариков В.В., Горбунов М.Ю., Быкова С.В., Уманская М.В., Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н., Шерышева Н.Г., Ротарь Ю.М. Протисты и бактерии озер Самарской области. Тольятти: «Кассандра», 2009. 240 с.

Зайков Б.Д. Очерки по озероведению. Вторая часть. Ленинград: Гидрометеорологическое изд-во, 1960. 239 с.

Законнов В.В., Законнова А.В., Цветков А.И., Шерышева Н.Г. Гидродинамические процессы и их роль в формировании донных осадков водохранилищ Волжско-Камского каскада // Гидрология, гидрохимия и растительные пигменты водохранилищ Волжского каскада. Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 81(84). С. 35–46.

Иватин А.В. Бактериопланктон и бактериобентос Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Кассандра, 2012. 183 с.

Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2007. 395 с.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озёр разных природных зон. М., 1989. 207 с.

Колешко О.И. Экология микроорганизмов почвы: Лаб. практикум. Минск: Высш. школа, 1981. 176 с.

Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во СГУ. 2008. 377 с.

Корнева Л. Г. Закономерности изменения структурной организации фитопланктона при эвтрофировании и ацидификации пресных вод // VII съезд ГБО РАН: Тез. докл. Калининград, 2001. Т. 1. С. 167–168.

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Под ред. А. И. Копылова. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.

Корнева Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2009. 47 с.

Корнева Л.Г., Минеева Н.М., Копылов А.И. «Цветение» воды цианобактериями (синезелеными водорослями) – реальная угроза ухудшения качества воды в водохранилищах Волги. Бассейн Волги в XXI веке: Структура и функционирование экосистем водохранилищ // Материалы докладов Всерос. конф. ИБИН РАН. Ижевск, 2012. С.135–138.

Кренева С.В., Седякин В.П., Кренева К.В. Информационный индекс эвтрофирования // Проблемы прикладной экологии. М. 2002. Т. 1. С. 77–83.

Кривина Е.С., Тарасова Н.Г. Фитопланктон урбанизированного водоема (на примере оз. Восьмерка, г. Тольятти, Самарская область) II. Количественное развитие, доминирующие виды и оценка качества воды // Известия СамНЦ РАН. 2015. Т. 17. № 4–1. С. 203–209.

Кривина Е.С. Краткая характеристика современного состояния фитопланктона малого урбанизированного озера Большое Васильевское (Самарская область) // Рыбное хозяйство. 2019. № 5. С. 73–76.

Кривина Е.С. Трансформация малых водоемов урбанизированных территорий в условиях изменения антропогенной нагрузки: Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2018. 186 с.

Кривина Е.С., Быкова С.В., Буркова Т.Н., Горбунов М.Ю., Краснова Е.С., Тарасова Н.Г., Уманская М.В. Современное состояние природных водоемов крупного промышленного центра волжского бассейна // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6: Материалы международной конференции. Тольятти, 2018. С. 157–159.

Кривина Е.С., Быкова С.В., Горбунов М.Ю., Тарасова Н.Г., Уманская М.В. Современное состояние малого урбанизированного водоема на примере оз. Бол. Васильевское (Самарская область) // Экологический сборник 7. Труды молодых ученых. Тольятти, 2019. С. 262–264.

Кривина Е.С., Малышева А.А., Тарасова Н.Г., Третьякова Т.П., Уманская М.В. Экологическое состояние малых водоемов различного природо-

охранного статуса (Самарская область) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2020. № 49. С. 128–148.

Кривина Е.С., Тарасова Н.Г. База данных «Фитопланктон малых естественных водоемов антропогенно трансформированного ландшафта самарской области: флористический состав, показатели количественного развития и структурные характеристики» // Известия СамНЦ РАН. 2019. Т. 21. № 2 (88). С. 21–25.

Кривина Е.С., Тарасова Н.Г. Фитопланктон малых естественных водоемов антропогенно трансформированного ландшафта Самарской области: флористический состав, показатели количественного развития и структурные характеристики. Свидетельство о регистрации базы данных RU 2019620111, 18.01.2019. Заявка № 2018621953 от 26.12.2018.

Крючкова В.И. Трофическое взаимодействие зоо- и фитопланктона М.: Наука, 1989. 124 с.

Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л.: Наука, 1970. 440 с.

Кузнецов С.И., Дубинина Г.А. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука, 1989. 288 с.

Кузьмин Г. В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан, 1984. 48 с.

Кузьяхметов Г.Г., Мифтахова А.М., Киреева Н.А., Новоселова Е.И. Практикум по почвоведению // Учебное пособие. Уфа: РИО БашГУ, 2004. 120 с.

Лазарева В.И., Жгарева Н.Н., Гусаков В.А., Иванов В.К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зоопланктон // Биология внутр. вод. 2003. Вып. № 1. С.49–57.

Лазарева В.И., Смирнова С.М., Фролова А.Н. Доминантные комплексы ракообразных и коловраток высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская обл.) // Биология внутр. вод. 2007. Вып. №1. С.61–72.

Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 182 с.

Литинский Ю.Б. Некоторые вопросы геоморфологии озер Карельского региона // Материалы по гидрологии (лимнологии) Карелии. Петрозаводск, 1960. С. 10–59.

Лозовая В.Р. Разработка мероприятий по использованию водоемов урбанизированных территории для рекреационных целей на примере каскада Васильевских озер. Магистерская диссертация. Тольятти: ТГУ, 2018. 84 с.

Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1488–1494.

Малышева А.А., Кривина Е.С., Кузьмина К.А. Состав и структура фитопланктона памятника природы оз. Яицкое (Самарская область, Россия) // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. Т. 3(3). С. 70–79. DOI: 10.24189/ncr.2018.042.

Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги: Экологический очерк. Л.: Наука, 1979. 150 с.

Мартынова М.В. Донные отложения как составляющая лимнических экосистем. М.: Наука, 2010. 243 с.

Материалы оценки воздействия на окружающую среду при реализации намечаемой деятельности: строительство очистных сооружений смешанного потока сточных вод предприятий Северного промузла (СПУ) г. Тольятти в районе регулирующей емкости / под редакцией Пименова А.А. Самара: СамГТУ. 2012. 10 с.

Матишов Г.Г., Кренева С.В., Муравейко В.М., Шпарковский И.А., Ильин Г.В. Биотестирование и прогноз изменчивости водных экосистем при антропогенном загрязнении. Апатиты: Изд. КНЦ РАН, 2003. 468 с.

Мелихов В.В., Кузнецов П.И., Московец М.В., Каменев В.М., Каренгина Т.В., Мелихова М.В., Смирнов С.В. Способ борьбы с «цветением» воды сине-зелеными водорослями. Патент на изобретение RU 2 370 458 С2, 20.11.2007. Заявка № 2007142954/13 от 20.11.2007.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.

Мингазова Н.М., Торсуев Н.П., Латыпова В.З., Бойко В.А. Экология города Казани. Казань: Изд-во «ФЭН» ..., 2005. 563 с.

Михеева Т.М. Сукцессия видов в фитопланктоне. Минск, 1983. 71 с.

Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 320 с.

Мухортова О. В., Болотов С. Э., Тарасова Н. Г., Быкова С. В., Уманская М. В., Горбунов М. Ю., Краснова Е. С., Кривина Е. С., Буркова Т. Н. Зоопланктон урбанизированного водоёма и факторы, определяющие его развитие (на примере озера Большое Васильевское, г. Тольятти, Самарская область) // Поволжский экологический журнал. 2015. № 4. С. 409–421.

Мухортова О.В. Зоопланктон пелагиали и высшей водной растительности урбанизированного водоема (озера Большое Васильевское, г. Тольятти,

Самарская область): видовой состав, количественное развитие и структурные характеристики. Свидетельство о государственной регистрации базы данных Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2019620455 от 21.03.2019 г.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.

Немцева Н.В., Яценко-Степанова Т.Н., Бухарин О.В. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование для определения экологического состояния пойменных водоемов // Проблемы региональной экологии. 2011. № 5. С. 81–86.

Николаев И.И. Зоопланктон оз. Кубенского // Озеро Кубенское. Ч. 3. Л., 1977. С. 5–45.

Новаковский А.Б., Новаковская И.В. Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург, 2011. 344 с.

Новиков Ю.В., Ласточкина К.О., Болдина З.Н. Методы исследования качества воды водоемов. М.: Медицина, 1990. 400 с.

Номоконова В.И., Выхристюк Л.А., Тарасова Н.Г. Трофический статус Васильевских озер в окрестностях г. Тольятти // Известия СамНЦ РАН. 2001. Т.3. № 2. С. 274–283.

Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций вредных веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения / Приказ Министерства сельского хозяйства Российской Федерации от 13.12.2016 г. № 552.

Огуречника М.А., Пименов А.А. О современном состоянии ряда техногенных водоемов Самарской области. Самара: СамГТУ. 2015. 94 с.

Огуречника М.А., Пименов А.А. Об использовании активных илов для очистки сточных вод. Самара: СамГТУ. 2012. 94 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Озера Среднего Поволжья / Под ред. И.Н. Сорокина Р.С. Петровой. Л.: Наука, 1976. 236 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т.1. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Охапкин А.Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Ботан. журн. 1998. № 9. С. 1–12.

Охапкин А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А.Г., Микульчик И.А., Корнева Л.Г., Минеева Н.А. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти, 1997. 224 с.

Охапкин А.Г., Юлова Г.А., Старцева Н.А. Таксономическое разнообразие и структура альгофлоры планктона малых водоемов урбанизированных территорий // Биол. внутр. вод. 2003. № 2. С. 51–58.

Павлова О. А. Экспериментальное изучение влияния добавок биогенных элементов на фитопланктон эвтрофного загрязняемого озера // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез. докл. XII Междун. конф. молодых учёных. Борок, 2002. С. 45–46.

Павлова О.А. Видовой состав фитопланктона и оценка сапробности трех озер урбанизированного ландшафта // V Всероссийская конференция по водным растениям «Гидрботаника – 2000»: Тез. докл. Борок, 2000. С. 65–66.

Паутова В.Н., Номоконова В.И. Динамика фитопланктона Куйбышевского водохранилища. Тольятти, 1994. 188 с.

Перспектива Мировых Озер: призыв к действию / Проект Комитета Перспективы Мировых Озер, Шига, Правительство префектуры Шига (Япония) и Природоохранный комитет Организации Объединенных Наций, 2003. URL: https://www.ilec.or.jp/wp-content/uploads/pub/wlv_c_russian.pdf. (дата обращения 28.07.2021).

Ривьер И.К. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. 390 с.

Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Зинченко Т.Д., Перешивайлов Л.А. Об экологической паспортизации городских водоемов // Известия СамНЦ РАН. 2001. Т. 3. №. 2. 254–264.

Романенко В. Д. Основы гидроэкологии: учебник для студентов высших учебных заведений. К.: Генеза, 2004. 664 с.

Романенко В.Д., Окснюк О.А., Жукинский В.Н., Стольберг Ф.В., Лаврик В.И. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев: Наук. думка, 1990. 256 с.

Романенко В.И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л.: Наука, 1985. 295 с.

Романенко В.И., Рыбакова И.В., Соколова Е.А., Вереш Л. Вариант диффузионного метода определения свободной углекислоты, карбонатов, суль-

фидов в воде и донных отложениях в закрытом сосуде // Гидробиол. журн. 1990. Т 26. № 5. С. 64–69.

Ротарь Ю.М. Планктонные инфузории Куйбышевского водохранилища: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1995. 161 с.

Румянцев В.А., Рыбакин В.Н., Рудский И.В., Коровин А.Н. Воздействие ультразвука малой интенсивности на состояние токсигенных цианобактерий // Доклады РАН. Науки о Земле. 2021. Т. 498. № 1. С. 101–104.

Салахутдинов А.Н. Закономерности развития зоопланктона мезотрофных и эвтрофных озер Среднего Поволжья в подледный и безледный периоды. Автореф. канд. дисс. М., 2003. 25 с.

Семенович Н.И. Донные отложения Онежского озера. Л.: Наука, 1973. 104 с.

Семенченко В.П., Разлуцкий В.И. Экологическое качество поверхностных вод. Минск: Беларус. навука, 2011. 329 с.

Сенатор С.А., Саксонов С.В., Раков Н.С., Васюков В.М., Иванова А.В. Сосудистые растения Тольятти и окрестностей (Самарская область) // Фиторазнообразии Восточной Европы. IX: 1. 2015. Фиторазнообразии Восточной Европы 2015, IX: 1. 2015. С. 32–101.

Смирнов Н.Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР. Ракообразные. Т.1 (3). Л.: Наука, 1976. 237 с.

Старцева Н.А., Воденеева Е.Л., Охупкин А.Г. Состав массовых видов фитопланктона разнотипных водоемов в условиях урбанизированного и заболоченного ландшафтов (Нижегородская область) // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 226–232.

Старцева Н.А., Охупкин А.Г. Состав и структура фитопланктона некоторых пойменных озер культурного ландшафта (на примере г. Нижнего Новгорода) // Биология внутренних вод. 2003. № 4. С. 35–42.

Столбунова В.Н. Зоопланктон оз. Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.

Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Сезонная динамика фитопланктона прудов города Самара // Биология: теория, практика, эксперимент: Сб. матер. междунар. конф., Саранск, 2008а. С. 88–93.

Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Таксономическая и эколого-географическая характеристика альгофлоры прудов г. Самары // Известия Сам. НЦ РАН. 2008б. Т. 10. № 2. С. 499–504.

Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Экология массовых видов водорослей прудов г. Самары // XXI Люблищевские чтения. Современные проблемы эволюции, т. 2, Ульяновск, 2008в. С. 100–108.

Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.

Тимохина А.Ф., Бычек Е.А. Зоопланктон Куйбышевского и Саратовского водохранилища // ИЭВБ РАН. 1995. 19 с. Деп. в ВИНТИ 04.04.1995, № 933, В-95.

Тимохина А.Ф., Комлева Т.Е. Зоопланктон Васильевских озер (Самарская обл.) // Биология внутр. вод. 1999в. № 1–3. С. 82–92.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы филогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 196 с.

Толмачев А.И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. ЛГУ. 1970. № 9. С. 71–83.

Трифонова И. С., Павлова О. А. Сукцессия фитопланктона урбанизированных водоемов Санкт-Петербурга // Гидробиол. журн., 2005. Т. 41. № 1. С. 3–12.

Трифонова И.С. Экология и сукцессия озёрного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 183 с.

Уманская М.В. Экологические особенности развития бактериопланктона малых эвтрофных озер Самарской Луки: Дисс. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2004. 148 с.

Уманская М.В., Горбунов М.Ю., Краснова Е.С., Жариков В.В. Трофический статус некоторых пригородных озер г. Тольятти (Васильевские озера) в 2013-2015 гг. // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2018. Т. 27. № 2. С. 183–188.

Унифицированные методы анализа вод / Под ред. Ю.Ю. Лурье. М.: Химия, 1973. 376 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М., 1977. 277 с.

Фитопланктон Нижней Волги. Водоохранилища и низовье реки. СПб.: «Наука», 2003. 231 с.

Хатчинсон Д. Лимнология. Географические, физические и химические характеристики озер. М., 1969. 592 с.

Хлебович Т.В. Методы изучения состояния кормовой базы рыбохозяйственных водоемов // Сб. тр. Гос.НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1983. Вып. 196. С. 57–60.

Шерышева Н.Г., Поветкина Л.П. Оценка экологического состояния озер г. Тольятти на основе показателей бактериобентоса // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6: Материалы международной конференции. Тольятти, 2018. С. 343–345.

Шерышева Н.Г., Ракитина Т.А. Состояние донных отложений озера Кандры-Куль (республика Башкортостан) в 2010 и 2012 гг. // Известия СамНЦ РАН. 2015. Т. 17. № 4 (5). С. 962–972.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ. 1984. 288 с.

Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л.: Наука, 1980. 176 с.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль, 2001. 427 с.

Экологический атлас г. Тольятти / Горелик Д.О., Ишанин Г.Г., Конопелько Л.А. и др. СПб.: НПО «Мониторинг», 1996. 9 карт масштаба 1:40 000.

Экологический паспорт городского водоема: Васильевские озера, озеро Пляжное. Тольятти: Комитет экол. и природ. ресур. мэрии г. Тольятти, 2000. 105 с.

Эколого-геохимическая оценка ландшафтов Среднего Поволжья. Т.2., М.: 1987.

Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1982. Т. 87. № 4. С. 3–22.

Янковский А.В. Тип Ciliophora Doflein, 1901. Инфузории. В кн.: Протисты: Руководство по зоологии. Часть 2. СПб.: Наука, 2007. С. 371–399.

Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Шабанов С.В. Альгофлора Оренбуржья. Екатеринбург: УрО РАН, 2005. 202 с.

Яценко-Степанова Т.Н. Структурно-функциональная характеристика водорослевого сообщества и ее использование в оценке трофности водоемов озерного типа. // Автореф. дисс... доктора биол. наук / Оренбургская государственная медицинская академия. Оренбург, 2011. 48 с.

Adamovich B.V., Medvinsky A.B., Nikitina L.V., Radchikova N.P., Mikheyeva T.M., Kovalevskaya R.Z., Veres Yu.K., Chakraborty A., Rusakov A.V., Nurieva N.I., Zhukova T.V. Relations between variations in the lake bacterioplankton abundance and the lake trophic state: Evidence from the 20-year monitoring // Ecological Indicators. 2019. V. 97. P. 120–129.

Andersen K.H., T. Berge, R.J. Goncalves, M. Hartvig, J. Heuschele, S. Hylander, N.S. Jacobsen, et al. Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales // Annual Review of Marine Science. 2016. V. 8. P.1–25.

Banas N.S. Adding complex trophic interactions to a size-spectral plankton model: Emergent diversity patterns and limits on predictability // *Ecological Modelling* 2011. V. 222: P. 2663–2675.

Barinova S. The effect of altitude on distribution of freshwater algae in continental Israel // *Current Topic of Plant Biology*. 2011. V. 4. P. 89–95.

Beaver J.R., Crisman T.L. The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems // *Microbial Ecology*. 1989. V. 17. № 2. P. 111–136.

Bec B., Collos Y., Souchu P., Vaquer A., Lautier J., Fiandrino A., Benau L., Orsoni V., Laugier T. Distribution of picophytoplankton and nanophytoplankton along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons // *Aquatic Microbial Ecology*. 2011. V. 63. № 1. P. 29–45.

Begon M., Harper J.L., Townsend C.R. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 3rd ed. Blackwell, London, 1996. 945 p.

Bereczky M.C. Fixations-und Färbungsschnellverfahren bei quantitativen ökologischen Untersuchungen von Protozoen in Binnengewässern // *Archiv für Protistenkunde*. 1985. T. 129. № 1–4. P. 187–190.

Caiola M.G., Pellegrini S. Lysis of *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) by *Bdellovibrio*-like bacteria // *Journal of phycology*. 1984. V. 20. № 4. P. 471–475.

Callieri C. Picophytoplankton in freshwater ecosystems: the importance of small-sized phototrophs // *Freshwater Reviews*. 2008. V.1, №1. P. 1–28.

Canter H.M., Heaney S.I., Lund J.W.G. The ecological significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // *New phytologist*. 1990. V. 114. № 2. P. 247–263.

Carlson R.E. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 1977. V.22. № 2. P. 361–369.

Carlson R.E., Havens K.E. Simple Graphical Methods for the Interpretation of Relationships Between Trophic State Variables // *Lake and Reservoir Management*. 2005. V.21. № 1. P. 107–118.

Cotner J.B., Biddanda B.A. Small players, large role: microbial influence on biogeo-chemical processes in pelagic aquatic ecosystems // *Ecosystems*. 2002. V. 5. P. 105–121.

Cooke G.D., Welch E.B., Peterson S., Nichols S.A. *Restoration and management of lakes and reservoirs*. Boca Raton, CRC press, 2005. XX. 591 p.

Farrington H.L., Edwards C.E., Bartron M., Lance R.F. Phylogeography and population genetics of introduced Silver Carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and Bighead Carp (*H. nobilis*) in North America // *Biological Invasions*. 2017. V. 19. № 10. P. 2789–2811.

Foissner W., Berger H., Kohmann F. Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems – Band II: Peritrichia, Heterotrichida, Odontostomatida, Informationsberichte des Bayer, Landesamtes für Wasserwirtschaft. Heft 5/92. München, 1992. 502 p.

Foissner W., Berger H., Schaumdurg J. Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates // Informationsberichte des Bayern. Hf. 3/99. München: Landesamtes für Wasserwirtschaft, 1999. 793 p.

Frutos S.M., Poi de Neiff A.S.G., Neiff J.J. Zooplankton of the Paraguay River: a comparison between sections and hydrological phases // *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*. 2006. V. 42. P. 277–288.

Canter H.M., Heaney S.I., Lund J.W.G. The ecological of significance of grazing on planktonic populations of cyanobacteria by the ciliate *Nassula* // *New phytologist*. 1990. V. 114. № 2. P. 247–263.

Garrity G.M., Staley J.T., Brenner D.J., Krieg N.R. (Eds.). *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology: Volume Two: The Proteobacteria (Part C)*. Springer-Verlag US, 2005. 1388 p. DOI 10.1007/0-387-29298-5.

Gulyas P. Zooplankton. In: *Technical Report of the International Commission for the Protection of the Danube River*. Viena: Joint Danube Survey Pages, 2002. P. 123–137.

Gulati R.D., Pires L.M.D., Van Donk E. Lake restoration studies: failures, bottlenecks and prospects of new ecotechnological measures // *Limnologica*. 2008. V. 38 (3–4). P. 233–247.

Huang I.S., Zimba P.V. Hydrogen peroxide, an ecofriendly remediation method for controlling *Microcystis aeruginosa* toxic blooms // *Journal of Applied Phycology*. 2020. V. 32. P. 3133–3142.

Iwasaki I. Utzumi S., Hagino K., Ozava T. A new spectrophotometric method for the determination of small amounts of chloride using the mercuric thiocyanate method // *Bulletin of the Chemical Society of Japan*. 1956. V. 29. №. 8. P. 860–864.

Jeffrey S.W., Humfrey G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*, and *c2* in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanz*. 1975. V. 167. P. 191–194.

Kalbe L. *Kieselalgen in Binnengewässern. Diatomeen*. Unter techn. Mitarb. von Heidrum Narkwardt. Wittenberg Lutherstadt. Ziemsens, 1973. 206 p.

Kamenir Y., Dubinsky Z., Zohary T. The long-term patterns of phytoplankton taxonomic size-structure and their sensitivity to perturbation: A Lake Kinneret case study // *Aquat. Sci*. 2006. V. 68. P. 490–501. DOI: 10.1007/s00027-006-0864-z.

Kobayashi Y., Hodoki Y., Ohbayashi K., Okuda N., Nakano S.I. Grazing impact on the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* by the heterotrophic flagellate *Collodictyon triciliatum* in an experimental pond // *Limnology*. 2013. V. 14. № 1. P. 43–49.

Krieg N.R., Ludwig W., Whitman W., Hedlund B.P., Paster B.J., Staley J.T., Ward N., Brown D., Parte A. (Eds.) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology: Volume 4: The Bacteroidetes, Spirochaetes, Tenericutes (Mollicutes), Acidobacteria, Fibrobacteres, Fusobacteria, Dictyoglomi, Gemmatimonadetes, Lentisphaerae, Verrucomicrobia, Chlamydiae, and Plancto-mycetes*. Springer-Verlag New York, 2010. 949 p. DOI: 10.1007/978-0-387-68572-4.

Krienitz L., Bock C., Kotut K., Pröschold T. Genotypic diversity of *Dictyosphaerium*-morphospecies (Chlorellaceae, Trebouxiophyceae) in African inland waters, including the description of four new genera // *Fottea*. 2012. V. 12. № 2. P. 231–253.

Lansac Toha F.A., Bonecker L., Velho C.C., Machado Velho L.F. Composition, species richness and abundance of the zooplankton community. In: *The Upper Parana and its floodplain. Fisical aspects, ecology and conservation*. Thomaz S.M., Agostinho A.A., Hahn N.S. (eds). Leiden: Backhuys Publishers, 2004. P. 145–190.

Litchman E., C.A. Klausmeier. Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2008. V. 39. P. 615–639.

Lorenzen C.J. Determination of chlorophyll and pheo-pigments: spectrophotometric equations 1 // *Limnology and oceanography*. 1967. V. 12. №. 2. P. 343–346.

Lovley D.R., Phillips E.J.P. Organic matter mineralization with reduction of ferric iron in anaerobic sediments // *Appl. Environ. Microbiol.* 1986. V. 51. P. 683–689.

Lynn D.H., Kolisko M., Bourland W. Phylogenomic analysis of *Nassula variabilis* n. sp., *Furgasonia blochmanni* and *Pseudomicrothorax dubius* confirms a nassophorean clade // *Protist*. 2018. V. 169. № 2. P. 180–189.

Mitra A., Flynn K.J., Tillmann U.U., Raven J.A., Caron D., Stoecker D.K., ..., Lundgren V. Defining planktonic protist functional groups on mechanisms for energy and nutrient acquisition: incorporation of diverse mixotrophic strategies // *Protist*. 2016. V. 167. № 2. P.106–120.

Mohamed Z.A., Al-Shehri A.M. Grazing on *Microcystis aeruginosa* and degradation of microcystins by the heterotrophic flagellate *Diphyllia rotans* // *Ecotoxicology and environmental safety*. 2013. V. 96. P. 48–52.

Moss B., Kosten S., Meerhoff M., Battarbee R.W., Jeppesen E., Néstor Mazzeo N., Havens K., Lacerot G., Liu Z., Meester L. De, Paerl H., Scheffer M. Allied attack: climate change and eutrophication // *Inland Waters*. 2011. V. 1. № 2. P. 101-105. doi.org/10.5268/IW-1.2.359

Mukhortova O.V., Krivina E.S., Tarasova N.G. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their relationships in a small urbanized reservoir, by the example of the Lake Bolshoe Vasilievskoe (Togliatti city, Samara region, Russia) // *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.* № 818. 012031. DOI:10.1088/1755-1315/818/1/012031.

Ning X., Cloern J.E., Cole B.E. Spatial and temporal variability of picocyanobacteria *Synechococcus* sp. in San Francisco Bay // *Limnology and oceanography*. 2000. V. 45. № 3. P. 695–702.

O'Sullivan P.E., Reynolds C.S. *The Lakes Handbook*. V. 2. *Lake Restoration and Rehabilitation*. Oxford: Blackwell Publishing, 2005. V III. 560 p.

Patalas K. Crustacean plankton and the eutrophication of St. Lawrence Great Lakes // *J. Fish. Res. Board Canada*. 1972. V. 29. № 10. P.1451–1462.

Padisák J., Crossetti L. O., Naselli-Flores L. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates // *Hydrobiologia*. 2009. V. 621. № 1. P. 1-19.

Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. V. 25. № 5. P. 943–948.

Pratt J.R., Caerns J. Functional Groups in the Protozoa: Roles in Differing Ecosystemes // *J. Protozool.* 1985. V. 32, № 3. P. 415–423.

Rashidan K.K., Bird D.F. Role of Predatory Bacteria in the Termination of a Cyanobacterial Bloom // *Microb. Ecol.* 2001. V. 41. № 2. P. 97–105.

Raven J.A. The twelfth Tansley Lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton // *Funct. Ecol.* 1998. V. 12. P. 503–513.

Reasoner D.J., Geldreich E.E. A new medium for the enumeration and sub-culture of bacteria from potable water // *Aquat. Environ. Microbiol.* 1985. V. 49. № 1. P. 1–7.

Reynolds C.S. Cyanobacterial water-blooms // *Advances in botanical research*. 1987. V. 13. P. 67–143.

Reynolds C.S. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability // *Freshwater biology*. 1984. V. 14. № 2. P.111–142.

Reynolds C.S., Thompson J.M., Ferguson A.J.D., Wiseman S.W. Loss process in the population dynamics of phytoplankton maintained in closed system // J. Plankt. Rev. 1982. V. 4. № 3. P. 56–600.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // Journal of plankton research. 2002. V. 24. № 5. P. 417–428.

Reynolds C.S. The ecology of phytoplankton. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2006. 536 p.

Reynolds C.S., Walsby A.E. Water-blooms // Biological reviews. 1975. V. 50. № 4. P. 437–481.

Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B., Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes // Trends in ecology and evolution. 1993. V. 8. № 8. P. 275–279.

Sherr E.B., Sherr B.F. Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs // Antonie Van Leeuwenhoek. 2002. V. 81. P. 293–308.

Sieburth J.M.C.N., Smetacek V., Lenz J. Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 1978. V. 23. № 6. P. 1256–1263.

Singh D., Kaur G., Singh J., Satija S. Microbial Strategies for Controlling Harmful Cyanobacterial Blooms. In: Singh J., Vyas A., Wang S., Prasad R. (eds) Microbial Biotechnology: Basic Research and Applications. Environmental and Microbial Biotechnology. Springer, Singapore. 2020. DOI: 10.1007/978-981-15-2817-0_8.

Škaloud P., Němcová Y., Pytela J., Bogdanov N.I., Bock C., Pickinpaugh S.H. *Planktochlorella nurekis* gen. et sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a novel coccoid green alga carrying significant biotechnological potential // Fottea. 2014. V. 14. № 1. P. 53–62.

Sládeček V. Diatoms as indicators of organic pollution // Acta Hydrochim. Hydrobiol. 1986. V. 14. № 5. P. 555–566.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view. Erebn. der Limnol. 1973. Bd. 7. P. 1–218.

Solorzano L. Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method // Limnology and oceanography. 1969. V. 14. №. 5. P. 799–801.

Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan, A. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters // Arch. Hydrobiol. 1986. V. 106, № 4. P. 433–471.

Suttle C.A. Cyanophages and their role in the ecology of cyanobacteria / B.A. Whitton, M. Potts (eds.). The ecology of cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space. Springer, Dordrecht, 2002. P. 563–589.

Thibault K.M., White E.P., Ernest S.K.M. Temporal dynamics in the structure and composition of a desert rodent community // Ecology. 2004. V. 85. P. 2649–2655.

Trifonova K.S., Makartseva E.S. Seasonal and long-term dynamics of phyto- and zooplankton and relationship in a mesotrophic the Lake // Inland Water Biology. 2006. V. 3. P. 18–25.

Triest L., Stiers I., Van Onsem S. Biomanipulation as a nature-based solution to reduce cyanobacterial blooms // Aquatic ecology. 2016. V. 50. № 3. P. 461–483.

Visser P.M., Ibelings B.W., Bormans M., Huisman J. Artificial mixing to control cyanobacterial blooms: a review // Aquatic Ecology. 2016. V. 50. № 3. P. 423–441.

Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J., Melillo J.M. Human domination of earth's ecosystems // Science. 1997. V. 277. P. 494–499.

Wegl R. Index für die Limnosaprobität // Wasser und Abwasser. Bd. 1983. V. 26. P. 1–175.

Weisse T. Functional diversity of aquatic ciliates // Eur. J. Protistol. 2017. V. 61. P. 331. DOI: 10.1016/j.ejop.2017.04.001.

Wetzel R.G. Limnology: Lake and River Ecosystems. 3rd Edition. Academic Press, San Diego, 2001. 1006 p.

Yi C., Guo L., Ni L., Yin C., Wan J., Yuan C. Biomanipulation in mesocosms using silver carp in two Chinese lakes with distinct trophic states // Aquaculture. 2016. V. 452. P. 233–238.

Ypma J.E., Throndsen J. Seasonal dynamics of bacteria, autotrophic picoplankton and small nanoplankton in the inner oslofjord and the skagerrak in 1993 // Sarsia. 1996. V. 81. № 1. P. 57–66.

Список альгофлоры планктона оз. Большое Васильевское

Видовой состав	Экологическая характеристика вида						1991-92	2001	2013-14	Общий
	1	2								
ОТДЕЛ CYANOPHYTA										
Класс CHROOCOCCEAE										
Порядок CHROOCOCCALES										
Семейство SYNECHOCOCCACEAE										
<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	П	к	И		β	2,1	+	+	+	+
<i>A. microscopica</i> Näg.	П								+	+
<i>Cyanothece aeruginosa</i> (Näg.) Komárek	Л	к	И		о	1	+	+	+	+
<i>Dactylococcopsis rupestris</i> Hants.	Э	к					+	+	+	+
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle et Leut. emend. Hollerb.	П	ст	Ог		о-α	1,9	+	+	+	+
<i>Rhabdogloea elenkinii</i> (Roll.) Komárek et Hindak	П	к							+	+
<i>R. planctonica</i> (Teiling) Kom.	П	к					+			+
<i>R. smithii</i> (R. et F. Chodat) Komárek	П	к					+	+	+	+
Семейство MERISMOPEDIACEAE										
<i>Aphanocapsa grevillei</i> (Berkeley) Rabenh.	П	к	И		о	1,3			+	+
<i>A. incerta</i> (Lemm.) Croberg et Krámer	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>Marssoniella elegans</i> Lemm.	П	к	И					+	+	+
<i>Merismopedia minima</i> G. Beck	О-П	к	Гл	Ал			+	+	+	+
<i>M. punctata</i> Meyen	П	к	И	Ин	о-α	1,9	+	+	+	+
<i>M. tenuissima</i> Lemm.	П	к	И		α	2,5	+	+	+	+
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek et Hindak	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+	+
Семейство MICROCYSTACEAE										
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	п	к	И	Ал	β	2	+	+	+	+
<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk.	П	к	И	Ал	о-α	1,8	+	+	+	+
<i>M. pseudofilamentose</i> Grow								+	+	+
<i>M. wesenbergii</i> Komárek	П	к	И	Ал	о-α	1,8	+	+	+	+
<i>Gloeocapsa alpina</i> (Näg.) Brand									+	+
<i>G. atrata</i> Kütz.							+			+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6
<i>G. punctata</i> Näg.		к					+	+	+
Семейство CHROOCOCCACEAE									
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissl.) Lemm.	П		ГЛ		β-о	1,7		+	+
<i>C. minutus</i> (Kütz.) Näg.	П	к	ГЛ		о	1,2	+	+	+
<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Näg.	Л	к	ГЛ		о-β	1,3	+	+	+
<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Brèb.) Kom. et An.									+
Класс HORMOGONIOPHYCEAE									
Порядок OSCILLATORIALES									
Семейство PSEUDANABAENACEAE									
<i>Geitlerinema amphibium</i> (Ag. ex Gom.) Anag.	П-Б	к	ГЛ		о-α	1,8	+	+	+
<i>Jaaginema gracile</i> (Boch.) Anag. et Kom.	П-Б	к	И				+		+
<i>J. gemincensis</i> (Menegh. ex Gom.) Anag. et Kom.	П-Б	к		ИН				+	+
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Rab. ex Gom.) Anag. et Kom.	Б	к			β-о	1,7	+	+	+
<i>L. fragilis</i> (Gom.) Anag. Et. Kom.	Б	к			β-о	1,7	+	+	+
<i>L. mucicola</i> (Lemm.) Anag. et Kom.							+	+	+
<i>Limnotrix planctonica</i> (Wolosz.) Meff.	П	к	И		β		+	+	+
<i>L. redekei</i> (Van Goor) Meff.	Б		ГЛ		β-о	1,6	+	+	+
<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. et Gronb.	П	к	И	ИН	о-β	1,4	+	+	+
<i>Pseudoanabaena mucicola</i> (Hub.) Anag. et Komárek	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+
<i>P. limnetica</i> (Lemm.) Kom.	П-Б	к			β-о	1,6	+	+	+
<i>Romeria chlorina</i> Böcher	Б						+		+
<i>R. gracilis</i> (Koczw.) Koszw.	Л	к	И		β		+	+	+
<i>R. leopoliensis</i> (Racib.) Koszw.									+
<i>Spirulina abbreviata</i> Lemm.									+
<i>S. magnifica</i> (Capeland) Anag.	П							+	+
Семейство PHORMIDIACEAE									
<i>Phormidium ambiguum</i> Gom.	Б	к	И	ИН	β	2	+	+	+
<i>P. molle</i> (Kütz.) Gom.	Л	к	И		о-β	2	+		+
<i>P. konstantinosum</i> Umezaki et Watanabe	П	к	И		β-ρ	2,9	+	+	+
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagn. et Kom.	П	к	И		β	2	+	+	+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6
Семейство OSCILLATORIACEAE									
<i>Oscillatoria rupicola</i> Hansg.	О	к	И				+		+
<i>O. tenuis</i> Ag.	П	к	И		β-ρ	2,9	+	+	+
Порядок NOSTOCALES									
Семейство ANABAENACEAE									
<i>Anabaena circinalis</i> (Kütz.) Hansg.	П	к	И		β	2,1	+	+	+
<i>A. crassa</i> (Lemm.) Kom.-Legn. Et Cronb.	П				о-β	1,4		+	+
<i>A. flos-aquae</i> (Lyngb.) Breb.	П	к	И		β	2	+	+	+
<i>A. planctonica</i> Brunnth.	П		ГЛ		β-о	1,6	+	+	+
<i>A. sigmoidea</i> Nyg.	П				о-α	1,8	+	+	+
<i>A. spiroides</i> Kleb.								+	+
<i>A. variabilis</i> Kütz. var. <i>variabilis</i>	Б	к	И		β	2	+	+	+
<i>A. verrucosa</i> B.-Peters	Б	б	Гб						+
<i>Anabaenopsis arnoldii</i> Apt.	П-Б				β-о	1,7	+	+	+
<i>A. elenkinii</i> Mill.	П-Б		ГЛ		о-β	1,5	+		+
<i>A. raciborskii</i> Wolosz.	П	СТ					+	+	+
Семейство APHANIZOMENONACEAE									
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs.	П	к	И		β	2,2	+	+	+
<i>A. gracile</i> (Lemm.) Lemm.	П				о-β	1,5		+	+
<i>A. issatschenkoi</i> (Ussatsch.) Pr.- Lavr.	П	к	И		о-β	1,5	+		+
<i>A. klebahnii</i> (Elenk.) Pechar et Kalina	П				β-о	1,7	+	+	+
ОТДЕЛ CHRYSOPHYTA									
КЛАСС CHRYSOPHYCEAE									
Порядок Chromylinadales									
Семейство Chrysococcaceae									
<i>Kephyrion incontans</i> (Schmid) Bourrelly	П	б	И		о-β	1,4	+		+
<i>K. moniliferum</i> (Schmid) Bourrelly	П	б	Ог		о-β		+	+	+
<i>K. rubric-claustri</i> Conrad	Б	б	И		о	1,3	+	+	+
<i>K. schmidtii</i> (Schmidt) Bourrelly								+	+
Семейство BICOSOECACEAE									
<i>Bicosoeca planctonica</i> Kissel.	Л							+	+
Порядок Ochromonadales									
Семейство Ochromonadaceae									
<i>Synscrypta xantha</i> Ehr. emend. Korsch.					β-ρ	2,8	+		+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6	
Семейство Dinobryonaceae										
<i>Dinobryon divergens</i> Imhof	П	к	И	ИН	о-α	1,8	+	+	+	+
<i>D. sertularia</i> Ehr.	П						+	+	+	+
<i>D. sociale</i> Ehr.	П	к	И		о	1,3	+	+	+	+
<i>Pseudokephyryon schilleri</i> (Schiller) Conrad	П	к	Ог		о		+	+	+	+
Семейство SYNURACEAE										
<i>Mallomonas tonsurata</i> Teiling em. Krieger	П	к		Ац	о-α	1,85			+	+
<i>Synura uvella</i> Ehr.	П	к	И	Ац	о-α	1,85	+		+	+
ОТДЕЛ										
<u>VASCILLARIOPHYTA</u>										
Класс CENTROPHYCEAE										
Порядок										
THALASSIOSIRALES										
Семейство										
THALASSIOSIRACEAE										
<i>Skeletonema subsalsum</i> (Cl.-Euler) Bethge	П	к	Гл		β-α		+	+	+	+
Семейство										
STEPHANODISCACEAE										
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round	П	б	И	Ал	β			+		+
<i>Cyclotella atomus</i> Hust.	П-Б	к	Гл	Ал	о	1	+		+	+
<i>C. meneghingiana</i> Kütz.	П	К	Гл	Ал	α-β	2,6	+	+	+	+
<i>C. radiosa</i> (Grun.) Lemm.	П	к	И	Ал	о-β		+	+	+	+
<i>C. pseudostelligera</i> Hust.	П	к			β	2,1	+	+	+	+
<i>C. stelligera</i> Cl. et. Grun.	П	к	И	Ал	β-о	1,6	+	+	+	+
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	П	к	И	Ал	α-β	2,6	+	+	+	+
<i>S. takarovae</i> Genkal	П						+	+	+	+
Порядок Melosirales										
Семейство Melosiraceae										
<i>Melosira varians</i> Ag.	П	к	Гл	Ал	о-α	1,85	+	+	+	+
Семейство Aulacosiraceae										
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.	П	к	И	Ал	β-α	2,5	+	+	+	+
<i>A. islandica</i> (O. Müll) Sim.	П-Б	к	И	Ал	о-χ	0,6	+	+	+	+
Порядок Coscinodiscales										
Семейство Hemidiscaceae										
<i>Actinocyclus normanii</i> (Gregory) Hustedt	П		Гл	Ал	α		+		+	+
Порядок Rhizosoleniales										
Семейство Rhizosoleniaceae										
<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zach.	П	к	И	Ал	о	1,2	+			+
Класс PENNATOPHYCEAE										
Порядок ARAPHALES										

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
Семейство TABELLARIACEAE										
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	П-Б	к	Гб		χ	0,2			+	+
<i>T. tabulata</i> (C.A. Agardh) Snoeijis	Б	к	Мг	Ин	β-α	2,4	+	+	+	+
Семейство FRAGILARIACEAE										
<i>Asterionella formosa</i> Hass.	П	к	И	Ал	β-о	1,6	+	+		+
<i>Fragilaria atomus</i> Hust.	Б		И		о		+	+	+	+
<i>F. berolinensis</i> (Lemm.) Lange-Bertalot	П	к	И	Ин	о-α	1,9			+	+
<i>F. biceps</i> (Kütz.) Lange-Bertalot	Л	к	И	Ин	β	2	+	+		+
<i>F. capucina</i> Desmaz. var. <i>capucina</i>									+	+
<i>F. capucina</i> var. <i>rumpens</i> Desmaz.	Б	к	И	Ал	о	1	+	+	+	+
<i>F. capucina</i> var. <i>vaucheriae</i> (Kütz.) Lange-Bertalot	Л	к	И	Ал	о-β		+	+	+	+
<i>F. crotonensis</i> Kitt.	П	к	Гл	Ал	α-β	2,7	+	+	+	+
<i>F. ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot var. <i>ulna</i>	Л	к	И	Ин	β	2	+	+	+	+
<i>F. ulna</i> var. <i>acus</i> Sippen	П	к	И	Ал	о-β		+	+	+	+
<i>F. ulna</i> var. <i>angustissima</i> Sippen	П	к	И	Ал			+	+	+	+
<i>F. virescens</i> Ralfs	Л	б	И	Ин	о	1	+	+	+	+
<i>Synedra tabulata</i> (C. Ag.) Kütz.	Б	к	Мг	Ин	β-α	2,4	+	+	+	+
Семейство DIATOMACEAE										
<i>Diatoma hiemale</i> (Roth) Heib.	П-Б	к	Гб	Ин	β-о	1,7		+		+
<i>D. tenuis</i> Ag.	П	б	Гл	Ал	о-β		+	+	+	+
Порядок RAPHALES										
Семейство NAVICULACEAE										
<i>Navicula bacillum</i> Ehr.	Л	к	Ог	Ал	о-β	1,5				
<i>N. capitata</i> Ehr. var. <i>hungarica</i> (Grun.) Ross.	Л	к	И	Ал	β-α	2,5	+	+	+	+
<i>N. cincta</i> (Ehr.) Ralfs	Б	к	Гл	Ал	α-β	2,6	+	+	+	+
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	П-Б	к	И	Ин	χ	0,2	+	+	+	+
<i>N. clementis</i> Grun.	Б	к	И	Ал	о-β	1,4	+	+	+	+
<i>N. gastrum</i> (Ehr.) Kütz.	Б	к	И	Ин	χ-о	0,5			+	+
<i>N. halophila</i> (Grun.) Cleve	Б	к	И	Ал			+	+	+	+
<i>N. lacustris</i> Greg.	Б	б	И	Ин	о		+			+
<i>N. trivialis</i> Lange-Bertalot	Б	к	И	Ал			+	+	+	+
<i>N. longirostris</i> Hust.	Б	к	Гл	Ал				+		+
<i>N. minuscula</i> Grun.	Б	к	И	Ал	χ-β	0,9	+	+	+	+
<i>N. minima</i> Grun.	Л	к	Ог	Ал	β	2,2		+		+
<i>N. mutica</i> var. <i>ventricosa</i> (Kütz.) Grun.	П-Б	к	Гл	Ал	χ	0,4	+			+

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
<i>N. peregrina</i> (Ehrb.) Kütz	Б	к	МГ	Ал				+	+	+
<i>N. placentula</i> (Ehr.) Grun.	Б	к	И	Ал	χ-β	0,9	+	+	+	+
<i>N. pupula</i> Kütz. var. <i>pupula</i>	Б	к	Гл	ИН	χ-о	0,5	+	+	+	+
<i>N. pupula</i> var. <i>elliptica</i> Hust.	Б	к	Гл	ИН			+			+
<i>N. pseudoanglica</i> Lange-Bertalot							+	+	+	+
<i>N. radiosa</i> Kütz.	Б	к	И	ИН	β	2	+	+	+	+
<i>N. semen</i> Ehr. emend Donk.	Б	б	И	ИН	о		+		+	+
<i>N. tripunctata</i> (O. F. Mull) Bory	Б	к	И	Ал	β-о	1,7	+	+	+	+
<i>N. tuscula</i> (Ehr.) Grun.	П-Б	к	И	Ал	о-χ	0,7	+	+	+	+
<i>N. veneta</i> Kütz.	Б	к	Гл	Ал	α		+	+	+	+
<i>Neidium productum</i> (W. Sm.) Cl.	Б	к	И	Ац	о-β	1,5			+	+
Семейство										
ACHNANTHACEAE										
<i>Achnanthes exigua</i> Grun.	Б	к	и	Ал	β		+	+	+	+
<i>A. exilis</i> Kütz.	Б	к	И	Ал	о		+	+	+	+
<i>A. lanceolata</i> (Bréb.) Grun. var. <i>lanceolata</i>	О	к	И	Ал	β	2		+		
<i>A. lanceolata</i> var. <i>elliptica</i> Cl.	О	с-а	И	Ал	α			+	+	+
<i>A. minutissima</i> Kütz. var. <i>minutissima</i>	Б	к	И				+			+
<i>A. minutissima</i> var. <i>affinis</i> (Grun.) Lange-Bertalot in Lange-Bertalot & Krammer	О	к	Гл	ИН	о-β		+		+	+
<i>Cocconeis placentula</i> Ehr.	О	к	Ог	ИН	β-о	1,6	+	+	+	+
Семейство CYMBELLACEAE										
<i>Amphora delicatissima</i> Krasske	Б	к	МГ				+	+	+	+
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	Б	к	Ог	Ал	β-о	1,7	+	+	+	+
<i>A. veneta</i> Kütz.	Л	к	И				+		+	+
<i>Cymbella affinis</i> Kütz.	Б	к	И	Ал	β-о	1,7		+		+
<i>C. silesiaca</i> Bleich.	О	к	И	ИН	β	2	+	+	+	+
Семейство										
GOMPHONEMACEAE										
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehr.	П-Б	к	И	Ал	χ-β	0,9	+	+	+	+
<i>G. constrictum</i> Ehr.	О	к	И	Ал	о-α	1,9	+	+		+
<i>G. olivaceum</i> (Horn.) Bréb.	Б	к	И	Ал	β	2	+		+	+
<i>G. parvulum</i> Kütz.	О	к	И	ИН	β	2,1	+	+	+	+
Семейство NITZSCHIACEAE										
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.	Л	к	И	ИН	α		+	+	+	+
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W. Sm.	Б	к	И	Ал	β-α	2,4	+	+	+	+
<i>N. closterium</i> (Ehr.) W. Sm.	П	к	Гл				+		+	+
<i>N. communis</i> Rabenh.	Б	б	И					+		+
<i>N. lanceolate</i> (Ag.) Ehr. var. <i>minor</i> Grun.			Гл				+	+		+
<i>N. linearis</i> (Ag.) W. Sm.	Б	к	И	Ал	о-β	1,5	+			+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6
<i>N. longissima</i> (Bréb. ex Kütz.) Grun			Мг				+		+
<i>N. palea</i> (Kütz.) W. Sm. var. <i>palea</i>	Л	к	и		α	2,7	+	+	+
<i>N. palea</i> var. <i>debilis</i> (Kütz.) Grun.	Б	а	Гб	Ин	о		+	+	+
<i>N. palea</i> var. <i>tenuirostris</i> Sippen	Л	к	И	Ин	β-о	1,6	+		+
<i>N. paleacea</i> Grun.	П	к	И		α	2,6	+	+	+
<i>N. pusilla</i> Grun.	Л	к	Ог	Ин	β		+	+	+
<i>N. sublinearis</i> Hust.								+	+
<i>N. subtilis</i> Grun.	Б	к	И	Ин	о		+		+
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch	П	к	Гл	И	β	2	+		+
ОТДЕЛ XANTHOPHYTA									
Класс НЕТЕРОКОЦКОФУСЕАЕ									
Порядок НЕТЕРОКОЦКАЕС									
Семейство ПЛЕУРОХЛИРИДАСЕАЕ									
<i>Goniochloris fallax</i> Fott	П	к			β	2	+	+	+
<i>G. mutica</i> (A. Br.) Fott	П	к			о-α	1,9	+	+	+
<i>G. spinosa</i> Pasch.	Л		Гб	Ац	β	2	+		+
<i>G. torta</i> Pasch.	Л		Гб	Ац	о	1		+	+
<i>G. tripus</i> Pasch.	Л	к	Ог	Ин	β	2,1	+		+
<i>Tetraedriella regularis</i> (Kütz.)	Л	к	Гб	Ац				+	+
Семейство Centritractaceae									
<i>Centritractus belonophorus</i> Lemm.	П	к	Ог	Ин	о-β	1,4	+		+
ОТДЕЛ CRYPTOPHYTA									
Класс КРИПТОМОНАДОФУСЕАЕ									
Порядок КРИПТОМОНАДАЕС									
Семейство КРИПТОМОНАДАСЕАЕ									
<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	П	к	И		β	2,3	+	+	+
<i>C. minima</i> Czogn.	Л			Ац			+	+	+
<i>C. nordstedtii</i> Hansg.								+	+
<i>Cryptomonas borealis</i> Skuja	П	к	И	Ац			+	+	+
<i>C. caudata</i> Schiller	П	к	И				+	+	+
<i>C. curvata</i> Ehr.	П				χ-β		+	+	+
<i>C. erosa</i> Ehr.	П	к			β	2,3	+	+	+
<i>C. gracilis</i> Skuja	П	к	Ог	Ац	о-β	1,4		+	+
<i>C. lucens</i> Skuja	Л						+	+	+
<i>C. marssonii</i> Skuja	П	к	И	Ин	β-о	1,7	+	+	+
<i>C. ovata</i> Ehr.	П-Б	к	И	Ин	β-α	2,4	+	+	+
<i>C. reflexa</i> Skuja	П	к	Гл		β-о	1,6	+	+	+
<i>C. rufescens</i> Skuja	Б		Гл		о-α	1,9	+		+

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
<i>C. salina</i> Wisl.	Л		Мг						+	+
<i>Rhodomonas lens</i> Pasch. et Ruttn.	П	с-а	И	Ин	о-β	1,5	+	+	+	+
ОТДЕЛ DINOPHYTA										
Класс DINOPHYCEAE										
Порядок GYMNODINILES										
Семейство Gymnodiniaceae										
<i>Gymnodinium lacustre</i> Schill. in Rabenh.	П				χ-β	0,8	+		+	+
<i>G. mitratum</i> Schiller	П						+	+	+	+
<i>G. paradoxum</i> A. J. Schill	П						+	+		+
<i>Katodinium woloszynskae</i> (J. Schill.) Loeb.								+		+
Порядок GONYAULACALES										
Семейство Ceratiaceae										
<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. Müll.) Bergh	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+	+
Порядок PERIDINIALES										
Семейство Glenodiniopsidaceae										
<i>Sphaerodinium cinctum</i> (Her.) Wolosz.	П	к	И	Ин	β-о	1,6	+			+
Семейство Peridiniaceae										
<i>Durinskia occulata</i> (F. Stein) G. Hansen et Flaim	П	к	И	Ин			+	+	+	+
<i>Peridiniopsis elpatiewsky</i> (Ostenfeld) Bourrelly	П							+	+	+
<i>P. kevei</i> Grig.	П						+	+		+
<i>P. quadridens</i> (Stein) Bourrelly	П	к	Ог	Ал			+	+	+	+
<i>P. penardii</i> (Lemm.) Bourrelly	П	к	И	Ин			+	+	+	+
<i>Peridinium umbonatum</i> Stein	П	к	И		о-β	1,4	+	+	+	+
ОТДЕЛ EUGLENOPHYTA										
Класс EUGLENOPHYCEAE										
Порядок EUGLENALES										
Семейство EUGLENACEAE										
<i>Astasia curvata</i> Klebs	П-Б				α-ρ	3,4			+	+
<i>A. inflata</i> Duj. f. <i>fusiforme</i> (Skuja) Popova	П				α	3	+	+	+	+
<i>A. longa</i> Pringsh.	Б			Ац	α	3		+		+
<i>A. parva</i> E. G. Pringsh.	П	к	И				+	+	+	+
<i>A. skadouskii</i> Korsch.	П-Б								+	+
<i>Euglena acus</i> Ehr.	Л	к	И	Ин	β	2,2	+	+	+	+
<i>E. minima</i> France	Л				о	1,2	+	+	+	+
<i>E. geniculata</i> Schmitz	П-Б	к	И	Ал		4	+	+		+
<i>E. granulata</i> (Klebs) Schmitz var. <i>granulata</i>	П	к	И	Ин	β-α	2,4		+		+
<i>E. granulata</i> var. <i>polymorpha</i> (Dang.) Popova	Л	к	И	Ин			+	+	+	+

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
<i>E. hemichromata</i> Skuja	П	к	И		β	2	+	+	+	+
<i>E. limnophyla</i> Lemm.	Л	к		ИН	о-β	1,5	+	+	+	+
<i>E. limnophyla</i> var. <i>swirenkoi</i> (Arnold.) Popova	Л	к	И				+	+	+	+
<i>E. parvula</i> Skuja	П		И	Ал					+	+
<i>E. pasheri</i> Swir.	П-Б	сб		ИН	β	2	+	+	+	+
<i>E. pisciformis</i> Klebs	Л	к	И	ИН	β-ρ	2,8	+	+	+	+
<i>E. proxima</i> Dang.	П	к	И	Ац	α	3,1	+		+	+
<i>E. tripteris</i> (Duj.) Klebs	Л	к	И	ИН	β	2,1	+	+	+	+
<i>E. vagans</i> Defl.	Л	к							+	+
<i>E. variabilis</i> Klebs	Л	к	И	ИН	β-α	2,4	+	+	+	+
<i>Lepocinclis fusiformis</i> (Carter) Lemm. var. <i>minor</i> Chu	Л	к		Ал			+	+	+	+
<i>L. ovum</i> (Ehr.) Lemm.	П	к	И	ИН	α-β	2,7	+	+	+	+
<i>Phacus anomalus</i> Fritsch et Rich	П						+			+
<i>P. caudatus</i> Hubner	Л	к	И	ИН	β	2,2	+		+	+
<i>P. megalopsis</i> Pochm.	П-Б						+	+	+	+
<i>P. orbicularis</i> Hubner	П	к	И		β	2,2		+		+
<i>P. parvulus</i> Klebs	Л	к	И	ИН	β	2,2	+	+	+	+
<i>P. pleuronectos</i> var. <i>hamellii</i> (All. et Lefevre) Popova	П-Б								+	+
<i>P. pseudonordstedtii</i> Pochm.	П-Б						+	+	+	+
<i>P. pyrum</i> (Ehr.) Stein	П	к	И	ИН	β	2,3	+			+
<i>P. skuja</i> Skv.	Л	к	И	ИН	о-β	1,5		+	+	+
<i>Trachelomonas abrupta</i> Swir		к			о		+			+
<i>T. cylindrica</i> Ehr. sec. Playf.					β-о	1,6	+	+		+
<i>T. hispida</i> (Perty) emend. Defl. var. <i>hispida</i>	П	к	И	ИН	β	2	+	+	+	+
<i>T. hispida</i> var. <i>coronata</i> Lemm.	П	к	И				+		+	+
<i>T. hispida</i> var. <i>granulata</i> Playf.	Л	к	И	ИН			+	+	+	+
<i>T. intermedia</i> Dang.	П	к	И	ИН	β	2		+		+
<i>T. planctonica</i> Swir. var. <i>planctonica</i>	П	к	И		β-о	1,7	+	+	+	+
<i>T. planctonica</i> f. <i>ornata</i> (Skv.) Popova	П	к		ИН			+			+
<i>T. oblonga</i> Lemm.	П	к	И		β-α	2,4	+		+	+
<i>T. scabra</i> Playf.	П-Б				β	2			+	+
<i>T. vas</i> Defl.	П			Ац			+			+
<i>T. volvocina</i> Ehr.	П	к	Гл	ИН	β	2	+		+	+
<u>ОТДЕЛ CHLOROPHYTA</u>										
Класс PRASINOPHYCEAE										
Порядок TETRASELMIDALES										

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6
Семейство									
TETRASELMIDACEAE									
<i>Tetraselmis arnoldii</i> (Pr.-Lavr.) Norris et al.	П	к	ГЛ				+	+	+
<i>T. cordiformis</i> (Carter) Stein	П	к	И		β	2,2	+	+	+
Класс CHLOROPHYCEAE									
Порядок CHLOROCOCCALES									
Семейство Palmellaceae									
<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Korsch.	П	к	Гб				+	+	+
<i>Sphaerocystis planctonica</i> (Korsch.) Bourrelly	П	к	И		о		+	+	+
Семейство CHARACIACEAE									
<i>Ankyra ocellata</i> (Korsch.) Fott	П	к					+		+
<i>Characium ornithocephalum</i> A. Br.	Э	к	И				+	+	+
<i>Schroederia setigera</i> (Schrod.) Lemm.	П	к	И		о-α	1,9	+	+	+
<i>S. spiralis</i> (Printz) Korsch.					β-о	1,7	+	+	+
Семейство Treubariaceae									
<i>Desmotractum indutum</i> (Geitl.) Pasch.								+	+
<i>Treubaria triappendiculata</i> Bern.								+	+
Семейство									
GOLENKINIACEAE									
<i>Golenkinia radiata</i> Chod.	П	к	И		о-α	1,9	+	+	+
<i>Polyedriopsis spinulosa</i> (Schmidle) Schmidle	П	к	И		β			+	+
Семейство									
HYDRODICTYACEAE									
<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh. var. <i>boryanum</i>	П	к	ГЛ		β	1,9	+	+	+
<i>P. boryanum</i> var. <i>longicorne</i> (Reinsch.) Racib.	П-Б	к						+	+
<i>P. duplex</i> Meyen var. <i>duplex</i>	П	к	И	ИН	о-α	1,8	+		+
<i>P. duplex</i> var. <i>gracillimum</i> W. et G. S. West	П	к						+	+
<i>P. tetras</i> (Ehr.) Ralfs	П	к	И		о-α	1,8	+	+	+
Семейство Micractiniaceae									
<i>Dicellula planctonica</i> Swir.					β	2		+	+
<i>Golenkiniopsis solitaria</i> (Korsch.) Korsch.	П	к	И				+		+
<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	П	к	Ог		β	2	+	+	+
Семейство									
BOTRYOCOCCACEAE									
<i>Botryococcus braunii</i> Kütz.	П	к	И	ИН	о-β	1,5			+
<i>Dictyosphaerium anomalum</i> Korsch.	П	к	И		β	2	+	+	+

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
<i>D. chlorelloides</i> (Naum.) Kom. Et. Perm.	П-Б							+	+	+
<i>D. ehrenbergianum</i> Näg.	П-Б				о-β	1,5		+	+	+
<i>D. pulchellum</i> Wood	П-Б	к	И	И _Н	β	2,3	+	+	+	+
<i>D. subsolitarium</i> von Goor	П	к	И				+	+	+	+
<i>Quadricoccus ellipticus</i> Hortob	П	к	И				+		+	+
Семейство										
RADIOCOCCACEAE										
<i>Coenochloris pyrenoidosa</i> Korsch.	П-Б							+		+
<i>Eutetramorus planctonicus</i> (Korsch.) Bourrelly	Б	к	И	И _Н	β		+	+	+	+
<i>E. polycoccus</i> (Korsch.) Kom.	П	к	И					+	+	+
Семейство OOCYSTACEAE										
<i>Francea ovalis</i> (Francé) Lemm.	П	к	И	И _Н	β-о	1,7	+		+	+
<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerh.) Chod.	П-Б	к			β	2	+	+	+	+
<i>L. genevensis</i> (Chod.) Chod.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>L. longiseta</i> (Lemm.) Wille	П	к	И		β	2,1	+	+	+	+
<i>L. marssonii</i> Lemm.	П	к					+			+
<i>L. subsalsa</i> Lemm.	П	к	И	И _Н	β	2		+	+	+
<i>L. wratislaviesis</i> Schrod.									+	+
<i>Nephrochlamys allanthoidea</i> Korsch.	П-Б	б					+	+	+	+
<i>N. rotunda</i> Korsch.	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+	+
<i>N. subsolitaria</i> (G. S. West) Korsch.	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+	+
<i>N. willeana</i> (Printz) Korsch.	П	к	И				+		+	+
<i>Oocystis borgei</i> Snow	П	к	И		β-о	1,7	+	+	+	+
<i>O. lacustris</i> Chod.	П-Б	к	ГЛ		β-о	1,6	+			+
<i>O. submarina</i> Lagerh.	П	к	ГЛ				+	+	+	+
Семейство CHLORELLACEAE										
<i>Ankistrodesmus bibraianus</i> (Reinsch) Korsch.	П-Б	к	И		β	2,2		+		+
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs	Л	к	И		β	2,3	+	+		+
<i>A. fusiformis</i> Corda	П	к	И		о-α	1,8	+	+	+	+
<i>A. gracile</i> (Reinsch) Korsch.	П-Б				о-α	1,9	+	+		+
<i>Chlorella mucosa</i> Korsch.							+		+	+
<i>C. vulgaris</i> Beijer.	П	к	ОГ	И _Н	α-β	3,1	+	+	+	+
<i>Closteriopsis acicularis</i> (G. M. Sm.) Belcher et Swale	П	к	И	АЛ			+	+	+	+
<i>Hyaloraphidium contortum</i> Pasch. et Korsch	П-Б	к	И		β		+	+	+	+
<i>Kirchneriella danubiana</i> Hind.	П						+			+
<i>K. lunaris</i> (Kirchn.) Moeb.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>K. obesa</i> (W. West) Schmidle	П	к	И		β	2,2	+		+	+

Приложение I (продолжение)

1	2						3	4	5	6
<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korsch.) Hind.	П-Б	к			β	2,1	+	+	+	+
<i>M. circinale</i> (Nyg.) Nyg.	П		И	Ал			+	+	+	+
<i>M. contortum</i> (Thurn.) Kom.-Legn.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>M. griffithii</i> (Berk.) Kom.-Legn.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
1	2						3	4	5	6
<i>M. irregulare</i> (G. M. Sm.) Kom.-Legn.	П	к	И	ИН			+	+	+	+
<i>M. minutum</i> (Näg.) Kom.-Legn.	П-Б	к	Ог		β-α	2,5	+	+	+	+
<i>M. tortile</i> (W. et G.S. West) Kom.-Legn.	П				о-α	1,8	+	+	+	+
<i>Raphidocelis sigmoidae</i> Hind.	П	к	И				+	+	+	+
<i>R. subcapitata</i> (Korsch.) Nyg. et al.	П	к	И					+	+	+
<i>Selenastrum bibrajanus</i> Reinsch	П	к	И	ИН	β	2,2	+		+	+
<i>S. gracile</i> Reinsch	П-О	к	И	ИН	о-α	1,9			+	+
<i>Siderocelis ornata</i> (Fott) Fott	Л	к	И	ИН	β	2,2		+	+	+
<i>Tetraedron caudatum</i> (Corda) Hansg.	П	к	И	ИН	β	2,2	+	+	+	+
<i>T. incus</i> (Teil.) G. M. Sm.	П	к	И	Ал	β	2	+	+	+	+
<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	П-Л	к	И		β	2	+	+	+	+
<i>T. triangulare</i> Korsch.	П	к	И		β	2	+	+	+	+
Семейство COELASTRACEAE										
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh. var. <i>hantzschii</i>	П	к	И		β	2	+	+	+	+
<i>A. hantzschii</i> var. <i>subtile</i> Wolosz.	П	к							+	+
<i>Coelastrum astroideum</i> de Not	П	к			β	2	+	+	+	+
<i>C. microporum</i> Näg. in A. Br.	П	к	И	ИН	β	2,1	+	+	+	+
<i>C. quadrata</i> Morren	П	к			β-α	2,45			+	+
<i>C. sphaericum</i> Näg.	П	к	И	ИН	о	1,3		+	+	+
Семейство SCENEDESMACEAE										
<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle	П	к	И		β	2,1	+	+		+
<i>C. tetrapedia</i> (Kirchn.) W. et G. S. West	П	к	И	ИН	β	2,1	+	+	+	+
<i>Crucigeniella apiculata</i> (Lemm.) Kom.	П	к	И		β	2,3	+	+	+	+
<i>C. rectangularis</i> (Näg.) Kom.							+	+		+
<i>Didymocystis inermis</i> (Fott) Fott					о-α	1,8	+	+	+	+
<i>D. planctonica</i> Korsch.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerh.) Chod. var. <i>acuminatus</i>	П	к	И		β	2,3	+	+	+	+
<i>S. acuminatus</i> var. <i>elongatus</i> G. M. Sm.	П-Б						+		+	+
<i>S. acutus</i> Meyen	П-Б	к	И		β	2		+	+	+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6
<i>S. apiculatus</i> (W. et G. S. West) Chod.	П	к	И				+	+	+
<i>S. armatus</i> Chrod.	П	к	И		β	2	+	+	+
<i>S. bicaudatus</i> Deduss.	П				β		+	+	+
<i>S. caudato-aculeolatus</i> Chod.	П	к					+		+
<i>S. columnatus</i> Hortob	П							+	+
<i>S. communis</i> (Hegew.) Hegew.	П-Б	к			β	2	+	+	+
<i>S. denticilatus</i> Lagerh.	П-Б	к	И		β	2,1		+	+
<i>S. ellipticus</i> Corda	П-Б	к			о-β		+	+	+
<i>S. falcatus</i> Chod.	П	к	Ог	Ал	β	2	+	+	+
<i>S. gutwinskii</i> Chod.	П	к	И		о-β	1,4	+	+	+
<i>S. insignis</i> (W. et G.S. West) Chod.					β			+	+
<i>S. intermedius</i> (R. Chod.) Hegew	П-Б	к			β		+	+	+
<i>S. magnus</i> Meyen	П	к			о	1,3	+	+	+
<i>S. microspina</i> Chod.	П-Б							+	+
<i>S. obliquus</i> (Turp.) Kütz.	П-Б	к			β-ρ	2,8	+	+	+
<i>S. obtusus</i> Meyen	П-Б				β	2	+	+	+
<i>S. opoliensis</i> P. Richt.	П	к	Ог	ИН	β	2,2		+	+
<i>S. protuberans</i> Fritsch	П	к	И	ИН			+	+	+
<i>S. quadricauda</i> (Turp.) Bréb.	П	к	Ог	ИН	β	2,1	+	+	+
<i>S. sempervirens</i> Chod.	П	к	И	ИН			+	+	+
<i>S. spinosus</i> (R. Chod.) Hegew.	П-Б				о-β		+	+	+
<i>S. verrucosus</i> Roll	П-Б	к			β-о	1,7		+	+
<i>Tetrastrum elegans</i> Playf.	П	к	И		о-β	1,5	+	+	+
<i>T. glabrum</i> (Roll) Ahlstr. et Tiff.	П	к	И	ИН	о-α	1,8	+	+	+
<i>T. heteracanthum</i> (Nordst.) Chod.	П	к	и		о-α	1,9	+	+	+
<i>T. staurogeniaeforme</i> (Schröd.) Lemm.	П-Б	к	И		β	2,2	+	+	+
<i>Westella botryoides</i> (W. West.) de Wild	П	к	И				+	+	+
<i>Willea irregularis</i> (Wille) Schmidle	П-Б	к					+	+	+
Класс CHLAMYDOPHYCEAE									
Порядок CHLAMYDOMONADALES									
Семейство CHLAMYDOMONADACEAE									
<i>Carteria globosa</i> Korsch.	П	к	И				+	+	+
<i>C. klebsii</i> (Dang.) Francé	П	к	И		β	2		+	+
<i>C. multifilis</i> (Fres.) Dill.	П	к	И		β-α	2,5	+	+	+
<i>Chlamydomonas asymmetrica</i> Korsch.	П		И				+	+	+
<i>C. debaryana</i> var. <i>atactogama</i> (Korsch.) Gerloff.	П	к	И				+	+	+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6	
<i>C. globosa</i> Snow.	П	к	Ог		β	1,9	+	+	+	+
<i>C. incerta</i> Pasch.	Л	к			ρ	4		+	+	+
<i>C. monadina</i> Stein	П	к	И		β-α	2,4	+	+	+	+
<i>C. reinhardtii</i> Dang.	П-Б	к			α	3,1	+	+	+	+
<i>C. simplex</i> Pasch.	П	к	И		α	2,8	+	+	+	+
<i>C. Snowiae</i> Printz.	П	к	И		β	2,1	+		+	+
<i>C. speciosa</i> Korsch.	П								+	+
<i>Gloeomonas mucosa</i> (Korsch.) Ettl.	П	к	Гб				+	+	+	+
Семейство Phacotaceae										
<i>Phacotus coccifer</i> Korsch.	П		И	Ин				+	+	+
<i>Pteromonas torta</i> Korsch.	П	к	И					+	+	+
Порядок VOLVOCALES										
Семейство VOLVOCACEAE										
<i>Eudorina cylindrica</i> Korsch.	П	к	И		о-β	1,5	+			+
<i>E. elegans</i> Ehr.	П	к	И		β	2,2	+	+	+	+
<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	П	к	И		β	2,1	+	+	+	+
Класс ULOTRICHOPHYCEAE										
Порядок ULOTRICHALES										
Семейство ULOTROCHACEAE										
<i>Chlorhormidium flacidum</i> (Kütz.) Fott var. <i>nitens</i> Menegh. emend. Klebs							+	+		+
<i>Elakatotrix biplex</i> (Nyg.) Hind.	П								+	+
<i>E. gelatinosa</i> Wille	П	к	И		о	1,3	+	+	+	+
<i>E. parvula</i> (Arch.) Hind.								+	+	+
<i>Gemnellopsis fragile</i> Korsch.									+	+
<i>Koliella longiseta</i> (Vischer) Hind.	П	к	И		β	2,1	+	+	+	+
<i>K. planctonica</i> Hind.					о-β	1,5			+	+
ОТДЕЛ STREPTOPHYTA										
Класс CONJUGATOPHYCEAE										
Порядок DESMIDIALES										
Семейство CLOSTERIACEAE										
<i>Closterium acutum</i> (Lyngb.) Bréb. var. <i>acutum</i>	П	к	И		β-о	1,6		+	+	+
<i>C. acutum</i> var. <i>linea</i> (Perty) W. et G. West	О-П	к					+	+		+
<i>C. acutum</i> var. <i>variabile</i> (Lemm.) Krieg.	Б				β	2,3	+	+	+	+
<i>C. gracile</i> Bréb.							+		+	+
<i>C. selenastroides</i> Roll	П	к					+	+	+	+
Семейство DESMIDIACEAE										
<i>Cosmarium abbreviatum</i> W. et G.S. West	П	к					+		+	+

Приложение I (продолжение)

1	2					3	4	5	6	
<i>C. bioculatum</i> Bréb.	П-Б	к	Гб				+	+	+	+
<i>C. formosulum</i> Hoffm.					о-а	1,9	+	+	+	+
<i>C. granatum</i> f. <i>crassum</i> Roll	Л						+			+
<i>C. meneghinii</i> Bréb.		к					+	+		+
<i>C. pygmaeum</i> Arch.	Л	к					+	+	+	+
<i>C. rectangulare</i> Grun.	Л	к					+			+
<i>C. subcostatum</i> Nordst.	Л							+	+	+
<i>C. undulatum</i> Corda	П	к	И				+	+	+	+
<i>Staurastrum chaetoceros</i> (Schrod.) G.M. Smith					о-β	1,5		+	+	+
<i>S. gracile</i> Ralfs	П			Ац			+	+	+	+
<i>S. tetracerum</i> Ralfs	П	к	И		о	1,1	+		+	+

М е с т о б и т а н и я: П – планктонный, О – обитатель обрастаний, Б – бентосный, Л – литоральный, Э - эпибионтный. Р а с п р о с т р а н е н и е: к – космополит, а – альпийский, с-а – северо-альпийский, б – бореальный, ст – субтропический. Г а л о б н о с т ь: Мг – мезо-галоб, Ог – олигогалоб, Гб – галофоб, И – индифферент, Гл – галофил. О т н о ш е н и е к рН: Ал – алкалофил+алкалобионт, Ин – индифферент, Ац – ацидофил+ацидобионт. С а п р о б н о с т ь: χ – ксеносапроб, о-χ – олиго-ксеносапроб, χ-β – ксено-бетамезосапроб, о – олигосапроб, о-β – олиго-бетамезосапроб, β-о – бета-олигосапроб, о-а – олиго-альфамезосапроб, β – бета-мезосапроб, β-а – бета-альфамезосапроб, α-β – альфа-бетамезосапроб, β-ρ – бета-полисапроб, α – альфа-мезосапроб, α-ρ – альфа-полисапроб, ρ-α – поли-альфамезосапроб, ρ – полисапроб.

Видовой состав инфузорий в планктоне и перифитоне оз. Б. Васильевское в 1991 г. и 2013-14 гг.

Видовой состав	1991г.	2013-2014 гг.					ПФ
	Планктон						
	ст.1-3	ст.1	ст.1 рогоз	ст.2	ст.3	v, %	
1	2	3	4	5	6	7	8
Тип CILIOPHORA Doflein, 1901							
Кл. KARYORELICTEA Corliss, 1974							
<i>Loxodes striatus</i> (Engelmann, 1862)		+				12	
Кл. HETEROTRICHEA Stein, 1859							
<i>Linostomella vorticella</i> (Ehrb., 1833)	+	+	+	+	+	39	
<i>Spirostomum teres</i> Cl. et L., 1859		+		+	+	23	
<i>Stentor muelleri</i> Ehrenberg 1831							+
<i>S. roeseli</i> Ehrb., 1835							+
Кл. SPIROTRICHEA Butschli, 1889							
<u>П/кл. Hypotrichia Stein, 1859</u>							
<i>Aspidisca cicada</i> (O.F. Muller, 1786)							+
<i>Euplotes affinis</i> Kahl, 1932							+
<i>Euplotes cf. patella</i> Ehrb., 1833				+		3,8	
<u>П/кл. Choreotrichia Small, Lynn, 1985</u>							
<i>Codonella cratera</i> (Leidy, 1887)	+						
<i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922)		+				12	
<i>R. hyalinum</i> (Mirabdulaev, 1985) Petz & Foissner, 1992		+	+	+	+	46	
<i>R. lacustris</i> (Foissner, Skogstad & Pratt, 1988)		+	+			7,7	
<i>R. velox</i> (Faure - Fr., 1924)	+						
<i>Strobilidium caudatum</i> (Fromental, 1876)	+						
<i>Tintinnidium fluviatile</i> (Stein, 1863)	+	+	+	+	+	19	
<i>T. fluviatile f. minima</i> Mamaeva, 1979	+						
<i>T. semiciliatum</i> Sterki, 1879		+		+	+	19	+
<i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. & Cam., 1892		+	+	+	+	7,7	
<u>П/кл. Stichotrichia Sm. & Lynn, 1985</u>							
<i>Holosticha cf. monilata</i> Kahl, 1928				+		3,8	
<i>Oxytricha</i> sp.			+	+		12	
cf. <i>Pelagotrichidium faurei</i> (Tuffrau, 1972)					+	3,8	
<i>Stichotricha aculeata</i> Wrzesniowski., 1870					+	3,8	
<i>Strongylidium lanceolatum</i> Kowal., 1882		+			+	19	
<i>Tachysoma pellionellum</i> (O.F.Muller, 1773)	+			+		3,8	
<u>П/кл. Oligotrichia Bütschli, 1887</u>							
<i>Halteria grandinella</i> (O.F. Muller, 1773)	+	+		+	+	73	
<i>Limnostrombidium pelagicum</i> (Kahl,1932)	+						
<i>L. viride</i> (Stein, 1867)	+						
<i>Pelagohalteria viridis</i> (Fromental, 1876)					+	7,7	
<i>Pelagostrombidium fallax</i> (Zach., 1895)		+			+	15	
<i>P. mirabile</i> (Penard,1916)	+	+	+		+	15	
Кл. LITOSTOMATEA Sm. & Lynn, 1981							
<u>П/кл. Haptoria Corliss, 1974</u>							
<i>A Caryophrya sphaerica</i> Foissner, 1983	+	+	+	+	+	27	
<i>A Caryophrya</i> sp. (с зхл)				+	+	7,7	
<i>Actinobolina radians</i> (Stein, 1867)	+	+				7,7	
<i>A. smalli</i> Holt, Lynn & Corliss 1973		+		+	+	31	
<i>Amphileptus pleurosigma</i> (Stokes, 1884)		+				3,8	
<i>A. procerus</i> (Penard,1922)	+						
<i>Askenasia volvox</i> (Eichwald, 1852)	+	+	+	+	+	46	
<i>Askenasia</i> sp.					+	3,8	
<i>Belonophrya pelagica</i> Andre, 1914		+		+	+	39	
<i>Cyclotrichium viride</i> Gajewskaja, 1933		+				3,8	
<i>Didinium nasutum</i> (O.F.Muller, 1773)	+				+	3,8	
<i>Enchelys pupa</i> (O.F.Muller, 1786)	+						

Приложение II (продолжение)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>E. simplex</i> Kahl, 1926	+	+			+	12	
cf. <i>Ileonema</i> sp.		+				3,8	
<i>Lacrymaria</i> sp.	+				+	3,8	
<i>Lagynophrya acuminata</i> Kahl, 1935		+		+	+	50	
<i>Litonotus crystallinus</i> (Vuxanovici, 1960)					+	7,7	
<i>Litonotus</i> sp.		+		+	+	19	
<i>Mesodinium acarus</i> Stein, 1862					+	3,8	
<i>M. pulex</i> (Clap.et L., 1859)	+						
<i>Monodinium balbianii</i> (Fabre-Dom., 1888)	+	+		+	+	15	
<i>M. balbianii</i> var. <i>rostratum</i> (Kahl, 1926)		+	+			3,8	
<i>M. chlorelligerum</i> Krainer, 1995					+	7,7	
<i>Opisthodon niemeccense</i> (Stein, 1859)					+	7,7	
<i>Phialina</i> sp.					+	3,8	
<i>Spathidium viride</i> Kahl, 1926				+	+	19	
<i>S. spathula</i> (O.F.Muller, 1773)	+	+			+	18	
<i>Spathidium</i> sp.		+		+	+	31	
Кл. PHYLLOPHARYNGEA de Puytorac et al., 1974							
<u>П/кл. Phyllopharyngia de Puytorac et al., 1974</u>							
<i>Chilodonella uncinata</i> (Ehrenberg, 1838)							+
<i>Phascolodon vorticella</i> Stein, 1859	+	+		+	+	27	
<i>Trithigmostoma cucullulus</i> Jankowski, 1967							+
<i>Trochilia minuta</i> (Roux, 1899) Kahl, 1931		+	+			7,7	+
<u>П/кл. Suctorina Clap. & Lachmann, 1858</u>							
<i>Discophrya elongata</i> (Clap. & Lachm., 1859)							+
<i>Heliophrya minima</i> (Rieder, 1936)							+
<i>H. rotunda</i> (Hentschel, 1916)							+
<i>Periacineta</i> cf. <i>buckei</i> (Kent, 1881)							+
<i>Podophrya fixa</i> (O.F.Muller, 1786)							+
<i>Tokophrya lemnarum</i> (Stein, 1859)							+
<i>T. quadripartita</i> (Clap. & Lachm., 1859)							+
Кл. NASSOPHOREA Small & Lynn, 1981							
<i>Nassula ornata</i> Ehrenberg, 1833	+						
<i>Nassula</i> sp. (N. cf. <i>picta</i> Greeff, 1888)		+				3,8	
<i>Furgasonia trichocystis</i> (Stokes, 1894)					+	3,8	
<i>Pseudomicrothorax agilis</i> Mermod, 1914		+				3,8	
Кл. COLPODEA Small & Lynn, 1981							
<i>Colpoda steinii</i> Maupas, 1883				+	+	12	
<i>Cyrtolophosis</i> cf. <i>elongata</i> (Schewiakoff, 1892)		+		+		23	
<i>C. mucicola</i> Stokes, 1888		+		+	+	42	
Кл. PROSTOMATEA Schewiakoff, 1896							
<i>Coleps</i> cf. <i>elongatus</i> Ehrenberg, 1830		+	+	+	+	23	
<i>C. hirtus</i> (Muller, 1786) Nitzsch, 1827	+	+		+	+	54	
<i>C. hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831		+	+	+	+	69	
<i>C. striatus</i> Smith, 1897	+						
<i>Holophrya discolor</i> Ehrenberg, 1833		+				3,8	
<i>H. nigricans</i> Lauteborb, 1908	+						
<i>H. ovum</i> (Ehrenberg, 1831)	+	+			+	3,8	
<i>H. simplex</i> Schewiakoff, 1893	+	+		+		15	
<i>H. teres</i> (Ehrenberg, 1833)	+						
<i>Pelagothrix plancticola</i> Foissner et al., 1995		+		+	+	15	
<i>Plagiocampa rouxi</i> Kahl, 1932		+			+	12	
<i>Prorodon armatus</i> Clap. et Lachmann, 1858	+						
<i>Urotricha farcta</i> Clap. & Lachmann, 1859		+	+	+	+	54	
<i>U. furcata</i> Schewiakoff, 1893		+	+	+	+	70	
<i>U. pelagica</i> Kahl, 1935		+	+	+	+	39	
Кл. PLAGIOPYLEA Small & Lynn, 1985							
<i>Plagiopyla nasuta</i> Stein, 1860		+					
Кл. OLIGOHYMENOPHOREA de Puytorac et al., 1974							
<u>П/кл. Peniculia F.-Fr. in Corliss, 1956</u>							
<i>Frontonia leucas</i> (Ehrb., 1838)		+		+	+	15	

Приложение II (окончание)

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Frontonia</i> sp.					+	3,8	
<i>Lembadion magnum</i> Stokes, 1887		+					
<i>Paramecium aurelia</i> (Ehrb., 1838) complex	+						
<i>P. bursaria</i> (Ehrb., 1831)	+	+	+			7,7	
<i>Paramecium</i> cf. <i>putrinum</i> (Claparede & Lachmann 1858)		+	+			7,7	
<i>Urocentrum turbo</i> (O.F.Muller, 1786)					+	3,8	
<u>П/класс Scuticociliatia Small, 1967</u>							
<i>Calyptotricha lanuginosa</i> (Penard, 1922) Wilbert & Foissner, 1980		+	+	+	+	65	
<i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852		+	+	+	+	92	
<i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884		+	+	+	+	92	
<i>Cyclidium</i> cf. <i>glaucoma</i> (O.F.Mull., 1773)		+	+	+	+	39	
<i>Dexiotricha granulosa</i> (Kent, 1881)		+		+	+	15	
<i>Pleuronema coronatum</i> Kent, 1881		+		+		7,7	
<i>Uronema</i> sp.		+				3,8	
неопределенный вид (cf. <i>Cohnilembus</i>)							+
<u>П/кл. Hymenostomatia Delage & Herouard, 1896</u>							
<i>Ophryoglena</i> sp.					+		
<u>П/кл. Peritrichia Stein, 1859</u>							
<i>Carchesium polypinum</i> Linnaeus, 1758							+
<i>Epistylis chrysemydis</i> Bishop and Jahn, 1941							+
<i>E. hentscheli</i> Kahl, 1935							+
<i>E. plicatilis</i> Ehrb., 1831	+						+
<i>E. procumbens</i> Zacharias, 1897		+		+	+	58	
<i>Hastatella aesculacantha</i> Jarocki & Jacobowska, 1927		+		+	+	62	
<i>H. radians</i> Erlanger, 1890		+	+	+	+	15	
<i>Haplocaulus</i> sp.		+		+	+	31	
<i>Pelagovorticella mayeri</i> (Faure-Fremiet, 1920)		+			+	19	
<i>P. natans</i> (Faure -Fremiet, 1924)		+		+	+	31	
<i>Pseudohaplocaulus anabaena</i> (Stiller, 1940)	+						
<i>Vorticella campanula</i> Ehrb., 1831	+						+
<i>V. convallaria</i> (Linnaeus, 1758)	+						+
<i>Zoothamnium simplex</i> Kent, 1881							+

Видовой состав инфузорий в 1991 г. представлен по данным В.В. Жарикова и Е. Новикова (Жариков и др., 2009); ПФ – перифитон, v, % – частота встречаемости видов в планктоне в 2013-2014 гг.



Фото 1. Инфузории планктона: 1, 2 – *Plagiocampa rouxi* Kahl, 1932, 53×28 мкм; 3 – *Calyptotricha* sp., 30×20 мкм; 4 – *Holophrya* sp.; 5 – *Pelagostrombidium mirabile* (Penard, 1916), 44 мкм; 6 – *Opisthodon niemeccense* (Stein, 1859), 58×33 мкм; 7 – *Epistylis procumbens* Zacharias, 1897; 8 – *Actinobolina smalli* Holt, Lynn & Corliss 1973, 24×21 мкм; 9 – *Didinium nasutum* (O.F. Muller, 1773), 80 мкм; 10 – *Monodinium balbianii* (Fabre-Dom., 1888), 57 мкм; 11 – *Linostomella vorticella* (Ehrb., 1833), 100 мкм; 12, 13 – *Paramecium* sp., 128×37 мкм; 14 – *Hastatella aesculacantha* Jarocki & Jacobowska, 1927, 40 мкм; 15 – *H. radians* Erlanger, 1890, 40 мкм

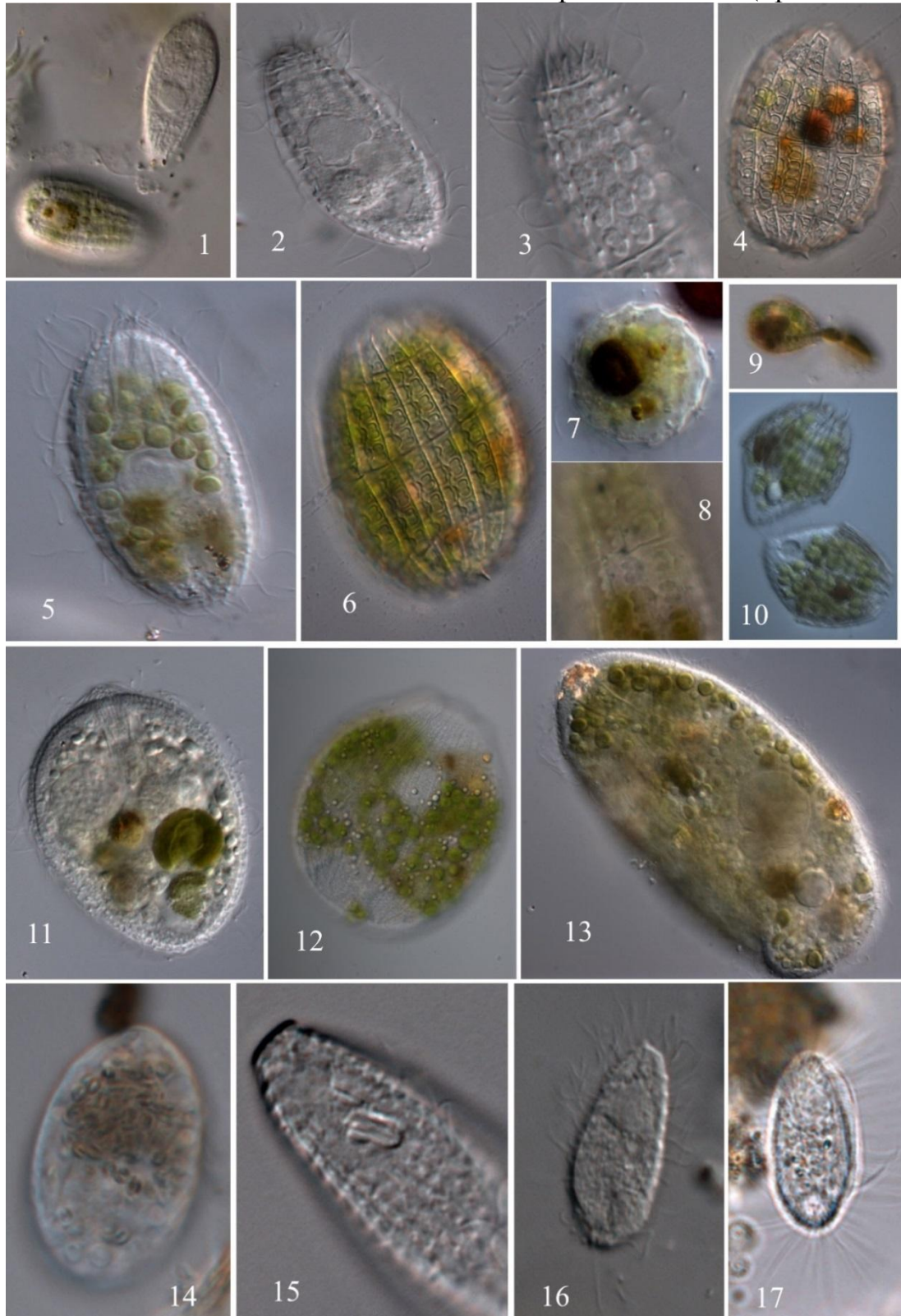


Фото 2. Фауна инфузорий зимнего (подледного) планктона: 1 – *Coleps hirtus* (Muller, 1786) Nitzsch, 1827 и *C. hirtus viridis* Ehrenberg, 1831; 2-4 – *C. hirtus*, 44 мкм; 5-10 – *C. hirtus viridis*, 42 мкм: *C. hirtus viridis* всасывает содержимое криптофитовой водоросли (9), сразу после деления (10); 11, 12 – *Pelagothrix plancticola* Foissner et al., 1995, 54 × 43 мкм; 13 – *Holophrya ovum* (Ehrenberg, 1831) с симбиотическими водорослями, 111×45 мкм; 14 – *Dextiostricha granulosa* (Kent, 1881), 39 × 14 мкм; 15 – *Dextiostricha* sp., 53 мкм; 16, 17 – *Stedoctema acanthocrypta* Stokes, 1884, 30 мкм



Фото 3. Колониальные виды инфузорий на стёклах обрастания. Ярусная структура обрастания (1, 2): верхний ярус формируют *Epistylis hentscheli* Kahl, 1935 и *E. plicatilis* Ehrb., 1831; нижний – *E. chrysemydis* Bishop and Jahn, 1941; 3 – *E. hentscheli*; 4, 5 – *E. chrysemydis*: начало образования колонии; 6-8 – *E. plicatilis* Ehrb.: хлорофиллсодержащая форма (7,8) и бесхлорофилльная (6)

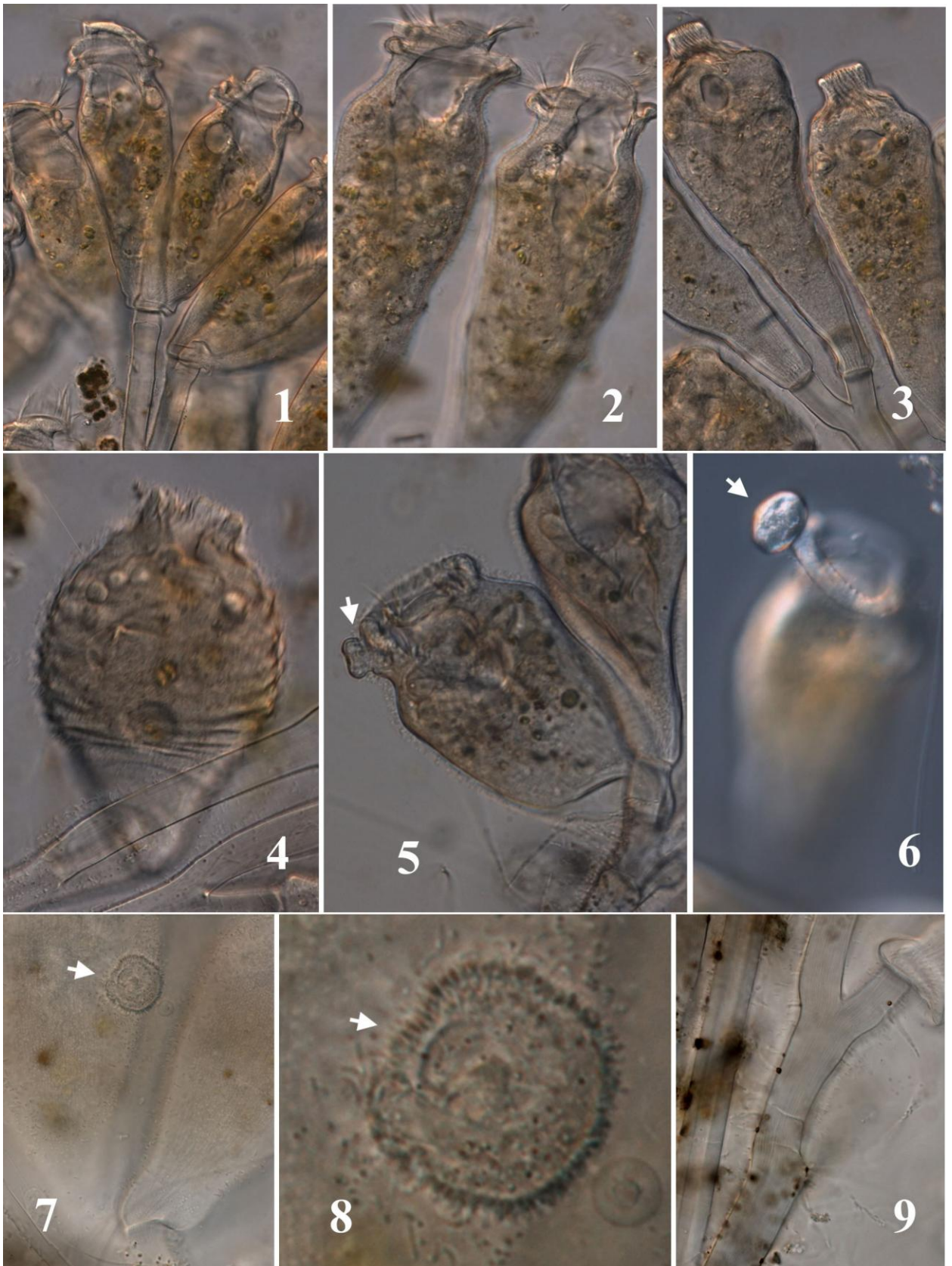


Фото 4. Инфузории. *Epistylis chrysemydis* Bishop and Jahn, 1941:1, 2 – зоиды, 255×78 мкм; 3, 4 – сократившиеся зоиды; 5-8 – стрелки указывают на «наросты» на перистомальном валике (5, 6) и на теле (7, 8) зооида (возможно, паразиты); 9 – стебель колонии (слабая исчерченность)



Фото 5. Инфузории. *Epistylis chrysemydis* Bishop and Jahn, 1941 с эпибионтами (стрелки): 1 – *T. quadripartita* (Clap. & Lachm., 1859); 2-5 – представители р. *Epistylis*; 6 – жгутиконосцы; 7 – *Vorticella* sp.



Фото 6. Инфузории. Перитрихи в обрастании озера: 1-3, 9 – *Vorticella campanula* Ehrb., 1831: в сокращенном виде (3), «псевдоколония» сверху (9); 3-6 – *Pseudovorticella* sp.; 7 – *Zoothamnium simplex* Kent, 1881; 8 – *Carchesium polypinum* Linnaeus, 1758

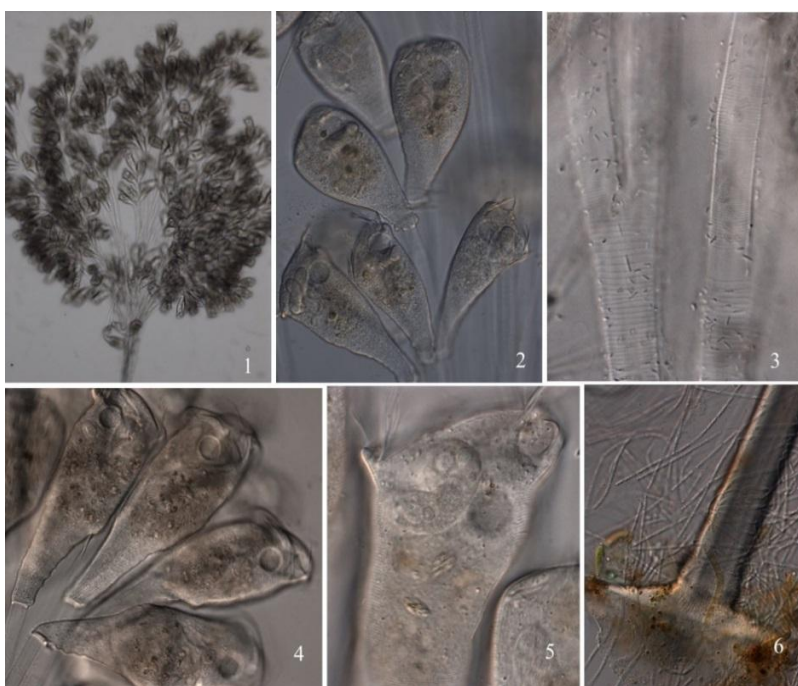


Фото 7. Инфузории *Epistylis hentscheli* Kahl, 1935 со стекл обрастания: 1 – общий вид колонии; 2, 4, 5 – зоиды, 180×58 мкм; 3 – стебель у места прикрепления зооида (поперечная исчерченность); 6 – стебель у прикрепительного диска (продольная исчерченность)



Фото 8. Инфузории. Суктории из обрастаний оз. Б. Васильевское: 1,12 – *Heliophrya minima* (Rieder, 1936); 2, 3 – *H. rotunda* (Hentschel, 1916); 4-6 – *Periacineta* cf. *buckei* (Kent, 1881): вид сбоку (4, 5), вид сверху (6); 7 – *Podophrya fixa* (O.F.Muller, 1786); 8 – *Tokophrya lemnarum* (Stein, 1859); 9 – *Tokophrya* sp.; 10, 13 – *T. quadripartita* (Clap. & Lachm., 1859); 11 – *Discophrya elongata* (Clap. & Lachm., 1859)



Фото 9. Неидентифицированные виды инфузорий из разных биотопов озера: 1, 2 – 79×43 мкм; 3 – предположительно, близкий к р. *Cohnilembus*, 36×9 мкм; 4, 5 – 78 × 39 мкм; 6 – 28×21 мкм; 7, 8 – предположительно, *Cyrtohymena citrina* (Berger & Foissner, 1987) Foissner, 1989; 9 – предположительно, *Ileonema* или *Lagynophrya*, 47 × 22 мкм

Приложение III (продолжение 8)

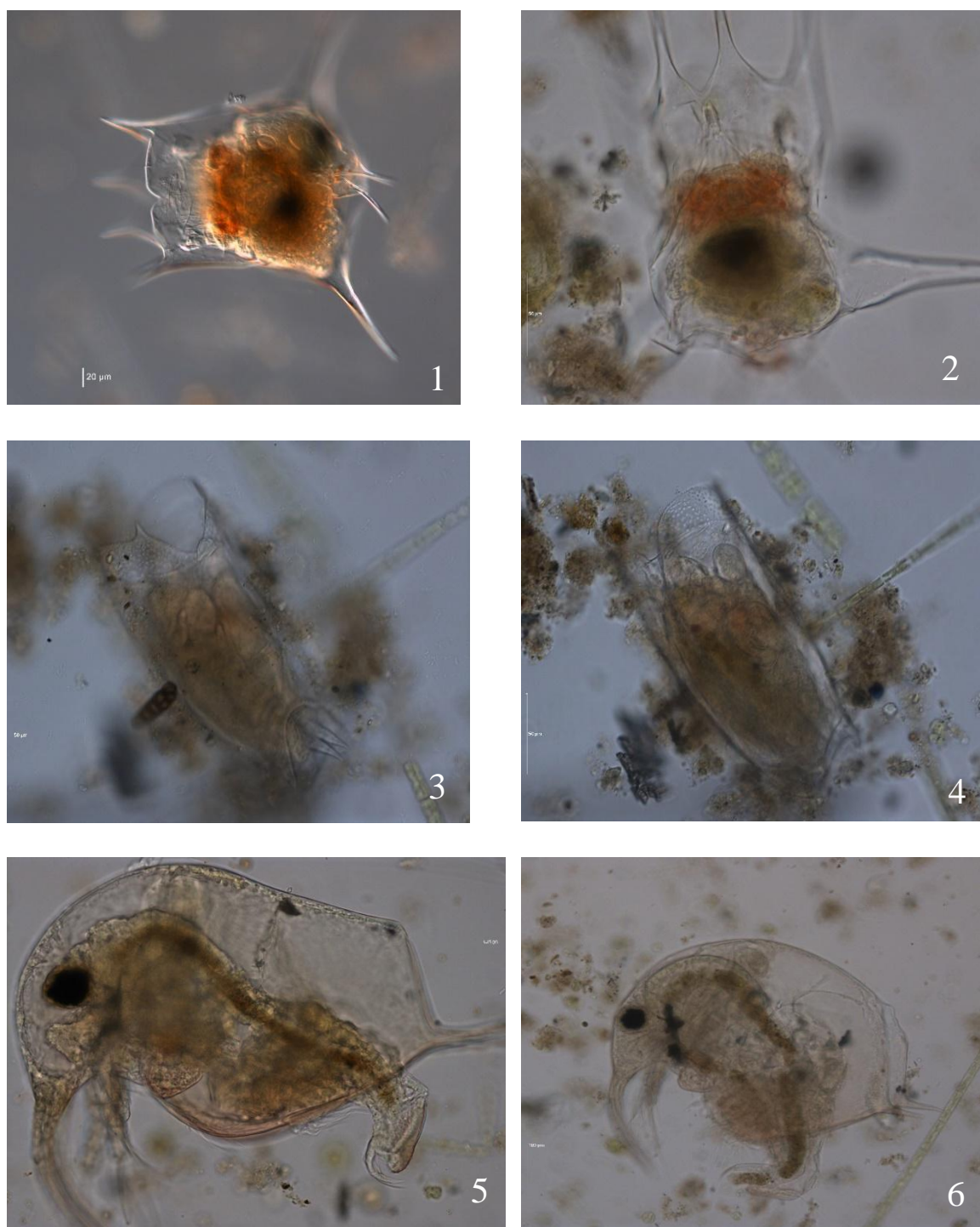


Фото 10. Виды метазоопланктона, развивающиеся в оз. Б. Васильевское в 2013-2014 гг.:
1, 2 – *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776; 3, 4 – *Mytilina ventralis* (Ehrenberg, 1832); 5, 6 –
Bosmina (B.) longirostris (O.F. Müller, 1785)



Фото 11. Фитопланктон: 1 – *Fragillagia ulna* (Nitzsch) Lange-Bertalot var. *Angustissima* Sippen; 2 – *Golenkinia radiata* Chod.; 3 – *Microactinium pusillum* Fres.; 4 – *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.; 5 – *Microcystis aeruginosa* (Kütz.); 6 – *Pseudoanabaena mucicola* (Hub.) Anag. et Komárek в колониальной слизи *Microcystis aeruginosa*; 7 – *Anabaenopsis elenkinii* Mill.; 8 – *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn.et Gronb.; 9 – 2 *Limnothrix planctonica* (Wolosz.) Meff.

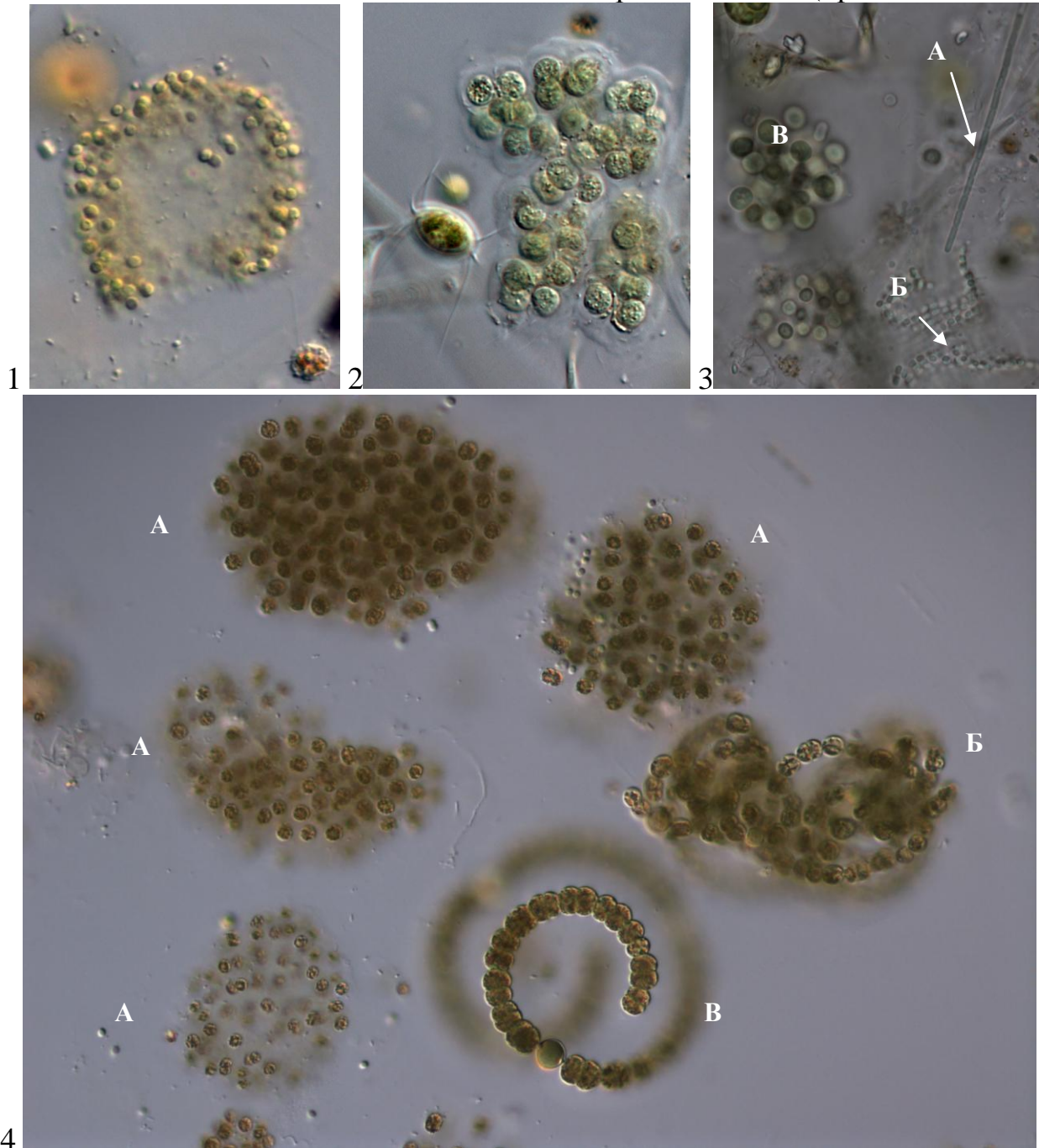
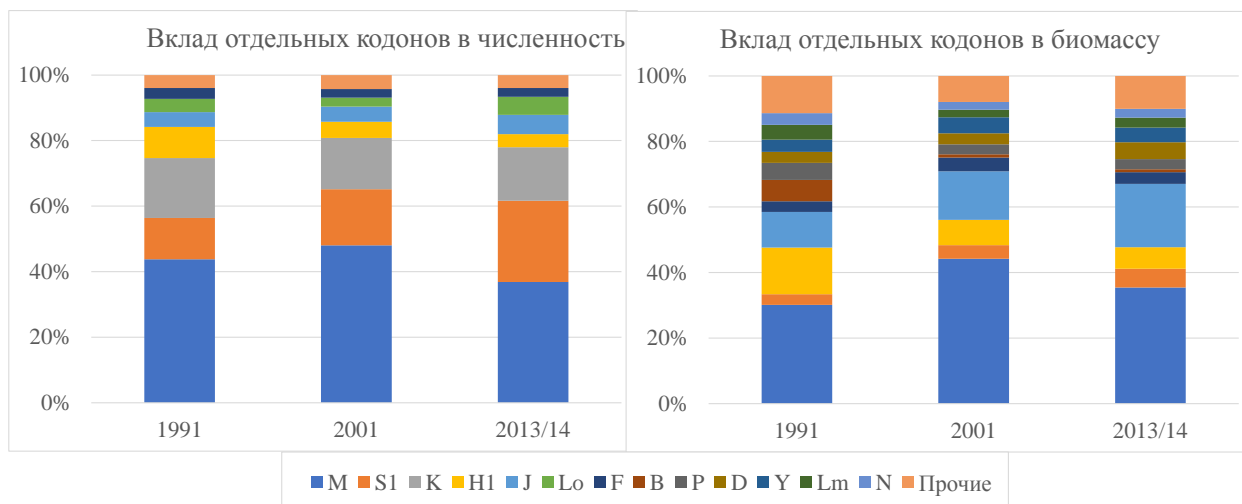


Фото 12. Фитопланктон: 1 – *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk.; 2 – *Microcystis wesenbergii* Komarék; 3 – А – *Pseudoanabaena limnetica* (Lemm.) Kom., Б – *Merismopedia punctata* Meyen, Б – *Dictyosphaerium pulhellum* Wood; 4 – А – *Microcystis aeruginosa*, Б – *Anabaena sigmoidea* Nyg., Б – *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb.

Функциональная структура фитопланктона оз. Б. Васильевское в 1991-2014 г. и краткая характеристика доминирующих функциональных групп (кодонов) по (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009), с сокращениями.



Кодон	Типичные местообитания	Основные представители	Уровень трофии ¹	Устойчивость по отношению к	
				стратификации	световому голоданию
S ₁	Перемешиваемые водные объекты с повышенной мутностью воды	Планктонные нитчатые безгетероцистные цианобактерии (<i>Planktothrix</i> , <i>Geitlerinema</i> , <i>Jaaginema</i> , <i>Limnothrix</i> , <i>Pseudanabaena</i> и др.)	Э/Г	– ²	Высокоустойчив
M	Малые и средние водоемы	<i>Microcystis</i> spp. с газовыми вакуолями	Э/Г	Устойчив	Чувств.
K	Мелкие водоемы с высокой концентрацией питательных веществ	мелкоклеточные <i>Aphanocapsa</i> , <i>Aphanothece</i>	Э/Г	Устойчив	–
H ₁	Стратифицируемые и мелкие водоемы с низкой концентрацией азота	Nostocales	Э	Устойчив	Чувств.
Y	Широкий спектр лентических экосистем со слабым выеданием организмами более высоких трофических уровней	Криптомонады средних и крупных размеров, небольшие динофлагелляты (<i>Glenodinium</i> spp., мелкие <i>Gymnodinium</i>)	–	–	–
F	Чистые глубокие озера с мощным эпилимнионом	Колониальные Chlorophyta: <i>Botryococcus</i> , <i>Coenochlorys</i> / <i>Sphaerocystis</i> spp.	М-Э	Устойчив	–

Приложение IV (продолжение)

Кодон	Типичные местообитания	Основные представители	Уровень трофии ¹	Устойчивость по отношению к	
				стратификации	световому голоданию
J	Мелкие, перемешиваемые, богатые питательными веществами водоемы и медленно текущие реки	Ценобиальные Chlorophyta (<i>Scenedesmus</i> , <i>Pediastrum</i> , <i>Coelastrum</i>), <i>Golenkinia</i>	Э-Г	–	Чувств.
L _О	Глубокие и мелкие средние и крупные озера	<i>Peridinium</i> spp. кроме крупноклеточных видов, колониальные цианобактерии (<i>Woronichinia</i> , <i>Merismopedia</i>)	О-Э	Требуется	–
L _М		<i>Ceratium</i> spp., <i>Peridinium cinctum</i> и др. крупные <i>Peridinium</i> совместно с <i>Microcystis</i> spp.	Э-Г	Требуется	Чувств.
B	Малые и средние озера	Диатомовые: <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>A. subarctica</i> ; <i>A. italica</i> , <i>A. hergozii</i> ; <i>Stephanodiscus</i> spp., кроме <i>S. hantzschii</i> ; мелкие <i>Cyclotella</i> spp.	М	Чувств.	Чувств.
D	Малые и средние озера с мутной, богатой питательными веществами водой	Диатомовые: <i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>Skeletonema potamos</i> , <i>S. subsalsum</i> ; <i>Actinocyclus normannii</i> , <i>Nitzschia</i> spp., <i>Synedra</i> spp.	Э	Чувств.	Чувств.
N	Мелководные перемешиваемые озера или эпилимнион	Диатомовые: <i>Tabellaria</i> spp., десмидиевые: <i>Cosmarium</i> , <i>Staurodesmus</i>	М	Устойчив	Чувств.
P	стратифицированных озер.	Диатомовые: <i>Aulacoseira granulata</i> , <i>Melosira</i> spp., <i>Fragillaria</i> spp., десмидиевые: <i>Closterium</i> , <i>Staurastrum</i>	Э	Устойчив	Чувств.

¹ – О – олиготрофный, М – мезотрофный, Э – эвтрофный, Г – гипертрофный;

² – индифферентный.

Научное издание

Н.Г. Шерышева,
М.В. Уманская,
С.В. Быкова,
М.Ю. Горбунов,
Н.Г. Тарасова,
Е.С. Кривина,
О.В. Мухортова,
Е.С. Краснова

**Экологическое состояние урбанизированного высокопродуктивного
водоема (озеро Большое Васильевское)**

Редакторы: Н.Г. Шерышева, М.В. Уманская
Технические редакторы: Н.Г. Шерышева, М.В. Уманская, С.В. Быкова

Дизайн обложки А.И. Захарова

Подписано в печать 2021 г.
Формат Гарнитура «Times New Roman»
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 21,6 Тираж 500 экз.
Заказ №
Отпечатано в типографии ООО «Анна»