

УДК 574.522

Л. А. Щур¹, Н. А. Бондаренко²**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФИТОПЛАНКТОНА
ОЗЕР БАЙКАЛ И ХАНКА**

Проведен анализ структуры и продукционного потенциала фитопланктона двух крупных озер Азии — Байкала и Ханки, различающихся по гидрооптическим условиям. Исследованные альгофлоры достигли насыщения и находятся в условиях относительно «нежесткой» среды обитания. Функциональные характеристики фитопланктона определялись прежде всего световым режимом водоема и размерным составом водорослей, уровнем развития и стадией вегетации, особенностями биологии доминирующих форм.

Ключевые слова: фитопланктон, численность, биомасса, первичная и удельная продукция.

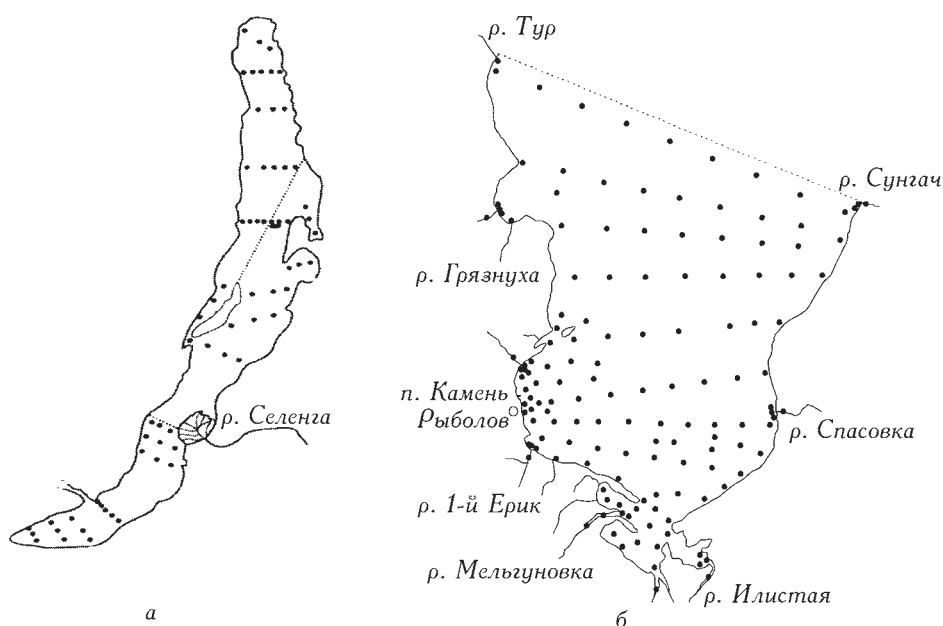
Формирование фитопланктона — основного продуцента органического вещества в водоемах, зависит от многих факторов. Выявление роли последних служит предпосылкой детального изучения основ продукционного процесса.

Озеро Байкал — самое крупное озеро Восточной Сибири и самое глубокое в мире — расположено на северо-востоке Центральной Азии на высоте 455,6 м н. у. м. Длина озера — 636 км, ширина колеблется от 25 до 80 км, максимальная глубина — 1631 м, минерализация воды — около 100 мг/дм³ [14, 18]. Озеро Ханка является крупнейшим на Дальнем Востоке, расположено на высоте 69 м н. у. м. Площадь озера — 4070 км², преобладающая глубина 1—3 м, наибольшая — 6,5 м, биогенная нагрузка составляет 0,1 г P/м² в год [3]. Особенностью озера является высокое содержание в воде (до 150 мг/дм³) мелкодисперсных терригенных частиц, рассеивающих свет. Водоемы такого типа остаются высокопродуктивными, выдерживая значительные антропогенные нагрузки [5, 15]. В силу мелководности озера волновым перемешиванием охвачена вся толща воды [1, 18].

Озера Байкал и Ханка значительно различаются по гидрооптическим параметрам (количеству минеральной взвеси и прозрачности воды). Прозрачность в Байкале зависит от степени развития фитопланктона и колеблется от 4 до 40 м. В оз. Ханка прозрачность не превышает 0,20 м [18].

Данная работа посвящена сравнительному анализу фитопланктона двух различающихся по световым условиям озер — Байкала и Ханки.

© Щур Л. А., Бондаренко Н. А., 2012



1. Карта-схема расположения станций наблюдений на озерах Байкал (а) и Ханка (б).

Материал и методика исследований. Анализ проведен по материалам, полученным авторами [8, 40]. Пробы фитопланктона по акватории озер (рис. 1) отбирали 6-литровым батометром Рутгнера (Ханка) и батометром Нансена (Байкал), фиксировали раствором Утермея, концентрировали седиментационным или фильтрационным методами.

Водоросли осаждали на мембранные фильтры с диаметром пор 0,85—0,90 мкм. Концентрат просматривали в камере Нажотта объемом 0,10 мл в световом микроскопе «Peraval» и люминесцентном МЛ-2Б. При увеличении $\times 720$ учитывали и идентифицировали сетные формы и нанопланктон, при увеличении $\times 1200$ — пикопланктон. В оз. Ханка терригенная взвесь затрудняла учет мелких форм водорослей, поэтому «живые» пробы обрабатывали в световом и люминесцентном микроскопах. Биомассу водорослей (B) определяли с учётом индивидуальных объёмов их клеток [22, 23]. Для сравнения видового состава фитопланктона рассчитывали коэффициент флористического сходства Серенсена (КФС) [45].

Первичную продукцию определяли методом склянок. В оз. Ханка использовали кислородную модификацию метода [22] при суточной экспозиции. Отобранные в подповерхностном слое пробы экспонировали на этой же глубине. В олиготрофном озере Байкал применяли радиоуглеродную модификацию метода [30, 33]. Пробы отбирали с поверхности и горизонтов, кратных прозрачности S_0 (0,5 S, 1 S, 1,5 S, 2 S, 3 S), и глубины 2, 5, 25 и 50 м. В течение суток ставили краткосрочные эксперименты с 3—4-часовой экспо-

зицией склянок, результат их суммирования принимали за суточную первичную продукцию. После экспозиции содержимое склянок фиксировали раствором Утермея и отфильтровывали через мембранные фильтры с диаметром пор 0,40—0,45 мкм. Фильтры просчитывали на сцинтилляционном счетчике ПСП-100.

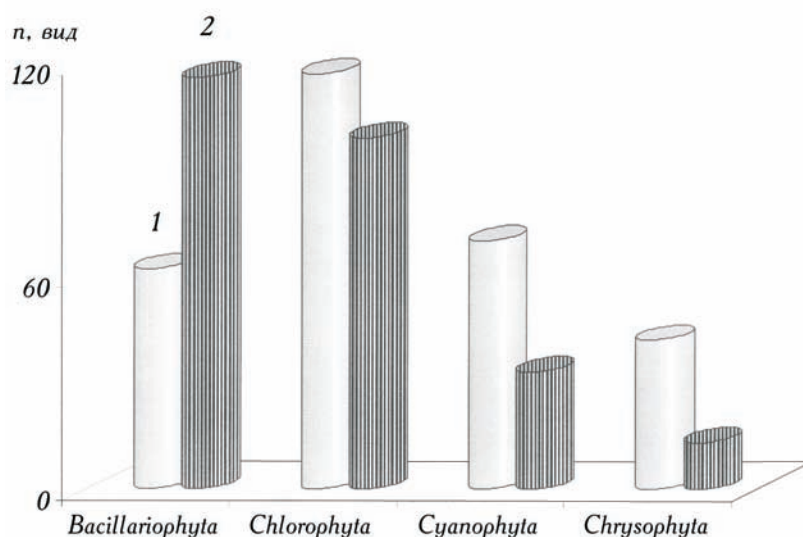
Интегральную (в столбе воды) первичную продукцию (ПП) рассчитывали для глубины трофогенного слоя, который в Байкале колебался в пределах 25—50 м, Ханке — до 1 м. При расчетах P/V -коэффициентов для перехода от валовой продукции к чистой использовали коэффициент 0,80 [26].

Результаты исследований и их обсуждение

В современном фитопланктоне оз. Байкал найдено 313 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 8 отделам, 11 классам, 21 порядку, 49 семействам и 115 родам. Наиболее богаты видовыми и внутривидовыми таксонами зеленые (116), синезеленые (70), диатомовые (62) и золотистые (42) водоросли (рис. 2). В оз. Ханка фитопланктон представлен 287 видами и внутривидовыми таксонами из 8 отделов, 11 классов, 20 порядков, 45 семейств и 117 родов. Наиболее разнообразны диатомовые (116 таксонов рангом ниже рода), зеленые (99) и синезеленые (33). В связи с мелководностью водоема в состав диатомовых вошли и бентосные формы. Коэффициент флористического сходства фитопланктона сравниваемых озер небольшой и равен 0,30, для синезеленых, диатомовых, зеленых, динофитовых, криптофитовых и золотистых водорослей значение КФС составило соответственно 0,27, 0,34, 0,34, 0,15, 0,50 и 0,22.

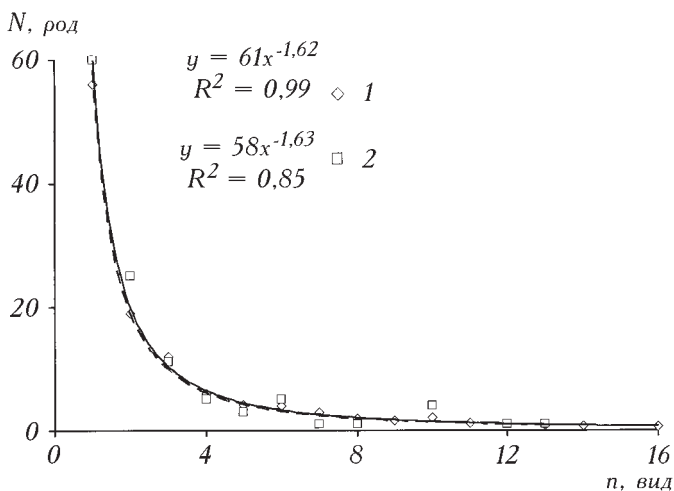
В обоих озерах найдена реликтовая спорообразующая форма *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Sim., кроме Байкала и Ханки обитающая только в р. Амур и некоторых других водоёмах его бассейна [21, 31, 32, 41]. Ранее было высказано мнение, что *A. islandica* в прежние времена обладала способностью образовывать споры, затем эта способность в европейских и американских водоёмах была утрачена, но сохранилась в азиатских, таких как Байкал и Ханка [31]. Причиной этого явились палеоклиматические условия, в первую очередь разный характер оледенения Европы, Америки и Центральной Азии [21]. Таким образом, в истории формирования компонентов биоты исследуемых озер есть общие черты.

Характеристики водорослевых сообществ являются надежным критерием для анализа состояния самого водоема, а список видов считается достаточным, если получен при исследовании динамики ценоза в течение многих лет [4]. Анализ распределения количества видов по числу родов в обследованных за период 1992—2009 гг. сообществах показал, что полученные кривые имеют гиперболический характер (рис. 3) и подчиняются зависимости Виллиса. Это свидетельствует о правомерности использования списка видов для анализа и сбалансированности родо-видовых взаимоотношений в планктонных альгофлорах исследуемых озер. Распределение выразилось близкими значениями гиперболы с порядком $\alpha = 1,62—1,63$. Значения α можно рассматривать как индекс стадии развития альгофлор [9]. Судя по значениям, планктонные флоры озер достигли насыщения или близки к нему.



2. Диаграмма таксономического состава фитопланктона Байкала (1) и Ханки (2).

Информацию о сбалансированности родо-видовых отношений в экосистеме также можно получить с помощью индекса j (среднее количество видов в родах, обитающих в водоеме). Биологический смысл индекса j заключается в отражении «экологической жесткости» водоема: чем меньше индекс (т. е. чем меньше в водоеме политипических родов), тем более лимитированы ресурсы в водоеме, что показано при изучении фитопланктона более 90 водоемов Восточной Сибири [9].



3. Зависимость Виллиса для планктонных альгофлор Байкала (1) и Ханки (2).

Для Байкала индекс $j = 2,78$. В состав самого обильного рода *Cosmarium Corda ex Ralfs* входило 16 видов, обитающих в прибрежье. Монотипических родов было 56 (49% общего состава), большая часть этих водорослей развивается в пелагиали. В оз. Ханка индекс $j = 2,46$. Самый обильный род — *Nitzschia Hass.* (13 видов). Монотипическими были 60 родов (51%). Эти показатели для обоих водоемов были близки, как и значения порядка гипербол. Они

свидетельствуют о том, что условия существования сообществ являются относительно «экологически нежесткими» независимо от разницы условий сред обитания. Скорее всего, в Байкале это связано с хорошими световыми условиями и поступлением в озеро значительного количества аллохтонного органического вещества с водами многочисленных притоков. В мелководной Ханке увеличению продуктивности способствует органо-минеральная взвесь, которая стимулирует продукционно-деструкционные характеристики бактерий и активизирует жизнедеятельность фитопланктона [2].

В связи с волновым перемешиванием фитопланктон Ханки равномерно распределен в водной толще до дна. Величина S_0 составляла 0,18 м, глубина фотической зоны — 0,50 м, но 1%-ный уровень поверхностной облученности распространялся до глубины 1,50 м. Рациональному улавливанию солнечной энергии клетками фитопланктона на глубине более 10 см способствовала диффузная составляющая солнечного света [1]. Эволюционный отбор водорослей планктона в озере шел в сторону уменьшения размеров и увеличения площади поверхности клеток, поскольку мелкие клетки обладают высокой продуктивностью [16, 24, 37, 38, 41]. Преобладание в биомассе фитопланктона Ханки диатомовых водорослей (подо льдом — представители рода *Aulacoseira* Thw., в мае — *Stephanodiscus* Ehr.), наличие весеннего пика биомассы при ее изменении с февраля по октябрь 1992 г. в пределах 0,28—1,94 г/м³ характеризует озеро как мезотрофное с чертами олиготрофности [40].

Своеобразие пелагиали Байкала заключается в большой величине трофогенного слоя. За счет прозрачности воды и интенсивного поступления солнечной радиации [25] он достигает 25—50 м и больше. В результате продукция фитопланктона при низких ее показателях в 1 м³, характерных для ультраолиготрофных водоемов, значительна под 1 м² поверхности. По интенсивности первичной продукции фитопланктона под 1 м² воды Байкал попадает в разряд мезотрофных водоемов. Г. Г. Винберг [13] относил озера такого типа ко вторично- или морфометрически олиготрофным. Фотосинтез на больших глубинах в Байкале, в первую очередь, обусловлен высокой прозрачностью вод озера, также тесно связан со степенью развития фитопланктона, его размерным составом, особенностями биологии доминирующих в нем форм, в частности их требованиями к свету, и, наконец, со стадией вегетации водорослей [8]. В подледный период скорость фотосинтеза лимитировалась светом, а затем — обилием и разнообразием фитопланктона. В начале массового развития диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* (март — апрель) значительная интенсивность фотосинтеза прослеживалась до глубины 15—20 м, затем она резко снижалась, и на глубине 30 м фотосинтез регистрировался редко. В конце вегетации весеннего комплекса (конец мая — первая половина июня), в период весенней гомотермии, когда жизнеспособные водоросли опускались в глубинные слои, отмечался относительно плавный ход фотосинтеза в слоях 0—50 м. Летом, в периоды интенсивной вегетации пикопланктонных форм, наблюдался «эффект самозатенения», подробно описанный для английских и африканских водоемов [46]. В это время доступ света к водорослям, обитающим в более глубоких слоях воды, ограничен, и максимальные показатели фотосинтеза фиксировались в поверхностном или в подповерхностном слоях, с резким спадом фотосинтези-

ческой активности по глубине. При массовом развитии активно передвигающихся в столбе воды жгутиковых форм криптофитовых и золотистых водорослей максимум фотосинтеза отмечался на глубине 10—15 м.

Аналогичное смещение наибольших значений фотосинтеза на некоторую глубину летом, в условиях интенсивной солнечной радиации, при массовом развитии динофитовых водорослей из рода *Ceratium* Schrank описано в оз. Плещеево [29]. При исследовании экологических особенностей этих водорослей установлено, что они активно перемещаются в поиске оптимальных для себя условий [43]. Часто по вертикали наблюдался второй максимум, обусловленный седиментацией клеток водорослей, особенно в периоды, когда фитопланктон был представлен крупными формами. На Селенгинском мелководье основную роль в ослаблении солнечной радиации играла минеральная взвесь. Здесь наибольшие показатели приходились на поверхность водоема. Сходная картина получена и для вертикального распределения интенсивности фотосинтеза в прибрежье озера, где, как правило, концентрация водорослей была значительно выше, чем в пелагиали, следовательно доступ света к каждой клетке ниже.

Зависимость вертикального распределения интенсивности фотосинтеза от световых условий, видового и размерного состава фитопланктона четко прослежена не только для Байкала и Ханки, но и для других водоемов: разнотипных озер Карельского перешейка [35], оз. Плещеево [27, 29], Онежского [34], Б. Харбей [28], Уиндермир [44], водохранилищ Днепра [39] и многих других.

Размер фитопланктонных организмов изменчив в пределах одного и того же водоема в разное время года, поэтому для сравнительной оценки биологической продуктивности водоемов, их самоочистительной способности необходимо определение как численности, так и биомассы. По количеству видов в Ханке доминировали нанопланктонные формы диатомовых и зеленых водорослей с размером клеток от 2 до 10 мкм и средним объемом (V) 143 ± 9 мкм³ (табл. 1).

Основную часть первичной продукции Байкала создают два комплекса планктонных водорослей. Весенний крупноклеточный, представленный диатомовыми и динофитовыми, интенсивно развивается раз в 3—4 года, а летний мелкоклеточный, состоящий из пикопланктонных синезеленых и хлорококковых, функционирует относительно стабильно. Объем клеток продуцентов колеблется от 3 (лето) до 23 000 мкм³ (подледный период), при среднем значении 2769 ± 524 мкм³.

Численность, биомасса и максимальная суточная продукция весеннего фитопланктонного комплекса Байкала в межгодовом аспекте резко колеблются, а летнего — более стабильны. *P/V*-коэффициенты более высокие в летний период за счет большой скорости деления мелкоклеточных водорослей (до $2,60 \text{ сут}^{-1}$), высокой скорости усвоения ими питательных веществ, а также минимальных потерь в результате погружения и ухода из эвфотической зоны. Варьирование биомассы, численности и валовой первичной продукции в Ханке в течение года не так значительно, удельная продукция го-

1. Продукционные характеристики фитопланктона в озерах Ханка и Байкал

Водоемы	Периоды	N , млн. кл/дм ³	B , мг/дм ³	V , мкм ³	ПП, г С/м ²	P/B , сут ⁻¹
Ханка	Подледный	3,26 ± 0,23	0,35 ± 0,01	466 ± 93	0,19 ± 0,02	2,67 ± 0,32
	Летний	4,97 ± 1,19	0,53 ± 0,11	143 ± 9	0,36 ± 0,05	12,00 ± 2
Байкал	Подледный	0,10—10,00	1,12 ± 0,68	3021 ± 870	0,80 ± 0,31	0,83 ± 0,28
	Летний	10,00—100,00	0,23 ± 0,05	693 ± 170	0,48 ± 0,87	1,77 ± 0,46

2. Средние значения удельной продукции и количество клеток на единицу сырой биомассы в различных водоемах

Водоемы	P/B , сут ⁻¹	N/B , млн. кл/мг	Литературные источники
Олиготрофные			
Олиготрофные озера Карелии	0,60	×	[20]
Оз. Арахлей (Забайкалье)	0,59	×	[7]
Зал. Б. Онего в Онежском озере	0,29—0,81	0,55	[12]
Мезотрофные			
Оз. Красное, Карельский перешеек	0,72—0,85	×	[6]
Оз. Нарочь (Белоруссия)	1,33	×	[11]
Оз. Мичуринское (Карельский перешеек)	2,20	×	[35]
Евтрофные			
Оз. Иван (Забайкалье)	1,64	×	[7]
Озера Дривяты, Мястро, Баторин (Белоруссия)	1,61	×	[11, 19, 24]
Высокоевтрофные			
Оз. Вишневокское (Карельский перешеек)	1,58	×	[35]
Оз. Норвикен (южная Швеция)	4,40	×	[42]

Примечание. × — не определяли.

раздо выше, чем в Байкале. Это нельзя объяснить недоучетом биомассы, так как учет проводили в световом и люминесцентном микроскопах, а концентрацию хлорофилла измеряли флуоресцентным и стандартным (при использовании фильтров с диаметром пор 0,90 мкм) методами [1].

Значения удельной продукции в Ханке были выше, чем во многих водоемах и водотоках (табл. 2).

Значения удельной продукции в Енисее и Ангаре составляли 0,20—3,70, Красноярском водохранилище — 0,80—1,10 [36], Братском — 0,10—6,10 [13], Саяно-Шушенском — 0,05—2,09 [17], в озерах Карельского перешейка — 0,17—3,00 сут⁻¹ [35]. Известно, что мелкие формы водорослей характеризуются высокими продукционными показателями [16, 37, 38], а в планктоне Ханки доминируют именно нанопланктонные формы. Значительные величины удельной продукции нановодорослей Ханки, так же как летних пикопланктонных Байкала, обусловлены большим относительным содержанием хлорофилла в их клетках и высокой эффективностью использования световой энергии в условиях низкой прозрачности.

Заключение

Проведенный анализ показал, что планктонные альгофлоры двух крупных озер Азии — Байкала и Ханки, достигли стадии насыщения. Их зрелость подтверждается сбалансированностью родо-видовых взаимоотношений и наличием реликтовых форм. Альгоценозы водоемов развиваются в условиях относительно «нежесткой» среды обитания, о чем свидетельствуют наличие значительного количества политипических родов и достаточно высокие значения индекса *j*. Продукционный потенциал исследованных сообществ в первую очередь определяется световым режимом водоема и размерным составом водорослей, а также тесно связан с уровнем их развития, особенностями биологии доминирующих форм, в частности их требованиями к свету, и, наконец, с фазой вегетации.

**

Аналіз фітопланктону озер Байкал і Ханка, які значно відрізняються за умовами освітлення, показав, що альгофлори розвивались у відносно «нежорстких» умовах та досягли стадії зрілості. Продуктивний потенціал досліджених угруповань насамперед залежить від гідрооптичних властивостей водойм та розмірного складу водоростей. Функціональні характеристики також пов'язані з їх рівнем розвитку, особливостями біології домінуючих форм та стадією вегетації.

**

An analysis of phytoplankton in the lakes Baikal and Khanka showed that their algaefloras developed in the relatively "nonrigid" environment and have already reached the mature stage. The production potential of the studied communities depends on hydro-optical properties of the water-body and size composition of algae. Functional characteristics also depends on quantitation the phytoplankton indexes, peculiarities of biology of the dominant forms, and stage of algal vegetation.

**

1. Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н., Щур Л.А. и др. Оценка экологической ситуации и качества воды оз. Ханка оптическими методами // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 5. — С. 54—63
2. Апонасенко А.Д., Щур Л.А., Постникова П.В. и др. Роль органоминерального детрита в трофической микробиальной «петле» // Оптика атмосферы и океана. — 2005. — Т. 18, № 10. — С. 934—940.

3. *Ащепкова Л.Я., Проценко Т.А.* Математическое моделирование процессов переноса в озере Ханка. — Владивосток, 1991. — 24 с. — (Препр. / ДВО АН СССР. Ин-т прикл. математики).
4. *Баринова С.С., Мегведева Л.А., Анисимова О.В.* Биоразнообразие водорослей — индикаторов окружающей среды. — Тель-Авив: Изд-во Pilies Studio, 2006. — 498 с.
5. *Бесчетнова Э.И.* Минерализация воды в дельте Волги и ее изменения в результате антропогенного воздействия // Опыт и проблемы проектирования: Тез. докл. обл. научно-техн. конф. — Астрахань, 1981. — С. 53—55.
6. *Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования.* — Л.: Наука, 1976. — 208 с.
7. *Бондарева Е.И., Шишкин Б.А.* Первичная продукция Ивано-Арахлейских озер // Зап. Забайкал. фил. Геогр. о-ва СССР. — Чита, 1972. — Вып. 80. — С. 42—62.
8. *Бондаренко Н.А.* Структура и продукционные характеристики фитопланктона озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 1997. — 23 с.
9. *Бондаренко Н.А.* Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах горных областей Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Борок, 2009. — 46 с.
10. *Винберг Г.Г.* Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
11. *Винберг Г.Г., Бабицкий В.А., Гаврилов С.И. и др.* Биологическая продуктивность озер разного типа // Биологическая продуктивность озер Белоруссии. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1971. — С. 5—33.
12. *Вислянская И. Г.* Фитопланктон // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего / Под ред. Г.Г. Винберга. — Л.: ЗИН, 1982. — С. 70—81.
13. *Воробьева С.С.* Фитопланктон // Планктон Братского водохранилища. — Новосибирск: Наука, 1981. — С. 7—50.
14. *Вотинцев К.К.* Гидрохимия озера Байкал. — М.: Изд-во АН СССР, 1961. — 310 с.
15. *Врочинский К.К., Земков Г.В.* Гигиенические исследования миграции ялана в природных условиях // Санитария и гигиена. — 1977. — № 1. — С. 99—100.
16. *Гутельмахер Б.Л.* Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
17. *Иванова Е.А.* Структура фитоценозов формирующегося Саянского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Красноярск, 1996. — 22 с.
18. *История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки* / Гл. ред. А.Ф. Трешников — Л.: Наука, 1990. — 280 с.
19. *Ковалевская Р.З.* Первичная продукция озера Дривяты // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 14—33.

20. Летанская Г. И. Фитопланктон и первичная продукция озер Кольского полуострова // Озера различных ландшафтов Кольского полуострова. — Л.: Наука, 1974. — Ч. 2. — С. 78—119.
21. Лихошвай Е.В., Усольцева М.В., Поповская Г.И. и др. Споры видов *Aulacoseira* (Bacillariophyta) из современных водоемов и отложений разного возраста // Ботан. журн. — 2004. — Т. 89, № 1. — 60—71.
22. Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Там же. — 1970. — Т. 55, № 10. — С. 1488—1494.
23. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской — М.: Наука, 1975. — 240 с.
24. Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. — М.: Наука, 1970. — С. 50—71.
25. Покатилова Т.Н. Спектральное ослабление солнечной радиации в природных водах // Гидрология Байкала и других водоемов. — Новосибирск: Наука, 1984. — С. 14—19.
26. Продукционные исследования экосистем пресных вод / Под ред. Г.Г. Винберга. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1973. — 207 с.
27. Пырина И.Л., Гецен М.В., Вайнштейн М.Б. Первичная продукция фитопланктона озер Харбейской системы Большеземельской тундры // Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. — Л.: Наука, 1976. — С. 63—76.
28. Пырина И.Л., Рутковская В.А. Зависимость интенсивности фотосинтеза фитопланктона от проникающей в воду суммарной солнечной радиации // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. — Л.: Наука, 1976. — С. 48—66.
29. Пырина И.Л., Сигарева Л.Е., Дзюбан А.Н. Первичная продукция // Экосистема озера Плещеево. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — С. 114—122.
30. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных вод. — Л.: Наука, 1974. — 194 с.
31. Скабичевский А.П. Об образовании спор у *Melosira islandica* O. Müll. // Докл. АН СССР. — 1953. — Т. 92, № 3. — С. 671—674.
32. Скворцов Б.В. Материалы по изучению водорослей Приморской губернии. Диатомовые водоросли озера Ханка // Зап. Южно-Уссурий. отд. Гос. рус. геогр. о-ва. — Владивосток, 1929. — Вып. 3. — 76 с.
33. Сорокин Ю.И. О применении радиоуглерода для изучения первичной продукции водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1956. — Т. 7. — С. 271—286.
34. Сорокин Ю.И., Федоров В.К. Определение первичной продукции и деструкции органического вещества в Онежском озере // Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. — Л.: Наука, 1969. — С. 4—8.
35. Трифонова И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. — Л.: Наука, 1990. — 180 с.

36. Чайковская Т.С. Фитопланктон реки Енисей и Красноярского водохранилища // Биологические исследования Красноярского водохранилища. — Новосибирск: Наука, 1975. — С. 43—79.
37. Щербак В.И. Фитопланктон // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 77—113.
38. Щербак В.И. Структурно-функциональные характеристики фитопланктона водоемов зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. — 1997. — Т. 33, № 5. — С. 3—16.
39. Щербак В.И., Кузьменко М.Н. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона на различных глубинах фотической зоны // Там же. — 1987. — Т. 23, № 2. — С. 22—25.
40. Щур Л.А., Апонасенко А.Д., Лопатин В.Н. и др. К характеристике фитопланктона оз. Ханка // Альгология. — 1995. — Т. 5, № 2. — С. 166—174.
41. Щур Л. А., Генкал С. И. Размерная структура Bacillariophyta планктона оз. Ханка // Биология внутр. вод. — 2005. — № 1. — С. 49—56.
42. Ahlgren G. Lake Norrviken, an eutrophicated Swedish Lake: II Phytoplankton and its production // Schweiz. Zeitschr. Hydrol. — 1970. — Bd. 32, N 2. — S. 353—395.
43. Heaney S.I., Talling J.F. Dynamic aspects of dinoflagellate distribution patterns in a small productive lake // J. Ecol. — 1980. — Vol. 68. — P. 75—94.
44. Neale P.J., Talling J.F., Heaney S.I. et al. Long time-series from the English Lake District: irradiance-dependent phytoplankton dynamics during the spring maximum // Limnol. and Oceanogr. — 1991. — Vol. 36. — P. 751—760.
45. Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. — Biologiske Skrifter. — 1948. — N 5. — P. 1—34.
46. Talling J.F. Self-shading effects in natural populations of a planktonic diatom // Wetter u. Leben. — 1960. — N 12, H. 9—10. — S. 235—242.

¹ Институт вычислительного моделирования
СО РАН, Красноярск, Россия

² Лимнологический институт СО РАН,
Иркутск, Россия

Поступила 26.09.11