

УДК 574.583(285.2):581

Н. М. Минеева¹, Л. А. Щур², Н. А. Бондаренко³**ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА
КРУПНЫХ ПРЕСНОВОДНЫХ СИСТЕМ ПРИ РАЗНОЙ
ОБЕСПЕЧЕННОСТИ РЕСУРСАМИ**

Сравнительный анализ функциональных характеристик фитопланктона озер Байкал и Ханка, водохранилищ Волги и Енисея показал, что при разной обеспеченности энергетическими и минеральными ресурсами альгоценозы различаются размерным составом доминирующих видов. Развитие фитопланктона определяется обеспеченностью биогенными элементами, фотосинтезирующая деятельность — совокупностью биогенного и светового режима, масштабы и соотношение продукционно-деструкционных процессов зависят от гидрооптических условий и морфометрических особенностей водоемов.

Ключевые слова: фитопланктон, функционирование, факторы среды, Волга, Енисей, Байкал, Ханка.

Энергетический принцип [13] предполагает изучение биологической продуктивности водоемов в совокупности с факторами среды. Основной фонд автохтонного органического вещества (ОВ) в крупных пресноводных водоемах создается при фотосинтезе фитопланктона, продукционные характеристики которого позволяют оценить продукционный потенциал и трофический статус экосистемы, обеспеченность пищей консументов первого порядка. Развитие фитопланктона и формирование первичной продукции зависят от температурных условий, динамики вод, биотических взаимоотношений, наличия доступных ресурсов, к наиболее значимым из которых относятся обеспеченность биогенными элементами и светом [46, 49]. Влияние факторов среды на биологические процессы наиболее отчетливо выражено в широком диапазоне их изменчивости, который выстраивается при сравнении водоемов различных регионов с контрастными условиями развития альгоценозов. При наличии обширных данных для отдельных водоемов исследования такого плана для водных объектов разных регионов единичны [33, 39].

Цель работы — сравнение функционирования фитопланктона крупных пресноводных систем Евразии, расположенных в различных природно-климатических зонах и различающихся условиями обитания гидробионтов, на примере озер Байкал и Ханка, водохранилищ Волги и Енисея.

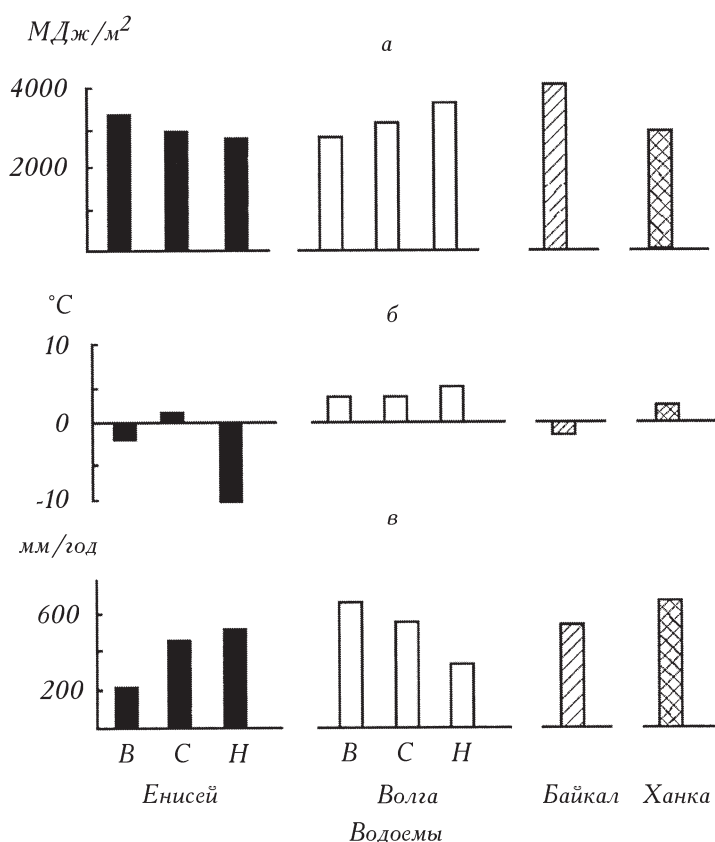
© Минеева Н. М., Щур Л. А., Бондаренко Н. А., 2012

Материал и методика исследований. В основу работы положены собственные материалы по продуктивности фитопланктона [9, 28, 37], а также литературные данные по климату, гидрологическому и гидрохимическому режиму Волги, Енисея, Байкала и Ханки [4, 8, 14, 18, 24, 29, 35, 50]. Продукционные характеристики фитопланктона Волги и Енисея рассмотрены на примере Горьковского и Красноярского водохранилищ. Пробы отбирали батометром в подповерхностном слое (мелководное оз. Ханка) и во всей толще воды (водохранилища и оз. Байкал). Биомассу фитопланктона определяли счетно-объемным методом [26], содержание хлорофилла *a* — стандартным спектрофотометрическим методом [53], интенсивность фотосинтеза — скляночным методом в радиоуглеродной (оз. Байкал) или кислородной (остальные водоемы) модификации [26, 34]. Данные о деструкции ОВ в оз. Байкал приведены согласно работе [15]. При статистической обработке использованы стандартные программы для персонального компьютера.

Результаты исследований

Бассейны Волги и Енисея относятся к умеренному климатическому поясу, а нижняя часть Енисея — к субарктическому [3]. Бассейны вытянуты в меридиональном направлении и пересекают различные природно-климатические зоны: от южной тайги до полупустыни в низовьях Волги, протекающей с севера на юг, и до арктической пустыни в низовьях протекающего с юга на север Енисея. Озера расположены в лесной зоне умеренного климатического пояса в районах с выраженной вертикальной зональностью: Байкал — в Восточной Сибири в зоне резко континентального климата, лессовое Ханка — в Приморском крае в зоне умеренного муссонного климата. При значительной удаленности водоемов друг от друга и значительной протяженности речных систем прослеживаются зональные климатические различия, связанные с особенностями радиационного режима и преобладающими типами атмосферной циркуляции. В речных бассейнах с севера на юг увеличивается поступление солнечной радиации, температура воздуха и воды. Максимальное количество световой энергии поступает на акваторию Байкала, однако летний прогрев озера незначителен. Среднегодовая температура воздуха в сибирском регионе характеризуется отрицательными значениями. Количество осадков увеличивается с юга на север. Регион верхней Волги, а также оз. Ханка расположены в зоне повышенной влажности (рис. 1, табл. 1).

Особенности водосборного бассейна Волги обуславливают невысокую, характерную для пресных вод минерализацию, повышенную заболоченность территории, особенно в верхней части бассейна, цветность вод, которые в основном характеризуются как мезогумозные [19]. Со значительной освоенностью бассейна связано высокое содержание основных биогенных веществ. Бассейны оз. Байкала и Енисея расположены в области островного и сплошного распространения многолетней мерзлоты. Их воды относятся к ультрапресным по минерализации, олигогумозным по цветности [8, 19] и характеризуются низкой концентрацией биогенных элементов (см. табл. 1). Биогенная нагрузка на оз. Ханка ($0,1 \text{ г Р/м}^2$ в год [7]) на порядок ниже, чем в волжских водах [16].



1. Климатические характеристики бассейнов исследованных водоемов [8, 24, 29, 31, 35]: *а* — поступление суммарной солнечной радиации за май — сентябрь; *б* — среднегодовая температура воздуха; *в* — среднегодовое количество осадков (В, С, Н — соответственно верхнее, среднее и нижнее течение).

При морфометрическом своеобразии исследованные водоемы существенно различаются гидрооптическими параметрами. При больших глубинах и низком содержании минеральной взвеси прозрачность воды в Енисее и Байкале высокая и зависит от степени развития фитопланктона. В более мелководных проточных волжских водохранилищах, подверженных ветровому перемешиванию, преобладает минеральная взвесь, что обуславливает снижение прозрачности. В мелководном перемешиваемом оз. Ханка содержание мелкодисперсной органо-минеральной взвеси чрезвычайно высокое, прозрачность не превышает 0,2 м (см. табл. 1). Глубина фотосинтезирующего слоя, ограниченная проникновением 1% падающей радиации, достигает 50 м в оз. Байкал, 15—18 м в Енисее, 4—7 м в Волге и 1 м в оз. Ханка [10, 15, 25, 28, 32].

Фитопланктон исследованных водоемов различается по видовому богатству. Максимальное количество видов и внутривидовых таксонов обнаружено в водохранилищах Волги [20], в том числе и в Горьковском (табл. 2). По количеству таксонов рангом ниже рода в оз. Ханка преобладают диатомо-

1. Основные абиотические характеристики исследованных водоемов [8, 14, 18, 22, 24, 29, 32, 35, 50]

Показатели	Волга	Енисей	Оз. Байкал	Оз. Ханка
Координаты	45°35'— 61°55' с. ш.	50°47'— 70°17' с. ш.	51°40'— 55°47' с. ш.	45°01' с. ш.
	32°05'— 60°22' в. д.	82°53'— 97°42' в. д.	103°42'— 109°34' в. д.	132°25' в. д.
Протяженность, км	3530	4092	×	×
Высота над уровнем моря, м	×	×	455,6	69
Площадь, км ²	1591*	2000**	31722	4070
Средняя глубина, м	6—10	15—20	740	4,5
Безледный период, сут	195—260	165—214	~250	~200
Летняя температура, °С	~20	<15	8—17	~25
Минерализация, мг/дм ³	300—400	~54	120	~100
N _{общ} /N _{мин} , г/м ³	>1,0/0,6	/~0,1	/~0,09	×
P _{общ} /P _{мин} , мг/м ³	80—100/40	/~5	/~10	×
Содержание взвеси, г/м ³	~10	<5	~1,5	>100
Прозрачность, м	~1,0	3—5	4—40	<0,2
Цветность, град	30—60	<20	~10	×
Эвфотическая зона, м	4—7	15—18	25—50	~1

Примечание. × — данные отсутствуют; * Горьковское водохранилище; ** Красноярское водохранилище.

вые водоросли, в остальных водоемах — зеленые (рис. 2). Доминирующие группировки в оз. Ханка состоят из мелкоклеточных диатомовых и зеленых водорослей, в Красноярском водохранилище — крупноклеточных диатомовых [37], в Горьковском — также диатомовых, а в летний период к ним присоединяются синезеленые водоросли [30]. В летних альгоценозах оз. Байкал преобладают пикопланктонные синезеленые и хлорококковые, а в подледный период (в «урожайные» годы) — крупные диатомовые и динофитовые водоросли [9, 15].

Биомасса фитопланктона и содержание хлорофилла *a* в Красноярском водохранилище, как и на остальных участках Енисея [37], в озерах Байкал и Ханка представлены близкими величинами, типичными для мезотрофных или даже олиготрофных вод. Эти показатели в Волге существенно выше и характерны для вод эвтрофного типа при высоком содержании азота и фос-

2. Показатели продуктивности фитопланктона исследованных водоемов (средние со стандартной ошибкой)

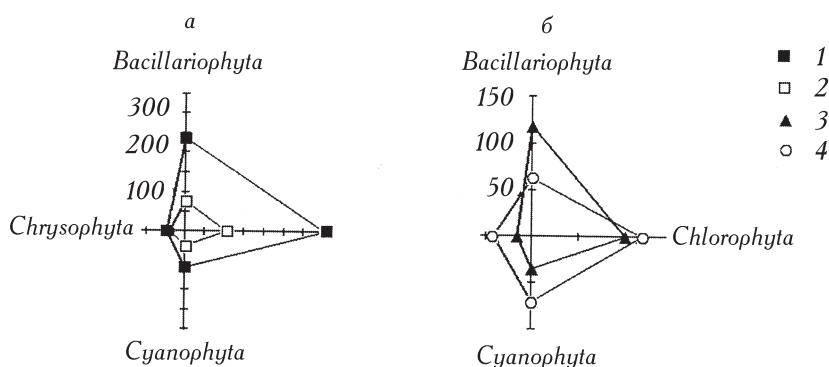
Показатели	Горьковское водохранилище	Красноярское водохранилище	Оз. Байкал	Оз. Ханка
Количество видов	825 [30]	286	313	287
Биомасса, мг/дм ³	3,44 ± 0,51 [20]	0,56 ± 0,07	0,84 ± 0,37	0,69 ± 0,28
Средний объем клетки, мкм ³	1658 [20]	586 ± 53	2769 ± 524	143 ± 9
Хл. <i>a</i> , мкг/л	17,9 ± 1,0	2,70 ± 0,19	1,05 ± 0,10	3,59 ± 0,30
A_{\max} , мг O ₂ / (л·сут)	2,39 ± 0,17	0,31 ± 0,02	0,18 ± 0,03	0,23 ± 0,03
$\sum A$, г O ₂ / (м ² ·сут)	2,16 ± 0,18	0,84 ± 0,06	2,15 ± 0,45	0,93 ± 0,13
R , мг O ₂ / (л·сут)	0,67 ± 0,06	0,53 ± 0,03	0,074—0,025 [15]	0,60 ± 0,10
$\sum R$, г O ₂ / (м ² ·сут)	3,54 ± 0,34	19 ± 1	6,25—18,5 [15]	2,66 ± 0,45
$\sum A / \sum R^*$	0,61	0,04	0,12—0,34	0,35
САЧ, мг O ₂ / (мг Хл. <i>a</i> ·сут)	140 ± 15	130 ± 6	90 ± 10	370 ± 70
Хл. <i>a</i> /В, %	0,73 ± 0,06	0,89 ± 0,17	0,30—0,65	3,60 ± 0,88
P/V, сут ⁻¹	0,31*	0,13	0,30—2,70	15 ± 2

* Рассчитано по средним.

фора. Интенсивность фотосинтеза характеризуется таким же соотношением величин. Интегральная первичная продукция ($\sum A$) фактически одинакова в водохранилищах Волги и Байкале; в Красноярском водохранилище и оз. Ханка она в 2,5—3,0 раза ниже. Для планктона Волги, Енисея и оз. Ханка получена сопоставимая скорость деструкционных процессов (R), в Байкале этот показатель существенно ниже. Интегральная деструкция ($\sum R$) в оз. Байкал, рассчитанная для слоя 0—250 м [15], сопоставима со средним значением $\sum R$ в Красноярском водохранилище. Для Горьковского водохранилища и оз. Ханка получены сравнимые, но более низкие значения $\sum R$ (см. табл. 2).

Фитопланктон оз. Ханка характеризуется наиболее высокими значениями удельной фотосинтетической активности: суточные ассимиляционные числа (САЧ) в среднем в 2,6—4,0 раза выше, чем в других исследованных водоемах, а превышение P/V-коэффициентов достигает двух порядков. Содержание хлорофилла в единице биомассы фитопланктона (Хл. *a*/В) в оз. Ханка также на порядок выше (см. табл. 2).

Существенные различия продуктивности выявлены для летнего и подледного весеннего фитопланктона оз. Байкал (рис. 3). Крупноклеточный диатомово-динофитовый комплекс интенсивно развивается подо льдом раз в 3—4 года, которые называют «урожайными». В эти периоды биомасса фи-



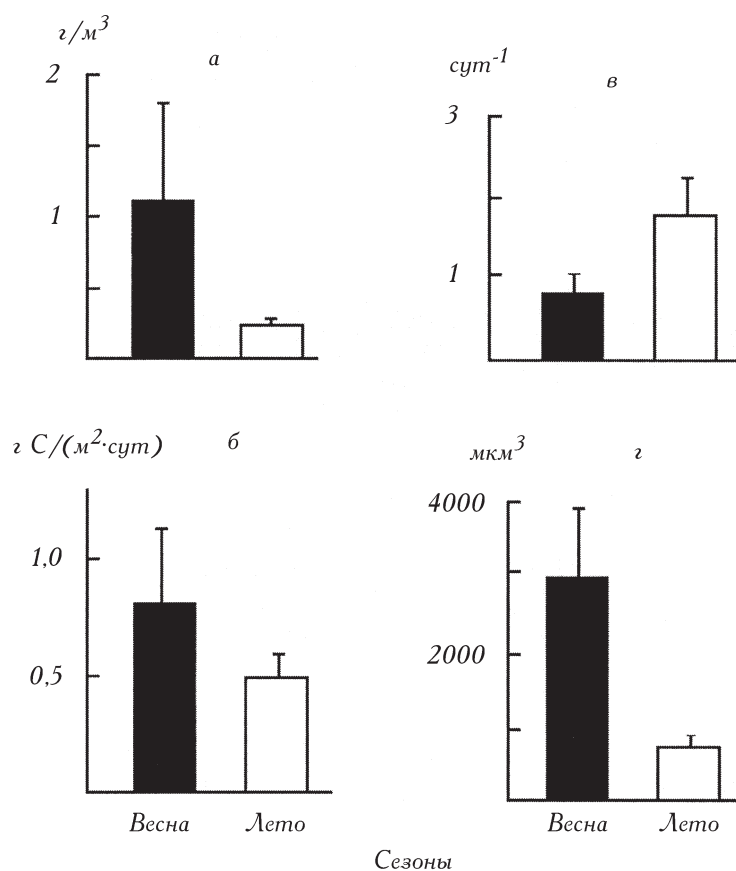
2. Диаграмма таксономического состава (количество внутривидовых таксонов) альгофлоры исследованных водоемов: *a* — Горьковское (1 [30]) и Красноярское (2) водохранилища; *b* — оз. Байкал (3) и оз. Ханка (4).

топланктона и первичная продукция выше, чем летом, соответственно более чем в 4 и в 1,5—2,0 раза. В межгодовом масштабе летний пикопланктонный комплекс функционирует стабильнее и характеризуется повышенным Р/В-коэффициентом.

Обсуждение результатов исследований

Формирование первичной продукции экосистемы зависит от особенностей среды обитания организмов-продуцентов [38, 41, 49]. Динамика вод, температурные и световые условия, обеспеченность элементами минерального питания оказывают наиболее существенное воздействие на состав и продуктивность фитопланктона [46, 47]. Степень влияния климатических факторов определяется географической широтой, связь с которой показана для первичной продукции водоемов различных регионов мира [12, 52]. Пелагический фитопланктон озер и водохранилищ формируется сходными таксонами со сходным откликом на флуктуации доступных ресурсов [42, 48]. В нестабильной водной среде водоросли приспосабливаются к меняющимся внешним условиям за счет адаптивных стратегий — метаболического разнообразия и высокой физиологической пластичности [46].

Среди исследованных водоемов повышенной гидродинамической активностью характеризуются волжские водохранилища и оз. Ханка, в которых отсутствует плотностная и температурная стратификация, но существенно различаются подводные световые условия. При постоянном перемешивании водоросли не испытывают дефицита биогенных элементов в течение всего вегетационного периода, что подтверждается высокими биомассой, содержанием хлорофилла *a* и интенсивностью фотосинтеза фитопланктона Горьковского водохранилища. Высоким продукционным показателем в окрашенных водах Волги может способствовать и наличие гуминовых соединений [45]. Мелководное оз. Ханка представляет собой систему с большой частотой внешних нарушений, вызванных ветровым воздействием и ресуспензией донных отложений [51]. Обилие и интенсивность фотосинте-



3. Показатели продуктивности фитопланктона оз. Байкал в подледный (весна) и летний периоды: а — биомасса; б — первичная продукция; в — P/V-коэффициенты; г — средний размер клеток.

за фитопланктона озера ниже, чем в Горьковском водохранилище, несмотря на достаточную обеспеченность минеральным питанием за счет взмучивания седиментов, что аналогично внутренней биогенной нагрузке. Однако дефицит световой энергии и постоянное присутствие большого количества мелкодисперсной органико-минеральной взвеси, как и в других водоемах [21], оказывают угнетающее влияние на водоросли. Снижение продуктивности фитопланктона прослеживается и в условиях относительно стабильного водного столба в глубоководных Красноярском водохранилище и оз. Байкал (см. табл. 2) при низком содержании биогенных элементов, которое летом может уменьшаться до «следов» [9, 15].

Степень организации экосистем определяется структурной сложностью, зависящей от взаимодействия и изменений факторов среды. Количество видов и внутривидовых таксонов фитопланктона в исследованных водоемах различается в 2,7—2,9 раза, максимальное отмечено в Горьковском водохранилище (см. табл. 2). Фитопланктон Волги на всем ее протяжении характеризуется высоким флористическим богатством [20] за счет значительного

биотопического разнообразия, связанного с поступлением фитостока многочисленных притоков. Их сток формируется при чрезвычайно контрастных условиях различных природных зон, в основном — в экономически развитых районах [50]. Прямой связи между видовым богатством и площадью исследованных водоемов не прослеживается, однако количество видов на единицу площади снижается с ростом последней от $0,52 \text{ км}^{-2}$ в Горьковском водохранилище до $0,14$ в Красноярском, $0,07$ в оз. Ханка и $0,01 \text{ км}^{-2}$ в Байкале, подтверждая положение о том, что большие по размеру водоемы характеризуются меньшей насыщенностью видами [2].

Размерный состав фитопланктона также отражает изменяющиеся условия среды. При сильном световом лимитировании развиваются преимущественно тонкие длинные нити и/или мелкие сферические клетки, эффективно улавливающие световую энергию [43, 44]. Это объясняет доминирование в оз. Ханка мелких нанопланктонных форм, характеризующихся высокими продукционными показателями [17, 36], а преобладание зеленых водорослей обуславливает высокое относительное содержание хлорофилла *a* в единице биомассы (см. табл. 2). В оз. Байкал летом при низких концентрациях фосфора в сочетании с низким уровнем освещенности конкурентное преимущество получает автотрофный пикопланктон (АПП). Фотосинтетическая эффективность АПП выше, чем у весенних крупноклеточных форм (P/V -коэффициенты — $2,7$ против $0,3$ — $1,6 \text{ сут}^{-1}$), за счет высокой скорости деления, усвоения питательных веществ, а также минимальных потерь в результате погребения и ухода из фотической зоны [10, 40].

При существенных различиях скорости фотосинтеза в единице объема воды интегральная (под 1 м^2) первичная продукция, создаваемая в пределах эвфотической зоны, представлена близкими величинами в оз. Байкал и Горьковском водохранилище, а также в Красноярском водохранилище и оз. Ханка. В ряду исследованных водоемов минимальный и максимальный показатели различаются всего в три раза (см. табл. 2). В Горьковском водохранилище глубина эвфотной зоны невелика, но стабильно высокий уровень первичной продукции обеспечивается достаточным количеством биогенных элементов и, вероятно, высоким видовым разнообразием фитопланктона. В открытой пелагиали Байкала при низкой первичной продукции в 1 м^3 , характерной для олиготрофных и даже ультраолиготрофных вод, ее интегральная величина значительна, и по этому показателю Байкал соответствует разряду мезотрофных или вторично (морфометрически) олиготрофных водоемов [13]. Интенсивность фотосинтеза, близкая к максимальной, отмечается до глубины 15 м , а затем плавно снижается к нижней границе трофогенного слоя [9], мощность которого при высокой прозрачности воды и интенсивном поступлении солнечной радиации составляет 25 — 50 м и более [32]. Высокая первичная продукция Красноярского водохранилища также объясняется значительной глубиной эвфотной зоны. В обоих случаях благоприятные световые условия компенсируют дефицит биогенных веществ. Прозрачность в оз. Ханка чрезвычайно мала, но за счет присутствия неоседающих мелкодисперсных частиц, сильно рассеивающих свет, нисходящая облученность распространяется до глубины, превышающей утроенную прозрачность, и фотический слой достигает 1 м [6]. Несмотря на световое лимитирование, водоемы такого типа остаются высокопродуктивными, чему спо-

способствует высокая фотосинтетическая активность мелкоклеточного фитопланктона (см. табл. 2), а также наличие органо-минеральной взвеси, образующей большие по площади дисперсные граничные поверхности между частицами и водной средой [5, 23].

При отсутствии дефицита кислорода деструкционные процессы в исследованных водоемах охватывают всю водную толщу. Интегральная (в столбе воды) деструкция ОВ характеризуется близкими значениями в водоемах с небольшой глубиной — Горьковском водохранилище и оз. Ханка. Взвешенное вещество в озере служит дополнительным субстратом для микроорганизмов-деструкторов, включение органо-минеральной взвеси в пищевую сеть стимулирует продукционно-деструкционные процессы [5]. В глубоководных оз. Байкал и Красноярском водохранилище деструкция ОВ в столбе воды существенно выше (см. табл. 2).

При расчете интегральной деструкции в Байкале на основе многолетних данных, полученных скляночным методом в кислородной модификации, были получены высокие значения, существенно превосходящие первичную продукцию [15, 27]. Затрудняясь объяснить этот феномен, исследователи вынуждены были принять деструкцию ОВ примерно равной его продукции, предположив, что за пределами верхней 100-метровой зоны интенсивность деструкционных процессов существенно снижается [15]. Однако использование метода газовой хроматографии с детектором электронного захвата подтвердило высокий темп распада ОВ в слое 0—250 м, где биогенные элементы, прежде чем опуститься вглубь, как минимум четыре раза вовлекаются в круговорот [53].

Во всех исследованных водоемах интегральная деструкция превосходит первичную продукцию. Отрицательный баланс органического вещества ($\sum A / \sum R < 1$) соответствует гетеротрофной направленности функционирования планктона. Среднее отношение $\sum A / \sum R$ снижается от 0,61 в эвтрофном Горьковском водохранилище до 0,35 в оз. Ханка и от 0,12—0,34 в оз. Байкал до $< 0,1$ в Красноярском водохранилище. Изменение отношения $\sum A / \sum R$ отражает увеличение степени гетеротрофии в малопродуктивных водах, когда количество новообразованного ОВ снижается по отношению к тратам на обмен. В этих условиях для существования биотического компонента экосистемы без изменения его структуры гидробионтам необходимо использовать или аллохтонное ОВ, или ОВ, запасенное в экосистеме, например в донных отложениях. В эвтрофных условиях увеличивается доля энергии, используемой на создание первичной продукции, при этом уменьшается доля рассеиваемой и отношение $\sum A / \sum R$ становится выше [1, 11].

Заключение

Таким образом, при разной обеспеченности энергетическими и минеральными ресурсами фитопланктон крупных пресноводных экосистем различается таксономическим богатством и размерным составом доминирующих видов. Уровень его развития определяется наличием биогенных элементов, фотосинтезирующая деятельность — совокупностью биогенного и светового режима. Масштабы колебаний интенсивности первичной продукции и соотношение продукцион-

но-деструкционных процессов зависят главным образом от гидрооптических условий и морфометрических особенностей водоемов. Устойчивое функционирование волжского фитопланктона обеспечивается высоким разнообразием водорослевых сообществ и достаточной обеспеченностью элементами минерального питания. При низком содержании биогенных элементов (Красноярское водохранилище, Байкал) высокая первичная продукция поддерживается благоприятными световыми условиями, а при крайне неблагоприятном световом режиме (оз. Ханка) — высокой активностью мелкоклеточных водорослей. В Байкале при ухудшении гидрооптических условий летом за счет интенсивной вегетации пикопланктона темп новообразования органического вещества ниже, чем в подледный период, когда интенсивно развивается крупноклеточный диатомово-динофитовый водорослевый комплекс.

**

Порівняльний аналіз функціональних характеристик фітопланктону великих прісноводних систем Євразії (озер Байкал і Ханка, водосховищ Волги та Єнісею) показав, що за різної забезпеченості енергетичними та мінеральними ресурсами планктонні альгоценози відрізняються за розмірним складом домінуючих видів. Розвиток фітопланктону визначається забезпеченістю біогенними елементами, фотосинтетична діяльність — сукупністю біогенного та світлового режимів, співвідношення продукційно-деструкційних процесів залежить від гідроптичних умов та морфометричних особливостей конкретної водойми.

**

Comparative analysis of phytoplankton functional characteristics in large freshwater systems of Eurasia (by example of lakes Baikal and Khanka, rivers Volga and Yenisey) showed that under different supply of resources algaeocenoses differ by size of dominating species. Phytoplankton development depends on the nutrient supply, the photosynthetic activity — on both nutrient and light regimes, while the scale and ratio of primary production and respiration depends on hydrooptical conditions and morphometric features of the water body.

**

1. Алимов А. Ф. Продукционные характеристики озерных экосистем // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 1. — С. 3—13.
2. Алимов А. Ф. Морфометрия озер, количество видов и биомасса гидробионтов // Биология внутр. вод. — 2006. — № 1. — С. 3—7.
3. Алисов Б. П. Климат СССР. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1956. — 128 с.
4. Апонасенко А. Д., Дрюккер В. В., Сороковикова Л. М., Щур Л. А. О воздействии притоков на экологическое состояние реки Енисей // Вод. ресурсы. — 2010. — Т. 37, № 6. — С. 692—699.
5. Апонасенко А. Д., Лопатин В. Н., Филимонов В. С., Щур Л. А. Изучение структуры водных экосистем на основе границ раздела фаз взвесь — вода // Сибир. экол. журн. — 1996. — Т. 3, № 5. — С. 387—396.
6. Апонасенко А. Д., Филимонов В. С., Лопатин В. Н. Расчет спектральной подводной облученности по первичным оптическим характеристикам // Фундаментальные проблемы воды и водных ресурсов на рубеже третье-

- го тысячелетия: Материалы междунар. науч. конф. — Томск: Изд-во НТЛ, 2000. — С. 499—502.
7. *Ащепкова Л. Я., Проценко Т. А.* Математическое моделирование процессов переноса в озере Ханка / ДВО АН СССР. Ин-т прикл. математики. — Препр. — Владивосток, 1991. — 24 с.
 8. *Байкал: Атлас* / Ред. Г. И. Галазий. — М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 1993. — 160 с.
 9. *Бондаренко Н. А.* Структура и продукционные характеристики фитопланктона озера Байкал: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 1997. — 23 с.
 10. *Бондаренко Н. А., Гусельникова Н. Е.* Продукция фитопланктона Южного Байкала // Изв. Сибир. отд-ния АН СССР. — 1989. — Вып. 1. — С. 77—80.
 11. *Бульон В. В.* Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с.
 12. *Бульон В. В.* Зависимость годовой продукции фитопланктона от географической широты // Докл. РАН. — 2003. — Т. 389, № 2. — С. 267—270.
 13. *Винберг Г. Г.* Первичная продукция водоемов. — Минск: Изд-во АН БССР, 1960. — 329 с.
 14. *Волга и ее жизнь* / Под ред. Н. В. Буторина, Ф. Д. Мордухай-Болтовского. — Л.: Наука, 1978. — 348 с.
 15. *Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Поповская Г. И.* Круговорот органического вещества в озере Байкал. — Новосибирск: Наука, 1975. — 190 с.
 16. *Гапеева М. В., Разгулин С. М., Литвинов А. С.* Баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище // Антропогенное эвтрофирование природных вод: Тез. докл. 3-го Всесоюз. симп. — Черноголовка, 1983. — С. 253—254.
 17. *Гутельмахер Б. Л.* Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. — Л.: Наука, 1986. — 155 с.
 18. *История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки* // История озер СССР / Под ред. А. Ф. Трешникова. — Л.: Наука, 1990. — 280 с.
 19. *Китаев С. П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. — Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 2007. — 395 с.
 20. *Корнева Л. Г.* Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — СПб., 2009. — 47 с.
 21. *Корнева Л. Г., Минеева Н. М.* Состав и продуктивность фитопланктона в водоемах с высокой мутностью // Биология и экология водных организмов. — Л.: Наука, 1986. — С. 36—41.
 22. *Красноярское водохранилище: мониторинг, биота, качество воды* / Под ред. А. Ф. Алимова, М. Б. Ивановой. — Красноярск: ИПК СФУ, 2008. — 537 с.
 23. *Лебедев В. Л.* Граничные поверхности в океане. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1986. — 193 с.

24. *Левадная Г. Д.* Микрофитобентос реки Енисей. — Новосибирск: Наука, 1986. — 288 с.
25. *Лопатин В. Н., Апонасенко А. Д., Щур Л. А.* Биофизические основы оценки состояния водных биосистем. — Новосибирск: Наука, 2000. — 360 с.
26. *Методика* изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовского. — М.: Наука, 1975. — 240 с.
27. *Мизангронцев И. Б., Мизангронцева К. Н.* Круговорот кислорода в Байкале // Вод. ресурсы. — 2001. — Т. 28, № 5. — С. 552—558.
28. *Минеева Н. М.* Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. — Ярославль: Принтхаус, 2009. — 279 с.
29. *Минеева Н. М., Сигарева Л. Е., Паутова В. Н., Номоконова В. И.* Природные и антропогенные факторы функционирования фитопланктона зарегулированной Волги (Обзор) // Изв. Самар. НЦ РАН. — 2008. — Т. 10, № 5/1. — С. 217—228.
30. *Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М.* Фитопланктон Волги. Фитопланктон Горьковского водохранилища. — Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. — 224 с.
31. *Пивоварова З. И., Стадник В. В.* Климатические характеристики солнечной радиации как источника энергии на территории СССР. — Л.: Гидрометеоиздат, 1988. — 292 с.
32. *Покатилова Т. Н.* Спектральное ослабление солнечной радиации в природных водах // Гидрология Байкала и других водоемов. — Новосибирск: Наука, 1984. — С. 14—19.
33. *Поповская Г. И., Кулумбаева А. А.* Особенности развития двух крупнейших озер Советского Союза // Круговорот вещества и энергии в водоемах: Тез. докл. V Всесоюз. лимнол. совещ. — Иркутск, 1981. — Вып. 1. — С. 116—118.
34. *Романенко В. И., Кузнецов С. И.* Экология микроорганизмов пресных вод. — Л.: Наука, 1974. — 194 с.
35. *Сороковицова Л. М., Башенхаева Н. В.* Евтрофирование и качество воды Енисея // Вод. ресурсы. — 2000. — Т. 27, № 4. — С. 497—503.
36. *Щербак В. И.* Фитопланктон // Растительность и бактериальное население Днепра и его водохранилищ. — Киев: Наук. думка, 1989. — С. 77—113.
37. *Щур Л. А.* Структура и функциональные характеристики бактерио- и фитопланктона в экосистемах водоемов разного типа: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Красноярск, 2006. — 31 с.
38. *Becker V., Huszar V. L. M., Crossetti L. O.* Responses of phytoplankton functional groups to the mixing regime in a deep subtropical reservoir // Hydrobiologia. — 2009. — Vol. 628. — P. 137—151.
39. *Bondarenko N., Tuji A., Nakanishi M.* A comparison of phytoplankton communities between the ancient lakes Biwa and Baikal // Ibid. — 2006. — Vol. 568. — P. 25—29.
40. *Callieri C., Modenutti B., Queimalinos C. et al.* Production and biomass of picophytoplankton and larger autotrophs in Andean ultraoligotrophic lakes: differences in light harvesting efficiency in deep layers // Aquatic Ecol. — 2007. — Vol. 41, N 4. — P. 511—523.

41. *France R. L.* Climatic governance of the latitudinal cline in seasonality of freshwater phytoplankton production // Intern. J. Biometeorol. — 1992. — Vol. 236. — P. 243—244.
42. *Kalff J.* Limnology: Inland Water Ecosystems. — New Jersey: Prentice-Hall Inc., 2002. — 592 p.
43. *Kirk J. T. O.* Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. — Cambridge: Cambridge University press, 1994. — 509 p.
44. *O'Farrell I., de Tezanos Pinto P., Izaquirre I.* Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland // Hydrobiologia. — 2007. — Vol. 578. — P. 65—77.
45. *Nurnberg G. K., Shaw M.* Productivity of clear and humic lakes: nutrients, phytoplankton, bacteria // Ibid. — 1999. — Vol. 382. — P. 97—112.
46. *Przelin B. B., Tilzer M. M., Schofield O., Haese C.* The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties // Aquatic Sciences. — 1991. — Vol. 53, N 2/3. — P. 136—186.
47. *Reynolds C. S.* Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems // Holarctic Ecol. — 1980. — N 3. — P. 141—159.
48. *Reynolds C. S.* Phytoplankton assemblages in reservoirs // Theoretical Reservoir Ecology and its Application / Ed. by J. G. Tundisi, M. Straskraba. — Sao Carlos: Backhuys Publishers, 1999. — P. 439—456.
49. *Reynolds C. S.* The Ecology of Phytoplankton (Ecology, Biodiversity and Conservation). — Cambridge: Cambridge University press, 2006. — 550 p.
50. *Rivers of Europe* / Ed. by K. Tockner, U. Uehlinger, Ch. T. Robinson. — Amsterdam: Elsevier, 2008. — 736 p.
51. *Scheffer M.* Ecology of shallow lakes. Population and Community Biology. Ser. 22. — London: Chapman and Hall, 1998. — 373 p.
52. *Schindler D. W.* Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwater // Limnol. Oceanogr. — 1978. — Vol. 23, N 3. — P. 478—486.
53. *SCOR—UNESCO Working Group 17.* Determination of photosynthetic pigments in sea water // Monographs on Oceanographic Methodology. — Paris: UNESCO, 1966. — P. 9—18.
54. *Weiss R. F., Carmack E. C., Koropalov V. M.* Deep-water renewal and biological production in Lake Baikal // Nature. — 1991. — Vol. 349, N 6311. — P. 665—669.

¹ Институт биологии внутренних вод РАН,
Борок, РФ

² Институт вычислительного моделирования
СО РАН, Красноярск, РФ

³ Лимнологический институт СО РАН,
Иркутск, РФ

Поступила 01.12.11