

УДК [574.586:581.526.3](282.247.32)

Н. Е. Семенюк, В. И. Щербак

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
ФИТОЭПИФИТОНА ДНЕПРОВСКИХ
ВОДОХРАНИЛИЩ И ФАКТОРЫ, ЕЕ
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ. СООБЩЕНИЕ 2: РОЛЬ
ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ И ГИДРОХИМИЧЕСКИХ
ФАКТОРОВ**

Проанализировано влияние течения и содержания биогенных элементов в воде на структурно-функциональную организацию фитоэпифитона днепровских водохранилищ. Показано, что при переходе от лотических условий к лентическим изменяется видовой состав водорослей и возрастает их биомасса. Установлена прямая достоверная зависимость функциональных характеристик фитоэпифитона от содержания в воде нитратов и фосфатов.

Ключевые слова: фитоэпифитон, водохранилища Днепра, разнообразие, первичная продукция, лотические и лентические условия, азот, фосфор.

Среди множества различных экологических факторов, влияющих на структурно-функциональные характеристики водорослей обрастаний, существенную роль играют гидрологический и гидрохимический режим.

Важным компонентом гидрологического режима является течение. Как известно, в днепровских водохранилищах интенсивность водообмена мелководий (нетранзитных зон) может даже превышать этот показатель для глубоководных (транзитных) зон [11]. Следовательно, этот фактор необходимо учитывать при исследовании литоральных биоценозов, в том числе фитоэпифитона.

Влияние течения на водоросли обрастаний может иметь как положительные, так и отрицательные стороны. По литературным данным, положительное влияние течения заключается в повышении интенсивности миграции водорослей и в постоянном снабжении водорослей биогенными элементами, а также растворенными O_2 и CO_2 , что приводит к усилению метаболизма и скорости деления клеток. Отрицательное воздействие течения при его скорости свыше 1—2 м/с связано с механическим и абразивным воздействием на клетки водорослей [18, 23].

© Н. Е. Семенюк, В. И. Щербак, 2016

Для Каневского водохранилища показано, что на видовой состав, флористические спектры и количественные характеристики фитоэпифитона влияет положение растений в пространстве [10], а также степень проточности мелководий [9]. При этом на слабопроточных станциях зарегистрированы наибольшие количество видов, численность и биомасса водорослей, а при высокой скорости течения качественные и количественные показатели водорослей снижались за счет элиминации аллохтонных видов, а также водорослей, вегетирующих в зарослях [9]. В то же время, малоизученным вопросом для днепровских водохранилищ остается пространственная динамика фитоэпифитона по продольному профилю водохранилища при переходе от лотических условий к лентическим.

Большое значение в развитии водорослей принадлежит гидрохимическому режиму, поскольку многие макро- и микроэлементы необходимы для функционирования ферментов и синтеза белка, при этом важнейшими элементами, лимитирующими рост водорослей, являются азот и фосфор.

Важную роль играет отношение между суммой всех форм минерального азота и фосфора ($N : P$). Влияние отношения $N : P$ на фитопланктон исследовано в работах [3, 4, 13]. Так, установлено, что на современном этапе развития днепровских водохранилищ наблюдается уменьшение содержания в воде неорганического азота на фоне повышения концентрации фосфора и, соответственно, снижения оптимальной для фитопланктона величины отношения $N : P$. При этом увеличение содержания растворенного неорганического фосфора в воде евтрофных днепровских водохранилищ свыше $0,2 \text{ мг P/дм}^3$ приводит к замедлению роста летнего фитопланктона с доминированием синезеленых и диатомовых водорослей и снижению интенсивности его фотосинтеза, что объясняется дефицитом азота для фитопланктона при избытке фосфора [3, 4].

Для Каневского водохранилища показано, что в сезонном аспекте отношение $N : P$ достигает наивысших величин зимой, ранней весной и поздней осенью, когда развитие фитопланктона минимально, а возрастание биомассы фитопланктона в теплый период года сопровождается снижением отношения $N : P$ до минимальных величин [13]. Вместе с тем, влияние отношения $N : P$ на фитоэпифитон днепровских водохранилищ остается малоизученным вопросом.

Цель работы — оценить влияние гидрологических и гидрохимических факторов на структурно-функциональную организацию фитоэпифитона днепровских водохранилищ.

Материал и методика исследований. Исследования фитоэпифитона проводили на Киевском водохранилище в летний сезон 2008—2014 гг. по сетке станций Института гидробиологии НАН Украины [7], на Каневском водохранилище — на стационарной станции мониторинга отдела экологии водоемов Института гидробиологии НАН Украины, расположенной на расстоянии 11 км вниз по течению от плотины Киевской ГЭС, каждые две недели с июня по ноябрь 2008—2014 гг. [2, 8] и на акватории Нижней Сулы и Су-

льского залива (НПП «Нижнесульский»)¹ Кременчугского водохранилища в различные вегетационные сезоны 2010—2012 гг. Река Сула является левым притоком Кременчугского водохранилища, и акватория Нижней Сулы и Сульского залива представляет собой пространственный гидрологический континуум, состоящий из разнотипных участков:

— природная лотическая экосистема, которой является акватория р. Сулы (речной участок);

— часть речной акватории, в которой уже регистрируется подпор водохранилища, фактически это экотон, сформировавшийся на границе двух гидрофронтон: река ↔ залив водохранилища (озерно-речной участок);

— залив водохранилища, образованный подпором воды Кременчугского водохранилища (озерно-островной участок).

Результаты натурных исследований фитозеифитона Нижней Сулы и Сульского залива частично опубликованы в монографии [12].

Пробы фитозеифитона отбирали с высших водных растений разных экологических групп: воздушно-водных (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. — тростник обыкновенный, *Typha angustifolia* L. — рогоз узколистный, *Scirpus lacustris* L. — камыш озерный), растений с плавающими листьями (*Nuphar lutea* (L.) Smith — кубышка желтая, *Trapa natans* L. — водяной орех плавающий) и погруженных (*Potamogeton perfoliatus* L. — рдест пронзеннолистный, *Ceratophyllum demersum* L. — рооголистник темно-зеленый).

Отбор, фиксацию, камеральную обработку проб водорослей, расчет их численности и биомассы осуществляли согласно общепринятым гидробиологическим методам [5].

Интенсивность первичной продукции фитозеифитона и деструкции органических веществ эеифитона определяли скляночным методом в кислородной модификации. Суспензию эеифитона, смытого с макрофитов, разбавляли нефилтрованной водой из водоема, разливали в «светлые» и «темные» склянки и экспонировали в водоеме в течение суток. Одновременно для контроля в водоеме экспонировали «светлые» и «темные» склянки с фитопланктоном, который находился в природной воде, и определяли его продукционные показатели. Первичную продукцию фитозеифитона рассчитывали как разницу между продукцией в склянках, содержащих фитозеифитон и фитопланктон, и в контрольных склянках с фитопланктоном. По аналогичной схеме определяли деструкцию органических веществ эеифитона.

К фитозеифитону относили все водоросли, которые были обнаружены в составе взвеси, смытой с подводной поверхности высших водных растений.

¹ Значительная часть исследований на акватории НПП «Нижнесульский» осуществлена при финансовой помощи Франкфуртского зоологического общества (Германия).

Из гидрохимических показателей определяли концентрацию растворенного в воде кислорода по методу Винклера и рН колориметрическим методом, а данные по содержанию неорганических форм азота (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^-) и фосфора (PO_4^{3-}) любезно предоставлены м. н. с. М. И. Линчук².

Корреляционный анализ проводился с помощью программного пакета Statistica 6.0. Кластерный анализ сообществ фитоэпифитона выполняли в программе Past с использованием коэффициента видового сходства Серенсена.

Результаты исследований и их обсуждение

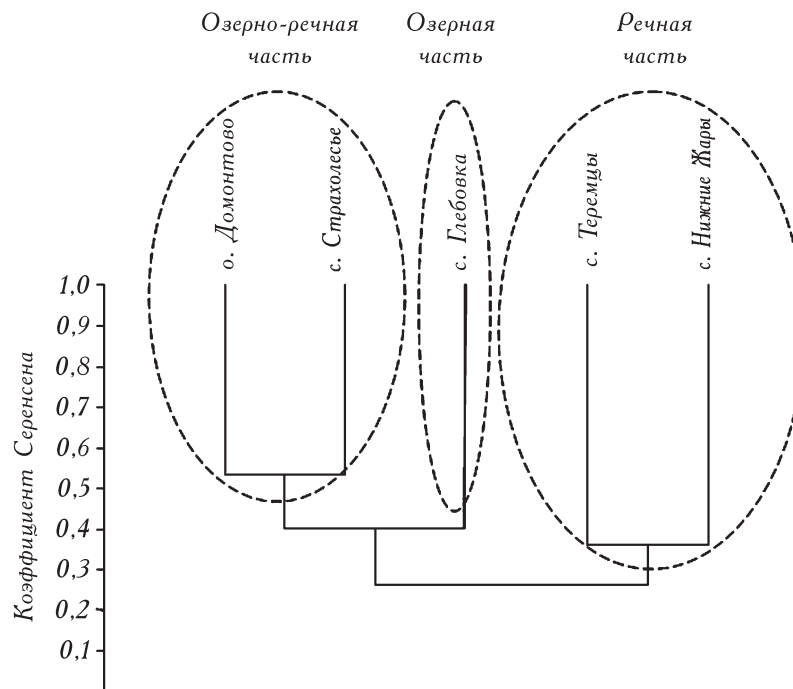
Гидрологический режим. В Киевском водохранилище и в гидроэкосистеме Нижней Сулы и Сульского залива можно выделить акватории с лотическими и лентическими условиями. Так, в Киевском водохранилище лотические условия характерны для речной части, а лентические — для озерно-речной и озерной. По литературным данным, в речной части водохранилища средняя скорость течения может составлять 0,8—0,9 м/с, в озерно-речной — не превышает 0,02—0,12, в озерной части — 0,05—0,10 м/с [1]. В Нижней Суле и Сульском заливе лотические условия формируются на речном участке, а лентические — на озерно-островном, который практически является частью акватории Кременчугского водохранилища.

К сожалению, в настоящее время отсутствуют натурные гидрологические данные по скорости течения в днепровских водохранилищах, полученные одновременно с проведением наших гидробиологических исследований, которые бы позволили установить основные закономерности влияния скорости течения на фитоэпифитон. Имеются лишь немногочисленные ретроспективные данные, полученные в начале 70-х гг. XX ст. на мелководьях Кременчугского водохранилища [6].

Сравнение видового состава фитоэпифитона из различных биотопов головного в каскаде Киевского водохранилища показало, что в лотических и лентических условиях сообщества водорослей обрастаний отличаются. Например, в лотических условиях (в речной части) на рогозе узколистом обнаружено 19—20 видов и внутривидовых таксонов, включая номенклатурный тип вида (в. в. т.), а в условиях, близких к лентическим (в озерно-речной и озерной части) — 32—65. Аналогичная закономерность характерна и для водорослевых обрастаний водяного ореха плавающего: в лотических условиях видовое богатство включало 28—43 видов и в. в. т., а в условиях, близких к лентическим — 52—80.

При проведении кластерного анализа по коэффициенту Серенсена дендрограмма сходства видового состава фитоэпифитона разделилась на три кластера: речная часть, в которую входят мелководья на траверзе с. Нижние Жары и Теремцы с лотическими условиями, озерно-речная часть, включаю-

² Авторы выражают глубокую благодарность м. н. с. М. И. Линчук за предоставленные данные по гидрохимическому режиму Киевского водохранилища.



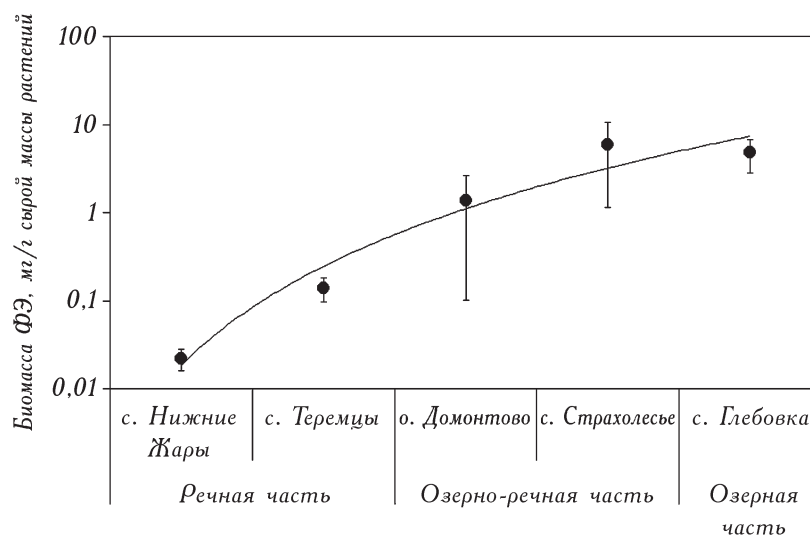
1. Дендрограмма сходства видового состава фитозэпифитона на рогозе узколистом в различных частях Киевского водохранилища по коэффициенту Серенсена.

щая мелководья на траверзе о. Домонтово и с. Страхолевье и являющаяся переходной зоной между лотическими и лентическими условиями, и озерная часть (мелководья на траверзе с. Глебовка) с лентическими условиями (рис. 1).

Итак, по продольному профилю водохранилища наблюдается увеличение количества видов в фитозэпифитоне и изменение его видового состава, что объясняется переходом от лотических условий к лентическим.

Анализ пространственного распределения количественных показателей фитозэпифитона на различных станциях Киевского водохранилища показывает, что, несмотря на значительную амплитуду колебаний, биомасса имеет тенденцию к увеличению по продольному профилю водохранилища — при переходе от лотических условий к лентическим (рис. 2).

Так, на мелководьях речной части водохранилища биомасса фитозэпифитона на рогозе узколистом составляла от 0,02 до 0,14 мг/г сырой массы растений, в озерно-речной части возрастала на порядок — до 1,37—5,89 мг/г сырой массы растений и в озерной части также была достаточно высокой — до 4,82 мг/г сырой массы растений.



2. Пространственная динамика биомассы фитозепифитона (ФЭ) на рогозе узколистном в Киевском водохранилище. Примечание: ось ординат представлена в логарифмическом масштабе (десятичный логарифм).

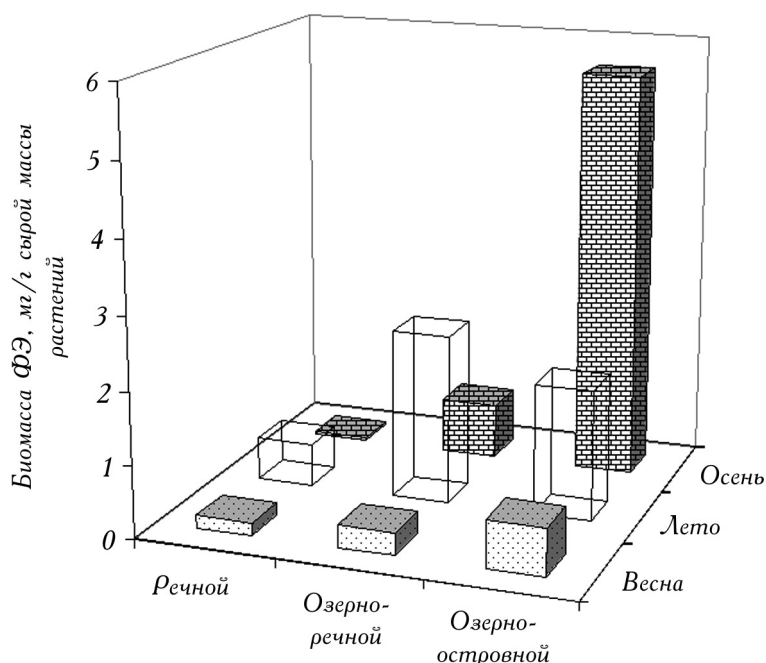
Аналогичную закономерность наблюдаем и по продольному профилю акватории Нижней Сулы и Сульского залива Кременчугского водохранилища (рис. 3). Так, наиболее низкая биомасса фитозепифитона (0,05—0,60 мг/г сырой массы растений) во все сезоны отмечалась на речном участке, более высокая — на озерно-речном (0,32—2,35 мг/г) и максимальная — на озерно-островном (0,65—5,62 мг/г сырой массы растений).

Исходя из того, что анализировались данные, полученные на одних и тех же растениях-субстратах со схожим проективным покрытием, считаем, что это может объясняться снижением скорости течения при переходе от лотических условий (речной участок) к лентическим (озерно-островной участок).

Результаты наших исследований, показывающие существенную роль течения, как фактора, влияющего на качественные и количественные показатели фитозепифитона, согласуются с литературными данными. Так, согласно [18, 23] максимальная биомасса фитоперифитона в реках наблюдается при скорости течения от 0,1 до 0,2 м/с, поскольку более сильное течение негативно влияет на водоросли.

Гидрохимический режим. Одними из важных гидрохимических показателей, определяющих структурно-функциональную организацию биоты водных экосистем, являются кислородный режим, рН и содержание биогенных элементов.

Анализ зависимости между содержанием в воде растворенного кислорода и биомассой фитозепифитона проводился нами в речной части Каневско-



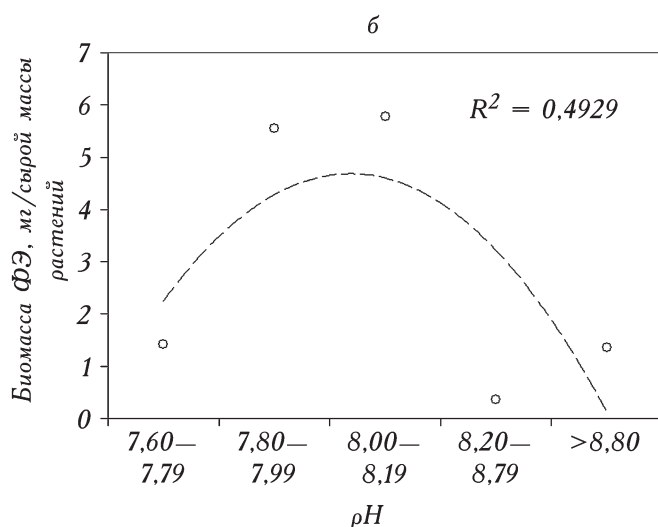
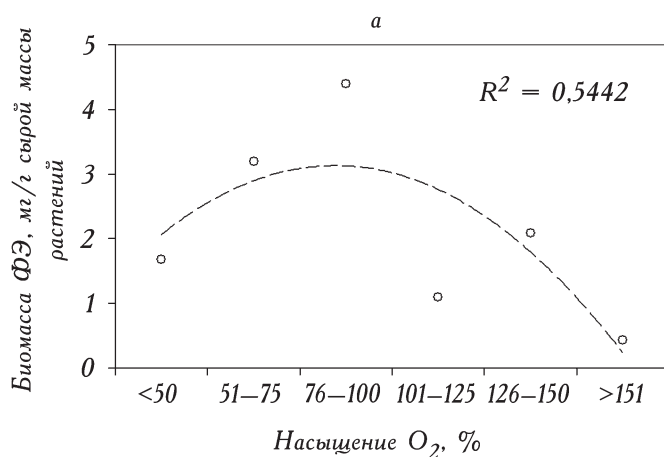
3. Пространственная и сезонная динамика биомассы фитоэпифитона на тростнике обыкновенном в акватории НПП «Нижнесульский» Кременчугского водохранилища.

го водохранилища в осенний сезон 2014 г. [8] и в Сульском заливе Кременчугского водохранилища в разные вегетационные сезоны 2010—2012 гг.

Во время наших исследований в речной части Каневского водохранилища содержание кислорода в зарослях ВВР разных экологических групп изменялось в пределах 6,64—11,04 мг $O_2/дм^3$, а насыщение воды кислородом — от 65 до 93% при температуре воды 6,0—13,8°C. В Сульском заливе Кременчугского водохранилища содержание кислорода колебалось в более значительных пределах — от 1,62 до 15,52 мг $O_2/дм^3$, а процент насыщения воды O_2 — от 20 до 173% при температуре воды от 7,2 до 27,6°C.

Для речной части Каневского водохранилища нами была установлена прямая достоверная корреляция между насыщением воды кислородом и биомассой фитоэпифитона на кубышке желтой ($r = 0,74$ при $p = 0,05$, $n = 7$) [8]. С одной стороны, это связано с тем, что при повышении содержания кислорода создаются благоприятные условия для развития биоты, в том числе водорослей, с другой стороны — фитоэпифитон, наряду с фитопланктоном и высшими водными растениями, является активным фотоаэратором заросших мелководий.

В то же время, для мелководий Сульского залива Кременчугского водохранилища, где содержание кислорода изменялось в более широком диапазоне, наблюдалась другая закономерность. Прямолинейная зависимость



4. Изменение биомассы фитозэпифитона на тростнике обыкновенном в акватории НПП «Нижнесульский» Кременчугского водохранилища, в зависимости от кислородного режима (а) и pH воды (б).

между содержанием кислорода и биомассой фитозэпифитона отсутствовала, а максимальная биомасса наблюдалась при насыщении воды кислородом в интервале от 76 до 100% (рис. 4, а). Минимальная биомасса отмечена при кислородном насыщении менее 50% и свыше 151%. Итак, низкие значения биомассы эпифитных водорослей отмечались не только при кислородном дефиците, но и при перенасыщении. Это может объясняться тем, что такой высокий уровень насыщения воды кислородом (до 150%), как правило, обусловлен «цветением» воды планктонными сине-зелеными водорослями, которые, экранируя толщу воды от солнечной радиации, угнетают фотосинтез и развитие фитозэпифитона.

Аналогичные изменения биомассы фитозэпифитона наблюдались и в зависимости от pH водной среды. Так, максимальная биомасса водорослей обрастаний на тростнике обыкновенном в Сульском заливе наблюдалась при pH 7,80—8,19 и снижалась при отклонении от этого интервала (рис. 4, б).

Содержание биогенных элементов — азота и фосфора — важный фактор, лимитирующий развитие водорослевых сообществ, в том числе фитозэпифитона.

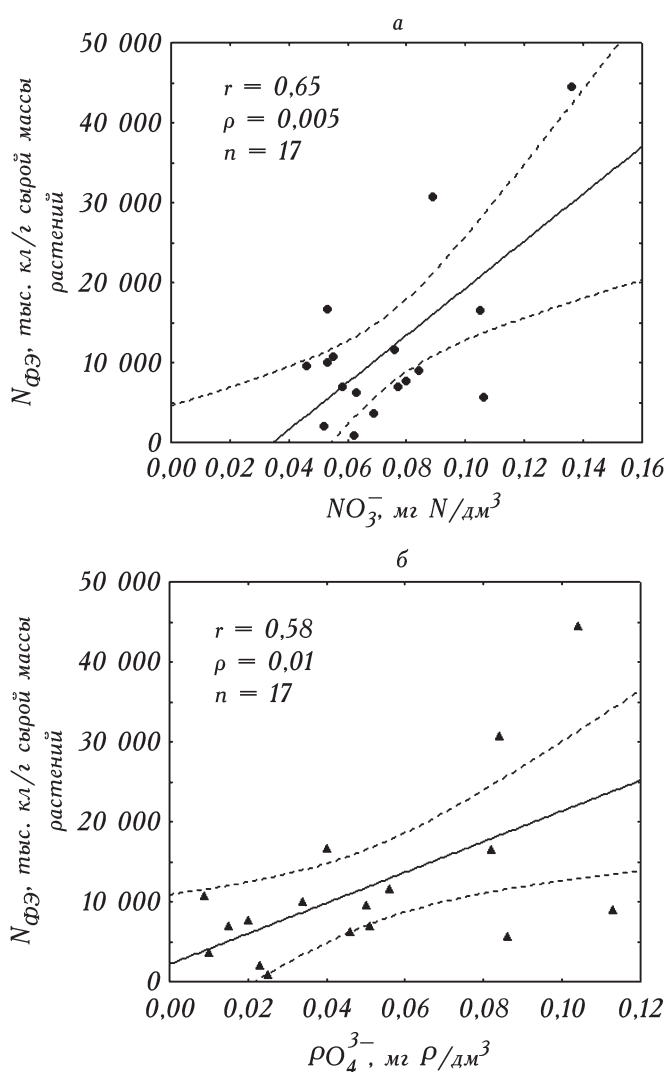
Проведенные нами исследования показали прямую достоверную корреляцию между общей численностью водорослей обрастаний на рдесте прони-

зеннолистном в Киевском водохранилище и содержанием нитратов ($r = 0,65$ при $p = 0,005$, $n = 17$) (рис. 5, а). Аналогичная зависимость наблюдалась и для фосфатов ($r = 0,58$ при $p = 0,01$, $n = 17$) (рис. 5, б).

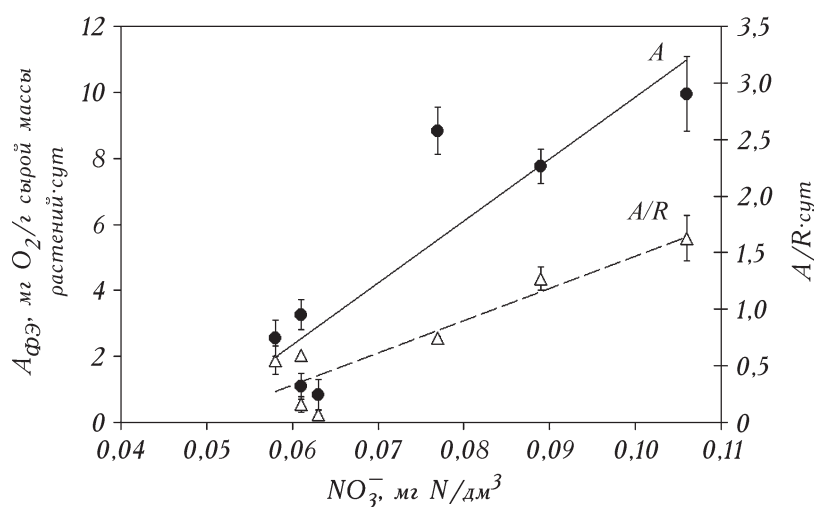
Анализ функциональных показателей позволил установить прямую достоверную корреляцию между валовой первичной продукцией фитозеифитона и содержанием нитратов ($r = 0,88$ при $p = 0,008$, $n = 7$). Так, при концентрации в воде нитратов $0,058—0,063$ мг $N/дм^3$ интенсивность валовой первичной продукции фитозеифитона на рдесте пронзеннолистном составляла $0,83—3,26$ мг $O_2/г$ сырой массы растений в сутки. При увеличении содержания нитратов до $0,089—0,106$ мг $N/дм^3$ валовая продукция возрастала и достигала $7,75—9,96$ мг $O_2/г$ сырой массы растений. Аналогичная закономерность характерна и для соотношения продукционно-деструкционных процессов — A/R ($r = 0,90$ при $p = 0,005$, $n = 7$) (рис. 6).

Одним из показателей, оказывающих влияние на развитие водорослей, является соотношение между суммой всех форм минерального азота и фосфора ($N : P$). По литературным данным [3], на современном этапе сукцессии днепровских водохранилищ наблюдается снижение концентрации растворенного неорганического азота и повышение содержания растворенного неорганического фосфора и, соответственно, уменьшение соотношения $N : P$.

Известно, что при низком соотношении $N : P$ и лимитировании по азоту водоросли, способные ассимили-



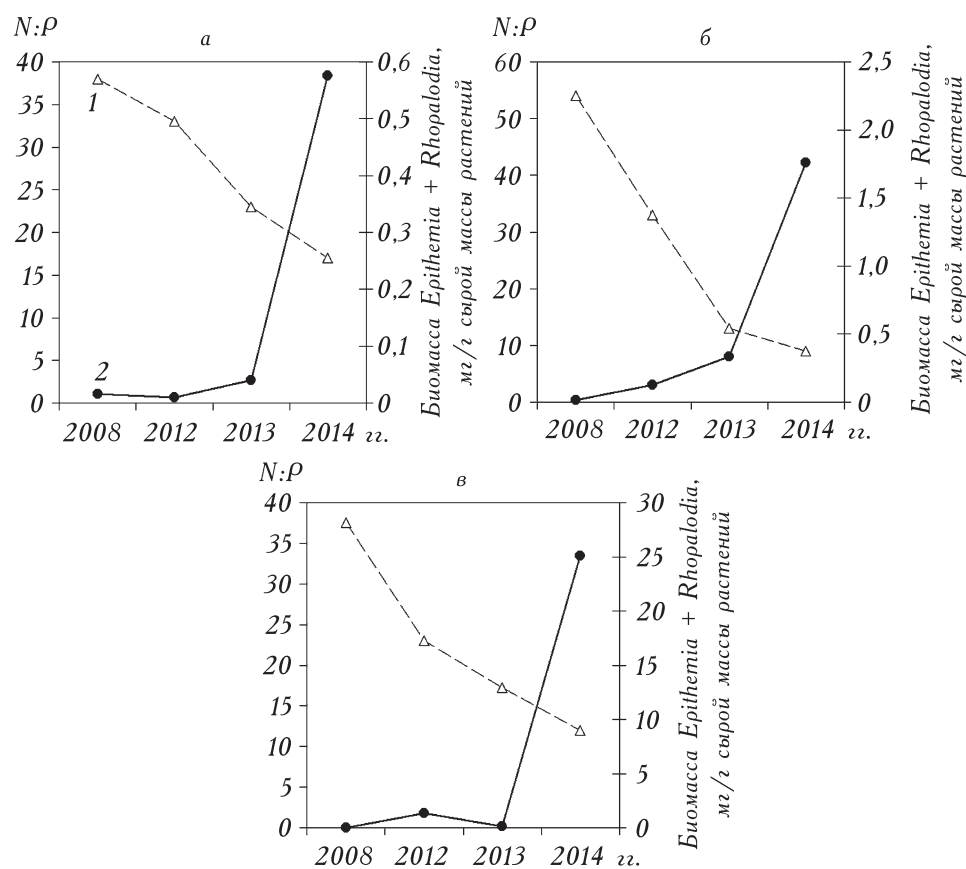
5. Зависимость численности фитозеифитона на рдесте пронзеннолистном в Киевском водохранилище от содержания нитратов (а) и фосфатов (б).



6. Зависимость интенсивности валовой первичной продукции (A) и соотношения продукционно-деструкционных процессов (A/R) фитозэпифитона на рдесте пронзеннолистном в Киевском водохранилище от содержания нитратов.

ровать атмосферный азот, получают конкурентное преимущество перед другими. В частности, к ним относятся гетероцистные синезеленые водоросли, например представители родов *Anabaena* Bory ex Born. et Flah., *Aphanizomenon* Morr. ex Born. et Flah. и *Nostoc* Vauch. ex Born. et Flah. [14].

В литературе также есть сведения о том, что диатомовые водоросли из семейства Rhopalodiaceae (виды родов *Epithemia* Bréb in Bréb et God. и *Rhopalodia* O. Müll.) могут развиваться в условиях низкого соотношения N : P [19, 20, 24]. Авторы объясняют это тем, что в клетках *Epithemia* и *Rhopalodia* присутствуют нетипичные включения — так называемые «сферические тельца» 4—6 мкм шириной и 5—7 мкм длиной, окруженные двойной мембраной. С помощью электронной микроскопии было показано, что эти включения имеют также внутреннюю мембрану [16]. Было высказано предположение, что «сферические тельца» — это синезеленые водоросли, которые перешли к эндосимбиотическому способу жизни. В дальнейшем была сформулирована гипотеза, что эти эндосимбионты могут фиксировать атмосферный азот и обеспечивать диатомовую водоросль азотистыми соединениями в условиях лимитирования азотом. Л. Фленер и Г. Боте [17] впервые проверили эту гипотезу, определили активность нитрогеназы в клетках *Rhopalodia gibba* (Ehr.) O. Müll. и обнаружили, что она зависит от световых условий, и в клетках *Rh. gibba* действительно происходит процесс фиксации молекулярного азота. Доказательством того, что фиксация азота локализована в «сферических тельцах», является обнаруженная Г. Р. Де Йоз с соавторами [15] связь количества «сферических тельц» в клетках *Epithemia* sp. и *Rhopalodia* sp. с концентрацией доступных азотистых соединений в среде. Дж. Прехтль с соавторами [22] четко указали, что фермент нитрогеназа локализован именно в «сферических тельцах». Также было установлено, что эти «сферические тельца» полностью утратили способность к фотосинтезу. В



7. Межгодовая динамика отношения азота и фосфора (1) и суммарной биомассы представителей родов *Epithemia* и *Rhopalodia* (2) в фитоэпифитоне на мелководьях Тетеревского залива (с. Страховесье) в Киевском водохранилище: а — на рогозе узколистном, б — на рдесте пронзеннолистном, в — на кубышке желтой.

дальнейшем, молекулярно-генетические исследования этих эндосимбионтов показали, что они произошли от азотфиксирующих синезеленых водорослей р. *Cyanothecae* [21, 24]. Таким образом, благодаря азотфиксирующим эндосимбионтам, диатомовые водоросли *Epithemia* spp., *Rhopalodia* spp. могут получать конкурентное преимущество в условиях лимитирования соединениями азота.

Чтобы оценить, наблюдается ли такая закономерность в водохранилищах Днепра и повышается ли биомасса этих видов при снижении отношения $N : P$, мы сопоставили межгодовую динамику биомассы водорослей родов *Epithemia* и *Rhopalodia* в фитоэпифитоне с межгодовой динамикой отношения $N : P$ в Киевском водохранилище (рис. 7). В качестве примера были взяты мелководья Тетеревского залива на траверзе с. Страховесье. Установлена тенденция, что при постепенном снижении отношения $N : P$ наблюдался рост суммарной биомассы *Epithemia* spp. и *Rhopalodia* spp. Так, в 2008 г. в зарослях рогоза узколистного отношение азота и фосфора составляло 38, а

биомасса *Epithemia* spp. и *Rhopalodia* spp. в эпифитоне — 0,02 мг/г сырой массы растений; в 2014 г. отношение N : P снизилось в два раза (до 17), а биомасса *Epithemia* spp. и *Rhopalodia* spp. возросла на порядок — до 0,58 мг/г сырой массы растений (см. рис. 7, а).

Аналогичная закономерность (возрастание биомассы *Epithemia* spp. и *Rhopalodia* spp. при снижении отношения N : P) наблюдалась и для растений других экологических групп, например погруженных (см. рис. 7, б) и с плавающими листьями (см. рис. 7, в).

Таким образом, при снижении отношения азота к фосфору в воде Киевского водохранилища представители родов *Epithemia* и *Rhopalodia* с эндосимбионтами могут получать конкурентное преимущество в сообществах обрастания. Повышение их численности или биомассы в свою очередь может служить показателем снижения отношения N : P.

Заключение

На примере Киевского водохранилища и Сульского залива Кременчугского водохранилища показано, что в биотопах с лотическими и лентическими условиями сообщества водорослей обрастаний отличаются по видовому составу и количественным характеристикам.

По продольному профилю Киевского водохранилища наблюдалось увеличение количества видов в фитоэпифитоне и изменение его видового состава. Несмотря на значительную амплитуду колебаний, биомасса имела тенденцию к увеличению при переходе от лотических условий (речная часть) к лентическим (озерная часть).

В акватории Нижней Сулы и Сульского залива Кременчугского водохранилища минимальная биомасса фитоэпифитона во все сезоны отмечалась на речном участке гидрэкосистемы, а максимальная — на озерно-островном.

Анализ связи между содержанием в воде растворенного кислорода и биомассой фитоэпифитона показал, что максимальная биомасса фитоэпифитона отмечалась при кислородном насыщении около 100%, в то же время низкие величины биомассы фитоэпифитона могли наблюдаться как при кислородном дефиците (< 50%), так и при перенасыщении (> 150%). Это объясняется тем, что перенасыщение воды кислородом часто бывает вызвано «цветением» воды планктонными синезелеными водорослями, экранирующими толщу воды и угнетающими фотосинтез фитоэпифитона.

Установлено, что численность водорослей обрастаний находилась в прямой достоверной зависимости от содержания нитратов и фосфатов. Обнаружена прямая достоверная корреляция между содержанием в воде нитратов и интенсивностью валовой первичной продукции водорослей обрастаний, а также соотношением A/R.

Показано, что при снижении в воде Киевского водохранилища отношения N : P наблюдалось увеличение биомассы диатомовых водорослей родов *Epithemia* и

Rhopalodia в фитоэпифитоне. Это может быть связано с наличием в их клетках азотфиксирующих эндосимбионтов, благодаря которым эти диатомовые водоросли могут получать конкурентное преимущество в условиях лимитирования соединениями азота.

**

Проаналізовано вплив течії і вмісту біогенних сполук у воді на структурно-функціональну організацію фітоепіфітону дніпровських водосховищ. Показано, що при переході від лотичних умов до лентичних змінюється видовий склад водоростей і зростає їхня біомаса. Встановлена пряма достовірна залежність функціональних характеристик фітоепіфітону від вмісту у воді нітратів і фосфатів.

**

The paper considers the effect of current and nutrient content in water upon the structural and functional characteristics of phytoepiphyton in the Dnieper water reservoirs. The species composition of epiphytic algae changes from lotic to lentic environment, and their biomass increases. Phytoepiphyton functional characteristics show a positive reliable correlation with nitrates and phosphates content in water.

**

1. Денисова А.И. Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепровского каскада и методы его прогнозирования. — Киев: Наук. думка, 1979. — 292 с.
2. Загорожна Г.М., Семенюк Н.С. Динаміка автотрофної ланки Канівського водосховища // Наук. зап. Терноп. нац. ун-ту. Серія: Біологія, Спец. вип.: Гідроекологія. — 2015. — № 3—4 (64). — С. 230—234.
3. Курейшевич А.В. Отклик фитопланктона евтрофных водохранилищ на увеличение содержания в воде фосфора и азота // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 4. — С. 3—24.
4. Ліщук А.В. Еколого-фізіологічні основи формування фітопланктону прісноводних екосистем: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2007. — 38 с.
5. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
6. Пикуш Н.В. Уровни воды и проточность // Мелководья Кременчугского водохранилища. — Киев: Наук. думка, 1979. — С. 9—14.
7. Плигин Ю.В. Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища // Гидробиол. журн. — 2012. — Т. 48, № 3. — С. 3—20.
8. Семенюк Н.С., Влагімірова Н.О. Роль фітомікроепіфітону у формуванні кисневого режиму річкової ділянки Канівського водосховища // Сучасна гідроекологія: місце наукових досліджень у вирішенні актуальних проблем: збірник матеріалів наук.-практ. конф., присвяч. 75-річч. ювілею Інституту гідробіології НАН України. — К.: Інститут гідробіології НАН України, 2015. — С. 60—61.
9. Таращук О.С. Епіфітні угруповання водоростей річкової ділянки Канівського водосховища залежно від екологічних факторів // Гидробиол. журн. — 2009. — Т. 45, № 4. — С. 34—51.
10. Таращук О.С., Шевченко Т.Ф., Клоченко П.Д. Кількісні показники розвитку епіфітних водоростей на озерній ділянці Канівського водосховища //

- Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол. — 2011. — 3, № 48. — С. 38—43.
11. Тімченко В.М., Линник П.М., Холодько О.П. та ін. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища. — К.: Логос, 2013. — 59 с.
 12. Щербак В.И., Семенюк Н.Е., Рудик-Леуская Н.Я. Акваландшафтное и биологическое разнообразие Национального природного парка «Нижнесульський», Украина / Под ред. В. И. Щербака. — Киев: Фитосоциоцентр, 2014. — 266 с.
 13. Щербак В.И., Якушин В.М., Загорожная А.М. и др. Сезонная и межгодовая динамика фитопланктона, фитомикроэпифитона и биогенных элементов на речном участке Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. — 2015. — Т. 51, № 5. — С. 52—66.
 14. Bulgakov N.G., Levich A.P. The nitrogen: phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure // Arch. für Hydrobiol. — 1999. — Vol. 146, No. 1. — P. 3—22.
 15. DeYoe H.R., Lowe R.L., Marks J.C. Effects of nitrogen and phosphorus on the endosymbiont load of *Rhopalodia gibba* and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae) // J. of Phycology. — 1992. — Vol. 28. — P. 773—777.
 16. Drum R.W., Pankratz S. Fine structure of an unusual cytoplasmic inclusion in the diatom genus, *Rhopalodia* // Protoplasma. — 1965. — Vol. 60. — P. 141—149.
 17. Floener L., Bothe H. Nitrogen fixation in *Rhopalodia gibba*, a diatom containing blue-greenish inclusions symbiotically // Endocytobiology: Endosymbiosis and Cell Biology, a Synthesis of Recent Research / Ed. by Schwemmler W., Schenk H. — Berlin: Walter de Gruyter and Co., 1980. — P. 541—552.
 18. Law J.R. A review of the function and uses of, and factors affecting, stream phytobenthos // Freshwater Reviews. — 2011. — No. 4. — P. 135—166.
 19. Marks J.C., Power M.E. Nutrient induced changes in the species composition of epiphytes on *Cladophora glomerata* Kütz. (Chlorophyta) // Hydrobiologia. — 2001. — Vol. 450. — P. 187—196.
 20. Müller U. The vertical zonation of adpressed diatoms and other epiphytic algae on *Phragmites australis* // European Journal of Phycology. — 1999. — Vol. 34, No. 5. — P. 487—496.
 21. Nakayama Takuro Ikegami Y., Nakayama Takeshi Ishida K.-I., Inagaki Y., Inouye I. Spheroid bodies in rhopalodiacean diatoms were derived from a single endosymbiotic cyanobacterium // J. Plant. Res. — 2010. — Vol. 124. — P. 93—97.
 22. Prechtl J., Kneip C., Lockhart P. et al. Intracellular spheroid bodies of *Rhopalodia gibba* have nitrogen-fixing apparatus of cyanobacterial origin // Mol. Biol. Evol. — 2004. — Vol. 21. — P. 1477—1481.
 23. Stevenson R.J. The stimulation and drag of current // Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems. — San Diego: Academic Press, 1996. — P. 321—341.
 24. Trapp E.M., Adler S., Zauner S., Maier U.—G. *Rhopalodia gibba* and its endosymbionts as a model for early steps in a cyanobacterial primary endosymbiosis // J. of Endocytobiosis and Cell Res. — 2012. — Vol. 23. — P. 21—24.