Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования
«Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

На правах рукописи

КУЛИЗИН ПАВЕЛ ВЛАДИМИРОВИЧ

СОСТАВ, СТРУКТУРА И СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОТОКОВ ЮГА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ В ПРЕДЕЛАХ ВОДОСБОРА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор
Охапкин Александр Геннадьевич

Нижний Новгород
2023

Оглавление

Введение ... 3
Глава 1. Состав и структура фитопланктона равнинных рек бореальной зоны и проблемы их изучения (обзор литературы) ... 10
1.1. Фитопланктон рек бореальной зоны Северной Америки ... 14
1.2. Фитопланктон рек бореальной зоны Евразии ... 19
1.2.1. Фитопланктон рек Фенноскандии ... 19
1.2.2. Фитопланктон рек Сибири ... 26
1.2.3. Фитопланктон рек юга бореальной зоны Европейской части России на примере водотоков бассейна р. Волги ... 30
1.3. История исследования фитопланктона изученных левобережных притоков р. Волги ... 34
Глава 2. Материалы и методы исследования ... 40
Глава 3. Физико-географическая характеристика района исследования ... 52
Глава 4. Флористический состав и эколого-географическая характеристика альгофлоры рек южно-таежной зоны бассейна Средней Волги ... 62
Глава 5. Структурные показатели фитопланктона исследованных рек ... 80
5.1. Особенности количественного развития планктонных растительных сообществ исследованных рек ... 80
5.2. Состав и динамика доминирующих комплексов фитопланктона исследованных рек ... 96
5.3. Оценка некоторых показателей видовой структуры фитопланктона исследованных рек ... 114
Глава 6. Пространственное распределение фитопланктона по продольному профилю реки (на примере р. Ветлуги) ... 126
Глава 7. Инвазийные виды водорослей в фитопланктоне исследованных рек ... 141
Глава 8. Оценка качества воды исследованных рек с использованием различных подходов ... 160
Заключение ... 168
Выводы ... 171
Список литературы ... 174
Приложение ... 210

Введение

Актуальность исследования. Выявление закономерностей динамики состава и структурной организации планктонных сообществ разнотипных водоемов и водотоков – одна из фундаментальных задач водной экологии. При этом значительное внимание уделяется анализу структурных показателей фитопланктона, определяющих уровень и скорость продукционных процессов, условия для самоочищения и формирования качества воды (Lack, 1971; Reynolds, 1996; Ruse, Love 1997). Фитопланктон озерных экосистем изучен довольно подробно и полученные данные позволяют выявить общую картину специфики лимнопланктона водоемов разных природных зон (Reynolds, 1987; Smith, 1990; Padisak et al., 1993). Несмотря на попытки многих авторов выявить общие экологические сведения и пространственно-временные изменения потамофитопланктона (Zacharias, 1898; Kofoid, 1903; Lemmermann, 1907; Rice, 1938; Blum, 1956; Reynolds, 1988), обобщающие сводки по экологии речного фитопланктона немногочисленны (Rojo et al., 1994). Большинство исследований посвящено выявлению видового состава водорослей и не охватывают проблемы структурной организации, сукцессии, экологии сообществ и отдельных видов. До сих пор преобладает мнение (Rojo et al., 1994, Chételat et al., 2006, Hamilton et al., 2011), что сведения о структуре фитопланктона рек разных природных зон носят фрагментарный характер, почти отсутствуют данные об исследовании сукцессии фитопланктона рек в многолетнем аспекте и влиянии экологических факторов, определяющих эти процессы.

Бассейн Средней Волги – густонаселённый регион Российской Федерации, важная часть хозяйственной системы России с множеством различных промышленных и сельскохозяйственных производств на территории водосбора (Rivers of Europe, 2022; Корнева, 2015; Качество…, 2019), оказывающих сильное влияние на экологическое состояние волжских вод и систему боковой приточности (Корнева, 2009; Охапкин и др., 2013). Однако, в пределах южно-таежной части Левобережья Средней Волги имеются немногочисленные

водотоки, сохраняющие статус слабо трансформированных или трансформированных в устьевых участках. Многолетние исследования этих водотоков позволяют охарактеризовать изменения состава и структуры фитопланктона, а также проанализировать процессы вселения и дальнейшего распространения инвазийных видов водорослей и необходимы для организации биологического мониторинга состояния вод. Особое значение данные исследования приобретают в период интенсивной динамики климата, связанной с глобальным потеплением (Solomon, 2007; Корнева, 2015) и приводящей к трансформации гидрохимических показателей вод, перестройке сообществ живых организмов (Findlay et al., 2001) и изменению трофического статуса водоемов и водотоков (Корнева, 2015).

Цель и задачи исследования: на основе многолетних исследований различных по протяженности южно-таежных левобережных волжских притоков (рр. Ветлуга, Керженец и Вишня) определить основные тенденции изменения состава и структуры фитопланктона и дать оценку его современного состояния.

Задачи:

1. Охарактеризовать видовой состав фитопланктона водотоков, провести его таксономический и эколого-географический анализ;
2. Оценить уровень количественного развития фитопланктона, сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы и современный трофический статус водотоков;
3. С применением морфофункциональной классификации охарактеризовать структуру доминирующих комплексов фитопланктона и их изменение в разные периоды наблюдений;
4. Изучить особенности и закономерности формирования структуры и разнообразия фитопланктона р. Ветлуги от истока к устью;
5. Установить состав и значимость инвазийных видов в альгоценозах исследованных водотоков;
6. Оценить качество вод исследованных рек с использованием разных биоиндикационных подходов.

Научная новизна. На основе системных стационарных и маршрутных исследований трех морфологически различных притоков Чебоксарского водохранилища охарактеризован в сравнительном аспекте таксономический состав фитопланктона рр. Ветлуги, Керженца и Вишни. Впервые изучен видовой состав трудно идентифицируемых групп водорослей (центрические диатомовые, золотистые и криптофитовые) с применением электронной микроскопии (СЭМ, ТЭМ) и молекулярно-генетическими методами, что позволило выявить 29 видов, новых как для флоры региона, так и для России, и в том числе потенциально новый для науки. Использование молекулярно-генетических методов (scRNA-seq) позволило подтвердить идентификацию инвазийных видов водорослей. Применение метагеномного анализа позволило выявить богатый флористический состав фитопланктона, установить соотношение основных таксономических групп в формировании пропорций альгофлоры. Получены данные о биомассе фитопланктона р. Ветлуги, сезонной динамике и пространственном распределении по течению реки. Впервые проведен сравнительный таксономический и эколого-географический анализы материалов по фитопланктону исследованных водотоков в период с 1970-х (Охапкин, 1997) до 2020-х гг. В ходе сукцессии фитопланктона установлены изменения размерной структуры альгоценозов исследованных рек в многолетнем аспекте. На современном этапе выявлено постоянство диатомово-зеленого доминирующего комплекса в формировании разнообразия и структуры фитопланктонных сообществ, при усилении развития мелкоклеточных форм (центрических диатомей, цианопрокариот) на фоне проявления инвазионных процессов. Впервые проведена оценка экологического состояния исследованных водотоков с использованием функциональной классификации фитопланктона и сравнение стандартных методов оценки сапробности с методами, принятыми в рамках Водной Рамочной Директивы ЕС.

Теоретическая значимость. Результаты работы позволят внести вклад в развитие представлений об особенностях состава и структуры фитопланктона слабо трансформированных южно-таежных рек бассейна Средней Волги,

характеризующихся залесенным и заболоченным водосбором. Полученные данные дополняют сведения по экологии, ценологии и флористике пресноводных видов водорослей, сукцессии фитопланктона в южно-бореальных лотических экосистемах в сезонном и межгодовом аспектах.

Практическое значение работы. Полученные результаты являются основой для проведения комплексного биомониторинга рек, при прогнозировании влияния изменения климата на состав и структуру сообществ водорослей. Основные положения и выводы диссертационного исследования используются в учебном процессе при чтении курсов «Основы альгологии и микологии» (раздел экология водорослей), «Экология водорослей и грибов», «Биологические инвазии и их последствия», «Диатомовый анализ» в Институте биологии и биомедицины ННГУ им. Н.И. Лобачевского. Работа выполнялась в ходе реализации инициативных НИР кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), области исследования – экология сообществ, биоценология, состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ, экологические ниши.

Защищаемые положения:

1. Широтный градиент условий формирования речного стока в пределах таежной зоны сопровождается ростом видового богатства фитопланктонных сообществ и переходом таксономической значимости от диатомовых и золотистых водорослей на севере к диатомовым и зеленым (в антициклональные годы с возрастанием роли цианопрокариот) на юге на фоне смены трофического статуса водотоков от олиготрофного к олиготрофно-мезотрофному и мезотрофному.

2. Структурное разнообразие сообществ фитопланктона южно-таежных речных систем бассейна Средней Волги в многолетней динамике (1970-2020-е гг.) проявляется кроме смены видового состава в росте показателей обилия (до мезо-

и мезо-эвтрофного уровня в антициклональные годы) при сохранении высокого ценотического разнообразия, полидоминантности альгоценозов, особенно в период интенсификации процессов самоочищения (летний сезон) вод, и увеличения доли мелкоклеточных форм водорослей.

3. Инвазионные процессы, проходящие в бассейне р. Волги, привели к появлению и натурализации в системе боковой приточности южно-таежного Левобережья не только компонентов планктонных сообществ (*Unrihdinium kevei*, *Thalassiosira incerta*, *T. faurii*, *Goniostomum semen*, *Skeletonema subsalsum*), но и представителей бентосных альгоценозов *(Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*). Максимальных показателей развития выявленные виды достигали в период летней межени.

Апробация результатов работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных, российских и региональных конференциях и форумах: всероссийская с международным участием научная конференция «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2016), всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, приуроченная к 145-летию Севастопольской биологической станции «Морские биологические исследования: перспективы и достижения» (Севастополь, 2016), международный молодежный научный форум «ЛОМОНОСОВ-2017» (Москва, 2017), научный форум «Наука будущего – наука молодых» (Нижний Новгород, 2017), 69-я, 70-я, 71-я научные конференции студентов и аспирантов «Биосистемы: организация, поведение, управление» (Нижний Новгород, 2016, 2017, 2018), XV международная конференция «Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования» (Борок, 2017), III международная конференция «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III» (Санкт-Петербург, 2017), 4-я и 5-я Всероссийские научные конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2018», «Волга-2020»)» (Нижний Новгород, 2018, 2020), IV-VI всероссийские с международным участием научные конференции «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге» (Санкт-Петербург, 2018;

Нижний Новгород, 2021; Москва, 2022), III Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии» (Калининград, 2018; 2022), II Международная научная школа-конференция «Цианобактерии: систематика, экология, распространение» (Сыктывкар, 2019).

Личный вклад соискателя в работу. В основу диссертационного исследования положены сборы альгологического материала в период 2014-2021 гг. Соискателем проведены полевые исследования, отбор и обработка альгологических проб, как со стационарных постов, так и в ходе маршрутных съёмок, идентификация водорослей с применением различных подходов, количественный учет и статистическая обработка полученных результатов. Актуальность работы, цель, задачи, защищаемые положения и выводы сформулированы автором.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 23 работы из которых 1 – коллективная монография, 5 статей в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования, 2 статьи в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, 15 тезисов в материалах международных, всероссийских и региональных конференций.

Конкурсная поддержка работы. Исследования были проведены при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, в которых соискатель являлся исполнителем (проект 20-34-90144 Аспиранты), а также в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» (проект № Н-477- 99_2021-2023).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 209 печатных страницах и содержит 46 рисунков и 27 таблиц. Список литературы включает 331 источник, в том числе 110 на иностранном языке. Приложение изложено на 41 печатной странице и включает иллюстративный и табличный материал, аннотированный список видов фитопланктона, а также список опубликованных работ.

Благодарности. Автор выражает сердечную признательность своему научному руководителю и наставнику д.б.н., проф. Охапкину А.Г. за интерес, постоянное внимание и поддержку на всех этапах планирования и выполнения данного исследования; своему первому научному руководителю к.б.н., Воденеевой Е.Л. за предоставленные для анализа архивные и личные материалы по исследуемым водотокам; к.б.н. Гусеву Е.С. и Мартыненко Н.А. за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа и идентификации чешуйчатых золотистых водорослей; д.б.н. Генкалу С.И. за помощь в определении центрических диатомовых водорослей; д.б.н. Куликовскому М.С. и к.б.н. Глущенко А.М. за помощь в определении диатомовых водорослей; к.б.н., Кудрину И.А. за замечания и помощь в статистической обработке полученных результатов; д.б.н. Якимову В.Н. и д.б.н. Гелашвили Д.Б. за ценные замечания и квалифицированные советы; Шарагиной Е.М. за помощь в работе с графическими материалами; Максимовой В.А. за предоставление материалов по гидрологии и гидрохимии изученных рек; Скобелевой Г.А. за сбор проб фитопланктона на рр. Керженец и Вишня. Автор искренне признателен сотрудникам кафедры ботаники и зоологии ННГУ за моральную поддержку.

Глава 1. Состав и структура фитопланктона равнинных рек бореальной зоны и проблемы их изучения (обзор литературы)

Бореальная зона хвойных лесов – самая крупная зона растительности на планете Земля. Она занимает обширную полосу, более 2000 км шириной, на севере Евроазиатского и Североамериканского континентов. Понятие «бореальная зона» общепринято и используется в научных работах, однако, нет общепринятого мнения относительно её границ и подразделений (Фукарек, 1982; Хамет-Ахти, 1976). Простираясь в Северном полушарии от Атлантического океана до Тихого, бореальная зона захватывает большую часть Нижегородской области – всё Заволжье, Окско-Волжское междуречье и приокский юго-запад Правобережья, вклиниваясь в отроги Приволжской возвышенности (Природа …, 1974). Климаксовую растительность этой зоны образуют хвойные леса, которые рассматриваются как её главная характерная черта и служат важным отграничением этой зоны. Предел распространения хвойных лесов на севере приблизительно соответствует ее северной границе, а южный – отмечает линию, где бореальные хвойные леса теряют свою доминирующую роль. Таким образом, растительность бореальной зоны меняется по долготе от безлесных пустошей через леса к степям, а сама зона подразделяется на подзоны в зависимости от степени континентальности. Широтные подразделения являются довольно устоявшимися и приняты в Евразии. В ряде работ (Лавренко, Сочава, 1954; Сочава, 1969) бореальную зону делят на три подзоны: северная, средняя и южная тайга, а иногда выделяют и подтайгу, лежащую к югу от южной тайги. Зональное деление бореальной зоны Северной Америки приводится А.М. Семеновой-Тян-Шанской (1964). В северо-западной Европе обычно указывают четыре подзоны: северная, средняя, южная и гемибореальная. В Канаде по данным исследователей выделяются две (Hare, Ritchie, 1972), иногда три (Rowe, 1972) подзоны.

Макродинамика климата, связанная с повышением средней температуры планеты на 2°С, проявляется в существенном воздействии на наземные экосистемы, что проявляется в более раннем наступлении весеннего периода,

возрастании продолжительности сроков вегетации растений, в продвижении на север ареалов растений и животных из более южных регионов (Олссон, 2011). Прогнозируется, что дальнейшее повышение среднегодовой температуры может определенным образом отразиться в облике бореальной зоны и проявиться в смене растительных сообществ, усилении инвазионных процессов и других вариантов негативных изменений (Олссон, 2011). В водных экосистемах уже отмечаются существенные перестройки сообществ живых организмов, в том числе и фитопланктона (Корнева и др., 2016; Кашулин и др., 2012), в связи с чем особое значение приобретают многолетние мониторинговые исследования его состава и структуры (Корнева, 2003, 2007, 2014, 2015). В имеющихся литературных данных отмечается, что происходит трансформация структурно-функциональных характеристик альгоценозов, изменяется скорость и направление сукцессии вследствие усиления влияния антропогенных факторов при усилении аномальной динамики региональной климатической системы (Кашулин и др., 2012) (рисунок 1.1).

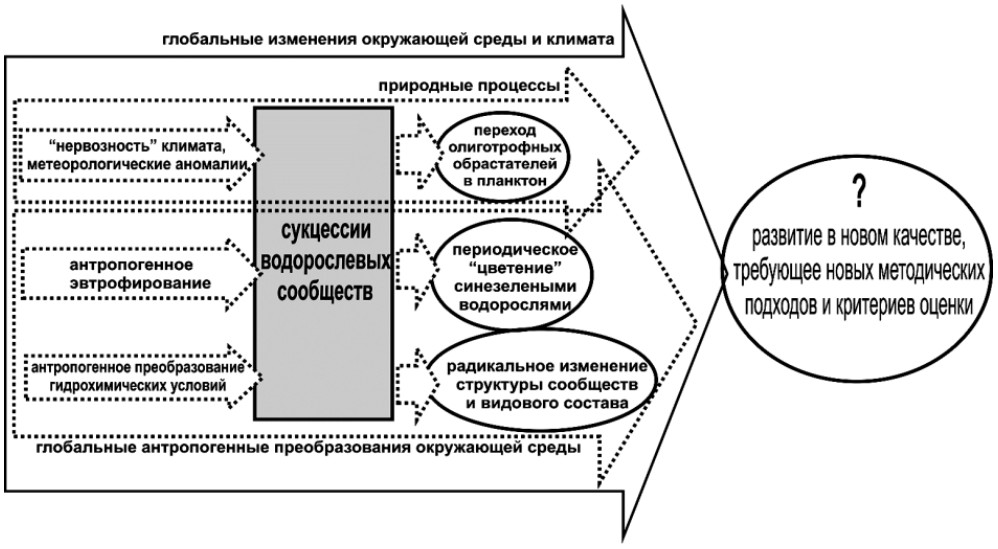


Рисунок 1.1. Схема трансформации альгоценозов и определяющие этот процесс факторы (по: Кашулин и др., 2012)

Характеристики стока рек тесно связаны с физико-географическими условиями бассейна и носят зональный характер. Атмосферные осадки и температура воздуха сильно меняются во времени, определяя изменчивость стока рек. Также на формирование стока оказывают влияние и ландшафтные

характеристики районов (Аполлов, 1963). Территория бореальной (гумидной) зоны России богата водоёмами с повышенными значениями цветности и низкими значениями pH воды (Салазкин, 1976; Абросов, 1982). Данные водные объекты являются неотъемлемым компонентом природного ландшафта и представляют интерес для изучения состава населяющих их гидробионтов. Для бореальной зоны определяющими факторами формирования стока является наличие болот и лесов.

Химический состав воды рек в сравнении с другими водными объектами является в высшей степени изменчивым во времени (Алекин, 1953). Содержание биогенных и органических веществ в водах таежных рек определяется в основном процессами разложения (биохимическими, микробиологическими) органического вещества в почвенном и растительном покрове и последующим поступлением продуктов разложения в русло рек. Их концентрация сильно варьирует в сезонном аспекте. Наиболее заметны сезонные различия в содержании аммонийного азота, фосфора, железа и органических веществ, повышенные значения которых отмечаются во время паводка, а минимальные – в период летней межени (Шестеркин, 2014). Проявление климатического тренда в характеристике режима речного стока зависит от ряда факторов и в первую очередь, от соотношения интенсивностей роста сезонного выпадения осадков и испарения, и поэтому носит территориальный характер (Дубровская, Дроздова, 2010).

Фитопланктон выступает важным первопродуцентом органического вещества в водных экосистемах. Его состав, структура и уровень количественного развития являются показателями особенностей естественно-исторического развития речных экосистем, позволяют установить специфику влияния на них основных абиотических и биотических факторов и проследить последовательность отдельных стадий их эволюции (Кузьмин, 1985; Охапкин, 1994; Воденичаров, 1985, 1986; Воденеева, 2006; Корнева, 1993, 2009, 2015). Состав и динамика сообществ фитопланктона может выступать чутким показателем изменения абиотических и антропогенных факторов и позволяет оценить экологическое состояние вод (Фролова, 2004).

Большинство современных обобщающих работ по экологии фитопланктона основано на исследовании озер (Reynolds, 1987; Smith, 1990; Padisak et al., 1993; Lepistö et al, 2004; Prepas et al., 2001; Гусев, 2007) и в меньшей степени водохранилищ (Волга и ее жизнь, 1978; Паутова, Номоконова, 1994; Охапкин, 1994; Корнева, 2008; Митропольская, 2010; Корнева, 2015). В значительно меньшей степени изучен фитопланктон рек, не зарегулированных гидротехническими сооружениями (River ecology, 1975; Ecology of european..., 1984; The ecology of river..., 1986; Фролова, 2004). Важным аспектом исследования рек остается выявление изменений видовой структуры фитопланктона в процессе экзогенной сукцессии, проходящей при зарегулировании речного стока с образованием водохранилищ (Кузьмин, 1971; Охапкин и др., 2013).

Первые исследования потамофитопланктона проводились еще в начале XX века, когда впервые было введено понятие «потамофитопланктон». Проблемные вопросы первых этапов исследования речного фитопланктона заключалось в определении понятия потамофитопланктон, в изучении его происхождения, механизмов формирования в разных водотоках, а также в изучении состава и обилия отдельных видов (Hynes, 1970). Согласно имеющимся исследованиям (Воронихин, 1950; Reynolds, 1988; Охапкин, 2000), основную часть фитопланктона рек составляют истинно планктонные виды, а наличие течения способствует тому, что потамопланктон обогащается за счет бентосных и перифитонных видов, которые впоследствии становятся его составной частью (Пономарева, 2014). В формировании потамофитопланктона может участвовать лимнопланктон, поступающий в реки из озер и достигать развития при зарегулировании речного стока и образовании водохранилищ. Таким образом, потамофитопланктон хорошо приспособлен к динамике вод, характеризуется высокими темпами роста и размножения и относительно толерантен к постоянным нарушениям среды вследствие характерного перемешивания вод (Крейман и др., 1992; Охапкин, 1997; Охапкин, 2000).

Потамофитопланктон, формирующийся динамикой климатического режима, является сложившейся группировкой с выраженной структурой, для которой

характерны сезонные сукцессии, повторяющиеся из года в год (Пономарева, 2014). Фитопланктон, как многокомпонентная система, чутко реагирует изменением состава и продуктивности на динамику абиотических и биотических факторов, однако разнообразное их сочетание затрудняет возможность предсказания доминирования конкретного вида. Более вероятным при определённых условиях является доминирование определённого их комплекса (Горелышева, 2000; Воденеева, 2006). В водоёмах водоросли, обитающие в толще воды, образуют закономерно повторяющиеся во времени и пространстве многовидовые группировки, в пределах которых они успешно сосуществуют при совместном использовании ресурсов среды, энергии и биогенных элементов. Эти группировки в литературе отмечены как «сообщества фитопланктона» (Williams et al., 1981). Динамика основных абиотических факторов в пределах вегетационного периода, безусловно, отражается на закономерной смене одних сообществ водорослей другими, что является сезонной сукцессией фитопланктона (Трифонова, 1990).

Развитие и динамика фитопланктона в экосистемах умеренного климата в значительной степени определяется сезонными колебаниями интенсивности света и температурой воды (Hudon, 2000). В крупных реках (более 100 м шириной) доступность света в значительной степени не зависит от полога леса прибрежной территории, а определяется глубиной и наличием взвешенных твердых частиц, концентрация которых сезонно меняется в зависимости от интенсивности стока (Relexans et al., 1988; Hudon, 2000). Для средних и малых рек важным фактором выступает наличие лесов и степень сомкнутости их крон. В данных типах водотоков леса определяют световой режим и значительно влияют на гидрохимический состав воды (Hudon, 2000).

1.1. Фитопланктон рек бореальной зоны Северной Америки

Бореальная зона североамериканского континента составляет порядка трети площади бореальных лесов Северного полушария и занимает почти 60% площади

Канады. Канадская бореальная область представляет собой полосу земли более 1000 км шириной, отделяющую тундру на севере от умеренных смешанных и лиственных лесов, преобладающих в самых южных и западных частях Канады. На территории Канады находится большое количество озер, рек, ручьев, прудов, болот и выходов грунтовых вод (Rivers of..., 2011). Все вместе они формируют важнейший запас пресной воды в мире. Изучение водорослевого компонента водных экосистем данной территории проводилось рядом исследователей, начиная с 50-х годов прошлого века (Prescott, Vinyard 1965; Asmund, Takahashi 1969; Goldman, 1960; Sheath, Munawar 1974).

Обобщающие сведения о распределении и численности фитопланктона разнотипных водных объектов северо-западных территорий Канады, (граница бореальной зоны и тундры, Moore, 1978), изученных в середине 70-х годов прошлого века, показывают преобладание видов рода *Dinobryon* spp. (*Dinobryon bavaricum* O.E. Imhof*, D. cylindricum* O.E. Imhof, *D. sociale* (Ehrenb.) Ehrenb. и *D. divergens* O.E. Imhof) на территории исследования, что также характерно для водоемов и водотоков Аляски (Hilliard, 1959), Норвегии (Sæther, 1971) и Швеции (Willén, 1961, 1963). Среди диатомей преобладали представители рода *Cyclotella* (*C. glomerata* H. Bachm, *C. ocellata* Pant.), *Asteriomella formosa* Hassal, *Diatoma tenue* var. *elongatum* Lyngb. и др. Зеленые водоросли обнаружены во всех пробах, но с низкой численностью. Планктонные Cyanophyta (*Oscillatoria limnetica* Lemmerm.) встречались редко (Moore, 1978) и не вносили весомого вклада в структуру фитоплантона.

Большинство сводок по потамофитопланктону сосредоточено на изучении видового состава и роли диатомовых водорослей и не касаются других таксономических групп (Kelly, 1998; Fore and Grafe, 2002; Szczepocka, Szulc, 2009). В реках умеренного климата разнообразие таксонов водорослей в составе фитопланктона, помимо диатомовых водорослей, может сильно варьировать, что подчеркивает необходимость их изучения (Rojo et al., 1994). При исследовании 67 рек разных природных зон Rojo et al. (1994) обнаружено, что диатомовые

водоросли составляли до 40% от среднего числа видов, зеленые – 28%, цианобактерии – 10%, а эвгленовые водоросли составляли в среднем 7%.

В пределах бореальной зоны Северной Америки можно выделить три крупных речных бассейна, каждый из которых имеет свои гидрологические, гидрохимические и климатические особенности. Наиболее разнообразным по особенностям рельефа, характеру водосборной территории и изученным в альгологическом плане является бассейн реки Святого Лаврентия (Rivers of..., 2011). Большинство водотоков данного региона относятся к равнинным, однако исток некоторых рек формируется в гористой восточной половине бассейна. Авторы отмечают (Rivers of..., 2011), что химический состав вод данной реки строго контролируется геологией водосборной территории каждого притока и влиянием озерного компонента (Великие озера). Преобладание на территории водосбора силикатных и магматических пород (гранит) с примесью известняков приводят к повышению электропроводности (от 200 до 600 мкСм/см), минерализации, pH (от 7.5 до 8.5), общего фосфора, азота и содержания растворённых твердых веществ в воде. Для большинства водотоков отмечено преобладание на территории водосбора лесной растительности (от 50 до 80% от территории водосбора). В настоящее время широко признано, что биоразнообразие и экологическая целостность рек напрямую зависят от их естественного режима стока (Poff et al. 1997). Структура сообществ фитопланктона бассейна реки Святого Лаврентия значительно меняется в зависимости от сезона года, влияния притоков, озер и заболоченных участков (Basu et al., 2000). В фитопланктоне отмечено многообразие и доминирование диатомовых (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira islandica* O. Müll. (Simonsen), *Tabellaria flocculosa* var. *linearis* J.D. Koppen, *Fragilaria crotonensis* Kitton, *Stephanodiscus binderanus* Kütz. (Willi Krieg.), криптофитовых (*Cryptomonas erosa* Ehrenb., *Cryptomonas* spp.), золотистых (*Dinobryon sociale* var. *americanum* Brunth. (H. Bachm.) водорослей, при развитии зеленых (*Eudorina elegans* Ehrenb., *Pandorina morum* O. Müll. (Bory), *Pediastrum* spp. и др.) в летний период (Hudon et. al., 1996; Hudon, 2000). Авторы отмечают уменьшение общей биомассы (от 1.24

до 0.61 мг/л) и среднего размера клеток фитопланктона вниз по течению, наряду с изменениями таксономического состава, заключающегося в смене доминирующих групп в планктонных ценозах (Hudon et. al., 1996).

Изучение 31 водотока умеренного климата в Онтарио и Квебеке (Канада) показало доминирование диатомей с наибольшей долей от общей биомассы фитопланктона (до 34%), однако другие группы также вносили вклад в общую биомассу: криптофитовые (Cryptophyta) (до 24%); зеленые (Chlorophyta) и золотистые (Chrysophyta) (15%); и цианобактерии (Cyanoprokaryota) (3%) (Chételat et al., 2006).

Среди рек, расположенных в бореальной зоне Канады (реки Саут Нейшн (South Nation), Кастор (Castor), Рэйзин (Raisin), Ридо (Rideau)), можно отметить ряд средних и крупных по протяжённости притоков, в которых были изучены структурные особенности фитопланктона в сезонном аспекте. Данные водотоки, в сравнении с реками севера бореальной зоны Америки, характеризовались более высокими значениями минерализации (содержание ионов варьировало от 174 (р. Ридо) до 476 (р. Кастор) мг/л), щелочными значениями pH, повышенным содержанием общего фосфора, азота. Удельное видовое богатство данных водотоков варьировало от 20 до 51. В реке Саут Нейшн, исток и водосбор которой расположен в лесах и болотной местности, по таксономическому богатству преобладали зеленые и диатомовые водоросли, при участии золотистых. Основу биомассы весной и осенью создавали диатомеи (*Melosira* spp., *Skeletonema* spp., *Stephanodiscus* spp.), при развитии в летних ценозах зелёных (*Pandorina morum*) и криптофитовых (*Cryptomonas* spp.) водорослей (Contant, 2012). На протяжении вегетационного периода криптофитовые водоросли (в основном виды рода *Cryptomonas*) постоянно составляли более 15% общей биомассы. Колониальная диатомея рода *Melosira* также вносила значительный вклад от 19 до 28% биомассы фитопланктона весной, в начале лета и осенью. Река Кастор, расположенная в Восточном Онтарио, характеризовалась развитием более эвтрофного планктона (доминирование по биомассе видов рода *Stephanodiscus*, *Cryptomonas*, при развитии эвгленовых водорослей). Вероятно, это связано с

особенностями водосборной территории и влиянием зоогенных факторов эвтрофирования с естественным зарегулированием стока (Contant, 2012), за счет деятельности бобров.

Важнейшим в экономическом плане является бассейн рек Нельсон (Nelson) и Черчилл (Churchill). Среди водотоков бассейна этих рек можно выделить равнинные (Ред (Red River), Виннипег (Winnipeg), Нельсон (Nelson) и горные реки (Боу (Bow), Саскачеван (Saskatchewan). Подстилающими породами для большинства водотоков этого речного бассейна являются комплексы известняков и сланцев с перемежающимися ледниковыми отложениями. Для данных водотоков характерны повышенные значения электропроводности (от 100 до 865 мСм/см), минерализации (от 200 до 552 мг/л), содержания общего азота и фосфора, а для равнинных участков – влияние заболоченного водосбора. В составе фитопланктона также отмечено преобладание бентосных и эпифитных диатомовых водорослей (*Achnanthes* spp., *Cymbella* spp., *Fragilaria* spp., *Gomphonema* spp., *Navicula* spp. и *Nitzschia* spp.), при участии криптофитовых (*Cryptomonas* spp.), нитчатых зеленых (*Cladophora glomerata* L. (Kütz.), *Oedogonium* spp.) и синезеленых (*Anabaena* spp., *Oscillatoria* spp. и *Phormidium* spp.) водорослей на озерных участках (Rivers of..., 2011).

Бассейн реки Фрейзер (Fraser) входит в состав экорегиона северного побережья Тихого океана. Истоки данной реки и ее основых притоков формируются в Скалистых горах. В верховьях горные хребты сложены известняками и кварцитами, а русло реки характеризуется множеством ледниковых отложений. В фитопланктоне разнообразны планктонные и бентосные диатомовые (*Synedra ulna* Nitzsch (Ehrenb.), *Achnanthes minutissima* Kütz., *Amphipleura pellucida* (Kütz.) Kütz., *Fragilaria vaucheriae* (Kütz.) J.B. Petersen, *Gomphonema olivaceum* (Hornem.) Ehrenb., *Hannaea arcus* (Ehrenb.) R.M. Patrick и *Navicula* sp.) и зеленые (*Scenedesmus* sp., *Ulothrix* sp.) водоросли, при участии синезеленых водорослей (*Lyngbya* spp.) в обрастаниях различных субстратов.

Таким образом, состав и структура фитопланктона рек бореальной зоны Северной Америки определяется совокупностью климатических, гидрологических и гидрохимических параметров среды. В распределении фитопланктона рек бореальной зоны Северной Америки прослеживается влияние зональности, проявляющееся в соотношении основных групп фитопланктона. В низкоминерализованных водотоках севера бореальной зоны отмечено преобладание в составе фитопланктона диатомовых и золотистых водорослей. Повышение значений минерализации, содержания биогенных элементов способствует доминированию в альгоценозах планктонных и бентосных диатомей, при развитии криптофитовых, золотистых и зеленых водорослей, особенно на озерных участках водотоков и на участках с заболоченным водосбором. Зональные особенности нарушаются в местах антропогенного влияния и проявляются в возрастании количественных показателей развития фитопланктона. Продуктивность фитопланктона изменялась от олиготрофно-мезотрофного уровня в верховьях и на севере зоны до устойчиво мезотрофного уровня в реках, подвергнутых влиянию антропогенных факторов.

1.2. Фитопланктон рек бореальной зоны Евразии

1.2.1. Фитопланктон рек Фенноскандии

Фенноскандия – физико-географическая страна в северо-восточной части Европы, расположенная на Балтийском (Фенноскандинавском) кристаллическом щите. Для данной территории характерно неглубокое залегание кристаллических горных пород и тонкий слой четвертичных отложений (Бискэ, 1959; Козлов и др., 2006). Самобытность рек Фенноскандии позволила В.И. Жадину (1950) выделить их в особый «Кольский» гидробиологический тип (цит. по Барышев, 2019). Территории свойственно избыточное увлажнение, в связи с чем происходит интенсивное заболачивание. Гидрологический режим характеризуется четко выраженными фазами уровня воды, преобладанием талых и дождевых вод в питании рек (Берсонов, 1960). Воды данного региона отличаются слабой

минерализацией (обычно менее 0.05 г/л), высокими показателями окисляемости (в среднем 14.3 мгО/л) и цветности (в среднем 90 град.) (Лозовик и др., 2007).

Речная сеть Скандинавского полуострова хорошо выражена; реки в основном короткие, многоводные, бурные, обладающие крупнейшими в Западной Европе запасами гидроэнергии. Наиболее крупными реками являются Гломма (Glomma), Кларэльвен (Klarälven), Турнеэльвен (Torne, Tornionjoki, Torne älv), Далэльвен (Dalälven) и др. В котловинах тектонического происхождения имеется много озёр. Со Скандинавских гор на запад стекают горные потоки с быстрым течением, не замерзающие зимой (Барышев, 2019). Реки, стекающие по восточному склону Скандинавских гор и впадающие в Балтийское море, как и реки Финляндии, протекают в более широких долинах и имеют менее крутое падение, но при пересечении выступов твердых пород также образуют пороги и водоскаты. Питание рек преимущественно снеговое, на западе – снеговое и дождевое и отчасти ледниковое. В поддержании расхода воды значима роль озер, через которые протекает большая часть рек. Максимальные значения расхода вод приходится на позднюю весну и начало лета (Барышев, 2019; Rivers of Europe, 2022). Водотоки характеризуются низкими значениями электропроводности и pH вод и подвергнуты умеренной антропогенной нагрузке. Сведения о фитопланктоне рек Скандинавского полуострова немногочисленны. Водорослевый компонент в основном представлен бентосными диатомеями (*Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz.), нитчатыми синезелеными и зелеными водорослями. Несмотря на незначительное антропогенное влияние, в некоторых притоках отмечено развитие синезелёных водорослей, в отдельные годы достигающее степени «цветения» (*Tychonema bourrellyi* (J.W.G.Lund) Anagn. & Komárek). Отмечено, что после зарегулирования стока возрастает число видов, вероятно, из-за формирования более стабильных условий развития (Rivers of Europe, 2022).

Фенноскандинавский щит охватывает примерно северную половину Швеции, всю Финляндию и самую западную часть европейской части России, находясь на широтах от 60° до 70°, и пересекает Северный полярный круг. Этот регион

представляет собой западную часть таежного биома, находящегося в пределах севера бореальной зоны (Rivers of Europe, 2022). Практически всю территорию Фенноскандии слагают докембрийские кристаллические образования Балтийского щита. Коренная порода состоит из протерозойских сланцев, для которых характерны кварциты, черные сланцы, доломиты и зеленокаменные породы (Koutaniemi, 1999). Местная геология определяет химический состав вод (содержание минеральных элементов, значение pH). На севере Фенноскандии изученными в альгологическом плане являются бассейны рек Коутайоки (Koutajoki), Оланга (Olanga, Oulankajoki), берущих начало в горных районах и характеризующихся наличием извилистых русел, порогов. Исток р. Оланга формируется в заболоченной местности. При исследовании фитопланктона (Arvola, Nurmesniemi, 2000) было обнаружено 89 таксонов водорослей в р. Коутайоки и 62 таксона в р. Оланга, из которых 40% составляли диатомовые водоросли. В обоих водотоках также было выявлено значительное количество видов жгутиковых форм. Авторы отмечают, что в планктонных сообществах за исследуемый период наблюдались сезонные изменения численности и биомассы планктонных водорослей, при максимальных показателях, характерных для летнего сезона и совпадающих с высокими значениями температуры воды (Arvola, Nurmesniemi, 2000). Речные воды в районе в основном олиготрофные и, из-за частого залегания известковых пород, слабощелочные. Торфяные болота покрывают 45% площади водосбора р. Оланга, в результате чего вода приобретает коричневатый цвет (средняя цветность воды 50 мг Pt/л по сравнению с <20 мг Pt/л р. Коутайоки) с высоким содержанием гуминовых веществ (Rivers of Europe, 2022). Средние показатели численности фитопланктона составляли 514 кл/мл (р. Коутайоки) и 178 кл/мл (р. Оланга). Биомасса водорослей в р. Коутайоки была в 1.6 раза выше, чем в р. Оланга (49.6 мгС/м^3 и 32.6 мгС/м^3 соответственно), что свидетельствует о том, что в первой реке преобладали мелкоклеточные формы, по сравнению со второй. В р. Коутайоки наиболее распространены *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria ulna* и *Rhizosolenia longiseta* O. Zacharias, а в р. Оланге - *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa* и *Fragilaria*

virescens Ralfs. Жгутиковых было много в обеих реках и наиболее распространенными таксонами выступали *Katablepharis ovalis* Skuja, *Rhodomonas lacustris* Pasher & Ruttner и *Cryptomonas* spp., *Chrysochromulina* spp., *Uroglena americana* G.N. Calk., *Dinobryon divergens* и *Spiniferomonas* spp. Наиболее распространенными видами зеленых водорослей были *Scenedesmus* spp. в р. Коутайоки и *Selenastrum* spp. в р. Оланга (Arvola, Nurmesniemi, 2000).

Гидробиологические, в том числе альгологические исследования на территории Карелии имеют давнюю историю (Комулайнен, 2007). В фитопланктоне большинства изученных рек по числу видов преобладали диатомеи (до 35-41% от общего списка видов), при значительном участии зеленых (до 23-30%) и золотистых (13-16%) водорослей (Чекрыжева, 2014; Комулайнен и др., 2017). Роль диатомей особенно значительна на порожистых участках рек, где на их долю приходилось до 65% от общего состава видов (Комулайнен и др., 2017). Отмечено, что в зимнем фитопланктоне доминируют мелкоклеточные жгутиковые криптомонады (*Chroomonas* spp., *Cryptomonas* spp.), динофлагелляты (*Glenodinium* spp., *Gymnodinium* spp.) и виды рода *Chlamydomonas* (зеленые). Весной развивался комплекс с доминированием *Aulacoseira* и мелких форм золотистых водорослей. В составе летнего планктона преобладали диатомеи (виды родов *Cyclotella*, *Tabellaria*, *Asterionella*), а также синезеленые, зеленые, десмидиевые и эвгленовые водоросли (Чекрыжева, 2003; Комулайнен и др., 2006; Куликова и др., 2009). В фитопланктоне рек Сума и Нюхча также отмечено, что наиболее разнообразно были представлены диатомовые водоросли, составляющие 45-60% всех найденных видов. Массовыми формами из диатомей были *Melosira ambigua* (Grunow) O.Müll., *M. islandica* subsp. *helvetica* O. Müll., *Tabellaria fenestrata* (Комулайнен и др., 2012).

Соотношение таксонов, когда основу видового списка составляют представители диатомово-зеленого комплекса видов водорослей, характерно как для обследованных карельских водотоков, так и для северо-западных и северо-восточных бореальных и субарктических территорий Фенноскандии и России

(Гецен, 1985; Стенина, 1993; Трифонова, 1990; Трифонова, Петрова, 1994; Ярушина, Танаева, Еремкина, 2004; Eloranta, 1986; Johansson, 1982).

Биомасса фитопланктона большинства изученных карельских рек оказалась незначительной и составляла 0.3-1.0 г/м^3, соответствуя уровню олиготрофных вод (Чекрыжева, 2014; Комулайнен и др., 2017).

Крупнейшим в данном регионе является бассейн Ладожского озера и его притоков. В Ладожское озеро впадает много крупных рек, наиболее крупные из них — рр. Волхов, Свирь, Вуокса и др., вытекает одна — р. Нева. Водосбор р. Невы (281 тыс. км^2) составляет около 18% водосбора Балтийского моря и является крупнейшим в регионе (Нежиховский, 1988). В европейской части России р. Нева занимает пятое место по величине после Волги, Печоры, Камы и Северной Двины (Rivers of Europe, 2022). Нева дренирует главным образом Ладожско-Онежскую котловину, Ильменскую низменность (Ловать-Волховский район) и Валдайскую возвышенность. Почвы в основном песчаные или торфянистые слабощелочные. Преобладают сильнокислые дерново-подзолистые почвы с низким содержанием гумуса и подзолисто-болотные почвы (Нежиховский, 1973). Озера составляют 17% площади водосбора Невы (1350 км^2). Преобладают еловые леса, но большая часть ландшафта состоит из водно-болотных угодий. Коренная порода состоит из известняков, перекрытых глинами, мореной и аллювиальными отложениями. В верховьях и основных притоках Невы вода в основном мягкая и гумусовая (Притоки …, 1990). В среднем течении реки наблюдается возрастание показателей pH (6.8-7.2), содержания минерального фосфора, электропроводности (80-100 мСм/см), минерализации (среднее значение 56 мг/л) (Rivers of Europe, 2022).

Наиболее низкой минерализацией (15-45 мг/л) отличаются реки северной и северо-восточной части бассейна Ладожского озера – Янис, Уксун, Тулема, Тулокса, Видлица. Для них характерен pH всегда ниже 7 и повышенная цветность (100-350 град.), что связано с большей заболоченностью водосборов. Максимальное значение цветности и низкие величины pH отмечаются в р. Тулоксе с наиболее заболоченным водосбором (Трифонова и др., 2001).

Водосборы южных и юго-восточных притоков – Паши, Ояти, Сяси и Волхова – сложены осадочными породами. Минерализация воды в них значительно выше, чем в северных реках (52-150 мг/л), pH в пределах 6-7, а в рр. Сяси, Волхове и Неве – до 7.4-7.8. Более всего возросла концентрация фосфора в Волхове, Сяси (до 90-150 мкг/л) и в некоторых реках восточного побережья с наиболее освоенным водосбором, прежде всего в Олонке и Тулоксе (58-90 мкг/л). В двух наиболее крупных реках (Свири и Бурной) также отмечалось увеличение содержания общего фосфора (до 36 мкг/л) (Трифонова и др., 2001).

В составе фитопланктона притоков Ладожского озера выявлено более 470 таксонов водорослей (435 видов) (Трифонова и др., 2001). Наиболее разнообразны группы Bacillariophyta (42%), Chlorophyta (30%), Cyanophyta (38.8%) и Chrysophyta (34.7%), причем наибольшее количество видов встречается в крупнейших реках, т.е. в Неве, Свире и Волхове (181, 171 и 168 видов соответственно). Высокое разнообразие (120-150 видов) отмечено также в реках Бурная (Вуокса), Сясь, Олонка и Видлица (Трифонова и др., 2001). Наибольшей численности достигают представители родов *Aulacoseira*, *Cyclotella*, *Stephanodiscus*, *Asterionella*, *Tabellaria*, *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Aphanizomenon*, *Limnothrix*, *Planktolyngbya*, *Planktothrix*, *Snowella*, *Chrysococcus*, *Cryptomonas*, *Botryococcus*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus* и *Sphaerocystis*.

Средняя биомасса летне-осеннего фитопланктона притоков за все годы исследования колебалась в пределах 0.2-4.3 мг/л, в среднем соответствуя уровню мезотрофных вод. Особо продуктивным был фитопланктон р. Бурной, который по значениям биомассы можно считать эвтрофным (Трифонова и др., 2001; Трифонова, 1990). Наиболее низкие величины биомассы характерны для рек Паша, Оять, Тулокса и Олонка. В большинстве рек зеленые водоросли более обильны в летнем планктоне, синезеленые – в осеннем, а биомасса диатомовых оставалась приблизительно на одном уровне (Трифонова и др., 2001; Rivers of Europe, 2022). В качестве доминантов в составе планктонных сообществ крупных притоков можно отметить представителей рода *Aulacoseira*, при участии в летних ценозах зеленых (*Sphaerocystis* spp., *Monoraphidium* spp., *Scenedesmus* spp.,

Closterium spp., *Pandorina morum*) и криптофитовых (*Cryptomonas* spp. в рр. Сяси, Паши, Ояти и Тулоксы) водорослей, а синезеленые (в планктоне Невы, Волхова и Олонки) и золотистые (*Dinobryon* spp. в Уксуне, Тулоксе, Олопке и Ояти) отмечались осенью (Трифонова и др., 2001). Авторы отмечают, что южные и юго-восточные притоки показали более разнообразные сообщества, чем северные и северо-восточные притоки. Речной фитопланктон состоял из >50% планктонных видов и >40% бентосных и перифитонных форм, что типично для речного планктона в бурных реках (Трифонова и др., 2001; Трифонова и др., 2003).

Сравнение фитопланктона притоков бассейна Ладожского озера с реками Европы и Америки показывает, что преобладание диатомовых и зеленых водорослей в видовом составе фитопланктона характерно для большинства рек умеренной зоны (Descy, 1987; Reynolds, 1988; Охапкин, 1997; Штина, 1997). В расположенных южнее и особенно в реках малых по протяженности, а также в реках с заболоченным водосбором велико разнообразие эвгленовых водорослей (Охапкин, 1997; Воденеева, 2006; Воденеева и др., 2007; Кулизин и др., 2021). Основным отличием северных рек (реки северо-запада Канады, Фенноскандии) является высокое разнообразие золотистых водорослей при почти полном отсутствии эвгленовых и синезеленых, что вероятно связано с особенностями территории на которых расположены бассейны этих рек. По показателям количественного развития в большинстве европейских рек преобладают диатомовые и зеленые водоросли, причем доля мелкоклеточных центрических диатомей и зеленых (представителей порядков *Sphaeropleales и Chlorococcales*) водорослей возрастает по мере увеличения трофии водотоков (Descy, 1987; Охапкин, 1997; Трифонова и др., 2001; Кулизин и др., 2021). В последнее время повсеместно отмечается массовое развитие криптомонад и динофитовых водорослей, в том числе и инвазийных, способных перестраивать структуру аборигенных сообществ (Трифонова и др., 2003; Кулизин и др., 2021).

1.2.2. Фитопланктон рек Сибири

Сибирь – один из крупнейших природных регионов в России, занимающий большую часть Севера Азии – от Урала на западе до хребтов тихоокеанского водораздела на востоке, от побережья Северного Ледовитого океана на севере до северной части Казахстана. На обширных равнинах Сибири чётко выражена широтная зональность. Самая северная природная зона – зона арктических пустынь. Южнее находится зона тундры. На северо-востоке Сибири тундра переходит в зону лесотундры.

Среди природных зон Сибири преобладает тайга – самая крупная природная зона, ширина которой местами достигает более 2000 км. В Западной Сибири обычны ландшафты темнохвойной, местами заболоченной, тайги; в Восточной Сибири – светлохвойной тайги на дерново-подзолистых, таёжно-мерзлотных почвах и криозёмах. Общим для всех подзон тайги является заболоченность: от 50 до 70% площади. Южнее зоны тайги в пределах Западной Сибири находятся зоны лесостепи и степи (Гвоздецкий, Михайлов, 1987; URL: https://old.bigenc.ru/geography/text/3660472).

Реки Восточной Сибири, входящие в бассейн Северного Ледовитого океана, протекают преимущественно в меридиональном направлении (с юга на север). В силу их значительной протяженности они пересекают различные природные зоны и характеризуются разнообразием гидролого-морфометрических условий. Это позволяет объединить множество разнообразных биотопов и аккумулировать широкий спектр биоразнообразия (Константинов, 1986; Габышев, 2015).

Среди рек Восточной Сибири можно отметить ряд притоков крупных рек, водосбор которых находится в пределах северной тайги – рр. Вилюй, Витим, Алдан, Олекма, Чара. Отдельные участки данных водотоков относятся к горному типу и характеризуются меньшим видовым богатством, в сравнении с равнинными участками, что определяется их большей протяженностью и площадью водосбора (Габышев, Габышева, 2018). На уровне отделов специфичность таксономического состава не проявляется. По численности и

биомассе фитопланктона отмечено преобладание диатомовых и зеленых водорослей, за исключением равнинных участков рек, где по численности доминировали мелкоклеточные синезеленые. Специфичность флоры определяется на родовом уровне и проявляется в положении среди ведущих родов *Mallomonas* (1-я позиция) для водохранилищ (Габышев, Габышева, 2013), *Oscillatoria* (3-я позиция) для равнинных участков рек и водохранилищ и *Anabaena* (4-я позиция)*, Dinobryon* (7-я позиция) для арктических устьев крупных рек. В горных реках синезелёные отсутствуют среди ведущих родов (Габышев, Габышева, 2018). Наибольший показатель отношения числа видов Chlorophyta к Cyanoprokaryota отмечен для горных рек, что является характерной чертой горно-бореальной реофильной альгофлоры, в отличие от горно-аридной (Габышев, 2015; Сафонова, 1996). По продуктивности фитопланктона реки относятся к олиготрофному типу (0.0002-1.4 мг/л), с возрастанием показателей до мезотрофного уровня на антропогенно трансформированных участках (Габышев, Габышева, 2018).

Особенности фитопланктона рек Средней Сибири изучались на примере р. Енисей и его притоков (Приймаченко, Баженова, 1990). Данный водоток протекает в меридиональном направлении и пересекает несколько растительных зон – степь, лесостепь, таёжную зону и тундру, что определяет значительные различия в водном режиме юга и севера бассейна, особенно весной и осенью и способствует выносу на север теплых вод. Характер подстилающих пород определяет малую минерализацию вод (112-164 мг/л) и низкую концентрацию биогенных элементов (Баженова, 1992).

По показателям продуктивности фитопланктона воды р. Енисей характеризуются как олиготрофные, мезотрофные (Минеева, Щур, 2014) реже эвтрофные (Бессудова и др., 2014). Среди рек бассейна р. Енисей можно отметить притоки, водосборы которых расположены в пределах бореальной зоны – р. Ангара (южная тайга) и р. Нижняя Тунгуска (северная тайга).

В фитопланктоне нижней части р. Ангары наиболее многообразно были представлены диатомовые и зеленые водоросли, при доминировании по биомассе

диатомей (Щур, Лопатин, 2005). Наиболее часто встречаемыми видами выступали *Chroomonas acuta* Utermöhl, *Rhodomonas pussila* (H. Bachm.) Javorn., *Chromulina* sp., *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen, мелкие виды *Stephanodiscus*, *Cocconeis placentula* Ehrenb., *Gomphonema olivaceum*, *Nitzschia* sp., *Synedra acus* Kütz., *Asterionella formosa* Hassal и др. В летних и осенних пробах доминирующими видами фитопланктона были *Cocconeis placentula* и мелкие виды рода *Stephanodiscus,* а в весенних пробах – *Aulacoseira granulata.* В летний период численность фитопланктона в основном формировалась за счет развития представителей Cyanophyta и Cryptophyta. Трофность воды по средним значениям биомассы фитопланктона варьировала от олиготрофного до олиготрофно-мезотрофного уровней (от 0.48 до 0.91 мг/л) (Щур, Лопатин, 2005).

В фитопланктоне среднего течения р. Нижняя Тунгуска отмечено доминирование диатомей (65% от общего числа таксонов), зеленых (28%) и синезеленых (5%) водорослей, при незначительном развитии жгутиковых форм. Данный водоток относится к категории ультрапресных (электропроводность варьирует от 15 до 80 μS/см), с средневегетационной биомассой фитопланктона 951±179 мг/м^3, что соответствует олиготрофному уровню (Глущенко, Прокушкин, 2005). Преобладание в таксономическом составе диатомовых, зеленых и синезелёных водорослей является характерной чертой большинства проточных водоемов севера бореальной зоны (Гецен, 1985; Васильева, 1989; Габышев, Габышева, 2009).

Фитопланктон рек Южной Сибири изучен на примере р. Иртыш (Баженова, 2005). Исток данной реки формируется на восточных склонах горной системы Монгольский Алтай, а водосбор находится в пределах степной, лесостепной и лесной зон. В фитопланктоне среднего участка р. Иртыш наблюдаются существенные изменения видового состава, структуры и обилия фитопланктона. Возрастает роль мелкоклеточных синезеленых (*Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti) водорослей в общей численности, зелёных водорослей – в общей биомассе. Регистрируется развитие индикатора эвтрофирования *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (Баженова, 2005).

Гидрографическая сеть таежной подзоны бассейна р. Иртыш довольно густая. Она представлена Иртышом и его притоками: Ишим, Туй, Шиш, Уй, Большая Бича и другие. Сведения о фитопланктоне притоков р. Иртыш немногочисленны.

В фитопланктоне притоков Шиш, Уй ведущая роль в таксономической структуре принадлежала зелёным и диатомовым водорослям, при участии эвгленовых и цианопрокариот. По показателям биомассы данные притоки относились к категории мезотрофных (Барсукова, 2011). Показано изменение в видовом богатстве водорослей и в соотношении отделов. В р. Шиш отмечалось увеличение доли эвленовых водорослей, мелкоклеточных хлорококковых, при развитии криптофитовых и жёлтозеленых. Отмеченные изменения в структуре фитопланктона свидетельствуют об антропогенном эвтрофировании и загрязнении вод легкоокисляемыми органическими веществами. Экосистемы притоков находятся в состоянии антропогенного экологического напряжения (Барсукова, 2011).

Таким образом, в развитии сообществ фитопланктона рек Сибири так же прослеживаются зональные особенности. Суровость климата и наличие вечной мерзлоты на территории низовий крупных Сибирских рек (Лена, Колыма, Оленёк, Анабар), а также характер подстилающих пород определяют своеобразие режима вод данной территории, что отражается на флористическом составе устьевых зон водотоков и отличает их от участков рек, протекающих в северной, средней и южной тайге. При продвижении с севера на юг бореальной зоны Сибири отмечено закономерное изменение структуры сообществ фитопланктона, проявляющееся в возрастании роли зелёных, эвгленовых и криптофитовых водорослей, а на отдельных антропогенно-трансформированных участках – развитие эвтрофного планктона.

1.2.3. Фитопланктон рек юга бореальной зоны Европейской части России на примере водотоков бассейна р. Волги

Фитопланктон рек средней и южной тайги Европейской части России изучен фрагментарно. Большинство обобщающих сводок по таксономическому разнообразию и структурным показателям фитопланктона относятся к бассейнам крупных рек (Волга и ее жизнь, 1978; Охапкин и др., 2015), водохранилищ (Паутова, Номоконова, 1994; Охапкин, 1994; Корнева, 2008; Митропольская, 2009; Корнева, 2009; Корнева, 2015) и озер (Гусев, 2007; Беляков и др., 2020; Охапкин и др., 2022). Особую ценность при этом имеют работы, позволяющие проследить структурные изменения фитопланктона рек до и после создания водохранилищ (Охапкин, 1997). При этом основное внимание исследователей обращалось на определение общих черт фитопланктонных сообществ рек и тенденции их изменения на фоне динамики климата и антропогенного пресса. Отмечалось, что для крупных рек бореальной зоны характерно доминирование по биомассе крупноклеточных диатомовых водорослей (виды родов *Melosira*, *Aulacoseira*, *Asterionella*) при лидировании по численности зеленых водорослей.

Исследования фитопланктона р. Камы, самого крупного левобережного притока р. Волги, начаты до периода создания каскада водохранилищ (Штина, 1941). Фитопланктон характеризовался доминированием диатомей, среди которых преобладали *Melosira italica* (Ehrenb.) Kütz., *M. granulata* (Ehrenb.) Ralfs, *Asterionella formosa*, при участии зеленых водорослей. После создания Куйбышевского и Камского водохранилищ (1952-1957 гг.) в структуре фитопланктона подпёртых участков реки произошли перестройки, связанные с развитием и доминированием цианопрокариот (*Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.). Планктонные фитоценозы после создания Камских водохранилищ вступили в фазу экзогенной сукцессии, скорость и направленность которой определяется в основном хозяйственной деятельностью человека и её интенсивностью (Охапкин, 1981; Андросова, 1983; Экология фитопланктона..., 1989; Кузнецов, 1993; Тарасова, 2010; Беляева, 2022).

Р. Вятка – типичная равнинная река, не подвергнутая гидростроительству и не имеющая на берегах источников сильного загрязнения (Штина, 1992). Фитопланктон р. Вятки изучался с 1935 г. путем планомерных стационарных исследований, позволивших проследить изменения таксономического состава и структурных показателей альгоценозов (Штина, 1997). Фитопланктон охарактеризован как типично речной, с доминированием крупноклеточных диатомей (*Melosira* spp., *Aulacoseira* spp., *Asterionella* spp., *Cyclotella* spp., *Stephanodiscus* spp.) в течение вегетационного периода, при массовом развитии золотистых водорослей (*Dinobryon* spp., *Synura* spp.) в весенних и осенних ценозах и высоким разнообразием десмидиевых водорослей (*Closterium* spp., *Cosmarium* spp., *Staurastrum* spp.), связанным с особенностями территории водосбора. За последние 60 лет (1935-1997) произошли существенные изменения состава фитопланктона, выраженные в преобладании «протококковых» групп водорослей, преобладанием различных одноклеточных и колониальных групп зеленых водорослей, исчезновением типичных доминантов (*Asterionella* spp.) речного планктона. Повышение доли мелкоклеточных видов в сложении фитопланктона и летнее «цветение» воды, вызванное синезелёными водорослями (*Anabaena* spp., *Aphanizomenon* spp.) считается автором как признак эвтрофикации водотока (Штина, 1992, 1997).

Р. Шексна – левобережный приток р. Волги, в 1963-1964 гг. подвергнутый гидростроительству. С точки зрения генезиса фитопланктона водоток можно отнести к типу рек озёрного влияния, поскольку основными очагами формирования планктона выступали и выступают озёра Белое и Сиверское (Кордэ, 1974). Автором обсуждается вопрос о стойкости озёрного планктона в речном течении. В р. Шексне до образования водохранилища активные динамические процессы приводили к формированию характерного для нижнего течения реки обособленного планктона, с доминированием диатомовых водорослей, при снижении роли других групп водорослей (Кордэ, 1974). После зарегулирования стока пространственное распределение фитопланктона изменилось (Кузьмин, 1966), что проявлялось в трансформирующей роли речной

сети, в изменении состава и обилия фитопланктона, а также в интенсивном развитии летнего фитопланктона (Кузьмин, 1971; Баканов и др., 2002). В последние годы отмечается увеличение общего видового богатства, изменение размерной структуры сообществ, развитие в планктоне безгетероцитных синезелёных водорослей и интенсификация инвазийных процессов (Корнева, 2002, 2014, 2015).

Средние по протяженности водотоки изучены хуже. Для них можно отметить преобладание во флоре видов зелёных и диатомовых водорослей, при доминировании по биомассе диатомей (Тарасова, 2008 а,б;). Р. Большая Кокшага – левобережный приток р. Волги, протекающий на территории Кировский области и Республики Марий Эл. Развитие фитопланктона характеризовалось средним уровнем продуктивности (среднесезонная биомасса фитопланктона составляла 0.7 мг/л). В устьевом участке реки отмечено «цветение» синезелёных водорослей (Тарасова, 2008а). В р. Илеть также характерно преобладание в планктоне зелёных и диатомовых водорослей, при средней биомассе 1.2 мг/л. В устьевом участке реки наблюдалось развитие инвазийного вида *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge, где он входил в состав доминирующего по численности и биомассе комплекса видов водорослей (Тарасова, 2008б).

Для бореальной зоны характерно наличие большого количества малых притоков, степень изученности которых незначительная (Фролова, 2004; Воденеева, 2006; Воденеева и др., 2007). По химическому составу вод малые реки Ярославской области относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группе со средней и повышенной минерализацией (в пределах 127-427 мг/л). Цветность вод изученных рек варьировала от 37 до 164° платино-кобальтовой шкалы, а среднесезонные величины pH изменялись от 7.2 до 8.2 (Фролова, 2004). По количеству биогенов, определяющих уровень продуктивности водотоков, данные реки являлись мезотрофными. Фитопланктон исследованных водотоков сформирован, в основном, диатомеями (46,5% таксонов рангом ниже рода) и зелёными водорослями (36%), при участии цианопрокариот (10.5%), золотистых (3.1%) и эвгленовых (1.5%) водорослей. Основу фитоценотической структуры

исследованных рек бассейна Верхней Волги создавали диатомеи *Stephanodiscus* и *Aulacoseira, Melosira varians* C. Agardh, а также виды родов *Cyclostephanos*, *Cyclotella, Fragilaria, Asterionella, Diatoma*, *Amphora*, *Cocconeis*, *Cymatopleura*, *Navicula, Nitzschia, Pinnularia* и *Surirella*. Зеленые водоросли родов *Scenedesmus, Coelastrum, Dictyosphaerium, Pediastrum* составляли основу численности речного фитопланктона в летний период, уступая по биомассе диатомовым (Фролова, 2004).

Таким образом, можно отметить, что условия формирования речного стока и особенности видового состава фитопланктона значительно отличаются для рек, протекающих в разных подзонах бореальной зоны, что обусловлено различным геоморфологическим строением территорий водосборов, составом слагающих пород, степенью залесенности, заболоченности, озёрности и уровнем антропогенного воздействия. Общими чертами химического состава вод рек севера бореальной зоны были невысокая минерализация вод, гидрокарбонатно-кальциевый состав, высокое содержание растворенного органического вещества и кремния, постоянное присутствие закисного железа и низкое содержание биогенных элементов, прежде всего минерального фосфора.

Водосборы рек юга бореальной зоны сложены осадочными породами. Минерализация вод в них значительно выше, чем в северных реках (52-150 мг/л), pH в пределах 6-7.8. Отмечено, что данные водотоки отличаются более высокими показателями флористического разнообразия и значениями продуктивности фитопланктона (Кулизин и др., 2021). Флористический состав большинства рек бореальной зоны характеризовался схожим набором доминирующих групп, при их разном соотношении. Таким образом, определяющую роль в формировании фитопланктона рек бореальной зоны играют температура, геоморфология бассейна, сезонные режимы стока, скорость течения, наличие озер, болот и лесов.

1.3. История исследования фитопланктона изученных левобережных притоков р. Волги

Исследования фитопланктона р. Ветлуги были начаты с середины 50-х годов прошлого века. Приймаченко А.Д. (1966) отмечает, что главную роль в сложении биомассы фитопланктона (средние значения составляли 1.74 г/м^3) устья р. Ветлуги играют диатомовые (порядка 68% от общей биомассы), с преобладающим видом *Melosira distans*[1] (Ehrenb.) Kütz. и зелёные (22%) водоросли. Численность изменялась от 1.59 до 4.28 млн кл/л., а биомасса – от 0.5 до 1.74 г/м^3, т.е. близка к биомассе (1.5 г/м^3), указанной для августа 1957 г.

В 1966 году альгологические исследования р. Ветлуги были проведены В.И. Есыревой и Г.А. Юловой с целью определения флористического состава водорослей. Обследование реки проводилось в летнюю межень в среднем и устьевом участках реки. За исследованный период в фитопланктоне отмечено 97 таксонов, из них планктонных – 30 и эпифитно-донных – 67. Основной фон растительного планктона составляли истинно-планктонные виды из диатомовых – *Asterionella formosa*, *Melosira italica*, *Melosira granulata*, *Fragilaria crotonensis*; из зеленых – *Pediastrum duplex* Meyen; из синезеленых – *Anabaena scheremetievi* f. *recta* Elenkin. В планктоне также отмечены *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Bergh, *Volvox globator* Ehrenb., *Pandorina charkowiensis* Korschikov, *Melosira arenaria* A.H. Moore. У берегов, заросших водными растениями, толща воды обогащалась эпифитными видами диатомовых (*Melosira varians*, *Epithemia argus* var. *alpestris* (W. Sm.) Grunow, *Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müll., *Synedra ulna*, *Gomphonema olivaceum* и синезеленых (*Rivularia aquatica* de Wild., *Gloeotrichia natans* Rabenh. ex Bornet & Flahault, *Calothrix stagnalis* Gomont) водорослей. Вниз по течению реки в местах перекатов развивались в массе нитчатые водоросли – *Spirogyra* spp. и *Mougeotia* spp. (Есырева, Юлова, 1968).

На основании альгологического анализа по индикаторным организмам, проведенного в 1968 г., устье р. Ветлуги можно охарактеризовать как β-

[1] В главе 1.3 названия таксонов приведены без учета современных изменений

мезосапробную зону. В целом, можно отметить, что к 1971 году для р. Ветлуги имелись данные только о видовом составе фитопланктона по течению реки и неполный ряд сведений о его динамике (Охапкин, 1984).

В середине 1970-х годов XX века исследования фитопланктона р. Ветлуги были продолжены Охапкиным А.Г. от места впадания р. Большая Какша до устья. Пробы были отобраны с 16 станций, расположенных по руслу реки и на наиболее крупных притоках (рр. Большая и Малая Какша, Вол, Лапшанга, Уста, Белая, Юронга, Черная, Люнда). В условиях турбулентного перемешивания при незначительных глубинах реки и сильном течении пробы воды отбирались только с поверхностного горизонта. В фитопланктоне р. Ветлуги было обнаружено 139 видов, разновидностей и форм водорослей, с преобладанием зелёных (62 таксона) и диатомовых (42) водорослей, при участии эвгленовых (12) и золотистых (11). Отмечено, что летний планктон в видовом отношении богаче весеннего, особенно за счет развития зелёных водорослей. Весной развивались диатомовые и золотистые водоросли. В планктоне обильны бентосные и литоральные виды, что было отмечено ранее другими исследователями (Есырева, Юлова, 1968). Основу численности и биомассы фитопланктона реки в весенний период составляли диатомовые водоросли. Численность фитопланктона на всех станциях была примерно одинаковая и редко превышала 1.0 млн. кл/л. Биомасса же колебалась от 0.3 до 1.79 г/м^3, при средних значениях 0.69 г/м^3. Основу биомассы составляли виды, характерные для бентоса и обрастаний (*Synedra ulna*, *Melosira varians*, виды рода *Navicula*). Автором отмечена тенденция к снижению биомассы вниз по течению реки от Красных Баков до устья. По сравнению с основным руслом реки, фитопланктон притоков, как в качественном, так и в количественном отношении (0.28-1.27 г/м^3), несколько беднее. Летом происходила не только смена доминантов, но и увеличение общей численности фитопланктона. В осенних ценозах доминировали зелёные, диатомовые и золотистые водоросли. Общая численность фитопланктона варьировала от 0.9 до 3.5 млн. кл/л, а биомасса – от 0.1 до 0.5 г/м^3. Преобладающими видами являлись *Chrysococcus biporus* Skuja (0.13 г/м^3), *Melosira distans* (Охапкин и др., 1980).

Оценка сапробности показала, что весной Ветлуга может быть отнесена к β-мезосапробной зоне (индексы сапробности изменялись по численности от 1.82 до 2.27, по биомассе – от 1.71 до 2.03), а летом – к β-мезо-олигосапробной и олигосапробной (по численности 1.36-1.83, по биомассе – 0.68-1.89). Повышение значений уровня органического загрязнения отмечено ниже населенных пунктов, а также в устьевых участках некоторых притоков, которые относились к β-α-мезосапробной зоне (Охапкин и др., 1980).

В середине 1980-х годов фитопланктон р. Ветлуги диатомово-зелёный (Охапкин, Юлова, 1987). В среднем течении отмечено преобладание зелёных (66% средней за вегетационный период биомассы фитопланктона) и диатомовых (30%) водорослей. Сезонное развитие фитопланктона характеризовалось наличием трёх максимумов биомассы. Ранневесенний подъём формировал *Thorakomonas irregularis* Korshikov, развивающийся подо льдом. В летнюю межень показано доминирование диатомей (виды рода *Stephanodiscus*, *Aulacoseira distans*, *A. ambigua*, *Melosira varians*, *Navicula radiosa* Kütz., *Navicula* spp.) при участии зеленых водорослей. По количественным характеристикам река Ветлуга характеризовалась как слабо мезотрофная (Охапкин, 1994).

Таким образом, в изучении фитопланктона р. Ветлуги можно отметить два периода. До зарегулирования р. Волги у г. Чебоксары максимальная биомасса фитопланктона в р. Ветлуге отмечалась в летний сезон в основном за счет вегетации диатомей. После зарегулирования стока (с 1981 г.) р. Волги в среднем и нижнем течении р. Ветлуги наблюдалось повышение продуктивности диатомей, особенно в весенних и осенних альгоценозах, при развитии цианопрокариот в период летней межени в устье.

Изучение фитопланктона р. Керженец было начато с середины 50-х годов прошлого века с целью выявления состава водорослей (Есырева, Юлова, 1972). Более детальные исследования проводились в 80-90-е годы (после создания Чебоксарского водохранилища) в устье и среднем течении реки (р. Керженец) (Охапкин, 1997), а также после создания Керженского заповедника – 90-е годы по

настоящее время (рр. Керженец и Вишня) (Охапкин и др., 2004; Воденеева, 2006; Воденеева и др., 2007; Воденеева и др., 2014).

В устьевом участке р. Керженец в середине 80-х годов планктонные альгоценозы характеризовались разнообразием состава преобладающих в разные годы видов и высокими значениями численности и биомассы. Отмечено, что создание Чебоксарского водохранилища способствовало увеличению продуктивности планктона и усилению «цветения» вод. Сообщества фитопланктона в эти годы по значениям биомассы характеризовались как монодоминантные, реже полидоминантные (Охапкин, Юлова, 1987; Охапкин, 1994). В периоды высоких значений численности и биомассы преобладали диатомовые и синезелёные водоросли. Основу планктонных альгоценозов формировали *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Melosira italica*, *Stephanodiscus hantzschii*, мелкоклеточные виды рода *Stephanodiscus*, при сопутствии *Aphanizomenon flos-aquae*, *Melosira granulata*, *Microcystis aeruginosa* и *Skeletonema subsalsum*. В период летней межени отмечено формирование монодоминантных сообществ *Aphanizomenon flos-aquae – Microcystis aeruginosa.* В период пониженных значений численности и биомассы (конец летней межени) состав фитопланктона формировался преобладанием вольвоксовых (*Chlamydomonas* spp.), динофитовых (*Glenodinium* spp.) и диатомовых (*Cyclotella meneghiniana,* виды рода *Stephanodiscus*) водорослей.

Общая численность фитопланктона колебалась от 2.1 до 100.3 млн кл./л. в разные годы исследований. Отмечено, что соотношение основных групп фитопланктона очень сильно варьировало, при доминировании зелёных и диатомовых водорослей. Биомасса водорослей в устьевом участке была высокой и на 12-80% состояла из диатомей, однако в отдельные годы отмечено развитие цианопрокариот, достигающее уровня «цветения» (50-83% от общей биомассы) (Охапкин, 1994).

Фитопланктон среднего течения р. Керженец в средине 80-х годов отличался незначительной продуктивностью (1.23 г/м^3 в среднем) с преобладанием диатомовых и зелёных водорослей. В период исследований отмечено два

заметных подъема вегетации: в 1985 г. зарегистрировано появление и вегетация рафидофитовых (*Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing, биомасса достигала 6.0 г/м^3) и в 1987 г. подлёдная вегетация зеленых (*Thorakomonas irregularis*, 1.2 г/м^3), при участии золотистых (*Chrysococcus rufescens* Klebs, 0.52 г/м^3) водорослей (Охапкин, 1997). В период летней межени показано развитие диатомовых (*Melosira varians*, виды рода *Navicula*, *Nitzschia*, *Fragilaria*, *Surirella*) и криптофитовых (*Cryptomonas* spp., *Chroomonas* spp.) водорослей, с незначительными показателями биомассы. В осенний период биомасса фитопланктона не превышала 0.15 г/м^3, при доминировании *Melosira varians*.

Изучение фитопланктона р. Вишня, как крупного притока р. Керженец, проводилось с момента организации исследований флоры Керженского заповедника. В немногочисленных работах (Охапкин, 2004; Воденеева, 2006; Воденеева и др., 2007) было показано преобладание в таксономическом составе представителей отдела Euglenophyta (в основном за счет видов рода *Trachelomomas*), при низких показателях количественного развития фитопланктона (биомасса достигала 0.5 г/м^3).

Таким образом, важнейшим элементом природного ландшафта Волжского бассейна являются слабо трансформированные, низко минерализованные водотоки и водоемы, расположенные среди заболоченных местообитаний, которые наиболее чувствительны к воздействию природных и антропогенных факторов (Корнева, 2009). Актуальность настоящего исследования заключается в многолетнем изучении структурной организации автотрофного звена планктонных сообществ в разнотипных водотоках, что будет способствовать дальнейшему развитию представлений об изменениях водных сообществ в ходе сукцессии, обусловленных воздействием как природных, так и антропогенных факторов. Немногочисленные обобщающие сведения о составе и структуре фитопланктона рек левобережья Волги уже позволили выявить ряд изменений в количественных показателях развития, структурные перестройки альгоценозов и сукцессионные смены, происходящие в водоемах (Охапкин и др., 2022) и водотоках (Кулизин и др., 2021) левобережного Заволжья. Отмечена

интенсификация инвазионных процессов – проникновение и натурализация как планктонных видов (*Thalassiosira incerta* Makar., *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing, *Unruhdinium kevei* (Grigorszky & F.Vasas) Gottschling (Воденеева и др., 2016)), так и представителей бентоса – *Plagiotropis lepidoptera* (W.Gregory) Kuntze (Охапкин и др., 2016).

Глава 2. Материалы и методы исследования

Отбор проб фитопланктона. Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные с трех морфологически различных рек левобережья Средней Волги: р. Ветлуга (большая), р. Керженец (средняя) и р. Вишня (малая) в период 1970-2019-х гг. Отбор проб осуществлялся общепринятыми методами (Методика…, 1975; Федоров…, 1979) на следующих основных стационарных станциях: ст. 1 – р. Ветлуга, пос. Варнавино (2010 г.); ст. 2 – то же, пос. Красные Баки (1987 г.); ст. 3 – то же, д. Чернышиха (2014, 2016, 2018 гг.); ст. 4 – то же, устье (1972-1979 гг.); ст. 5 – р. Керженец, д. Хахалы (1987 г.); ст. 6 – то же, пос. Пионерский (1985 г.); ст. 7 – то же, пос. Рустай (2008, 2014, 2016, 2018, 2019 гг.); ст. 8 – то же, устье (1972-1979, 1981-1990 гг.); ст. 9 – р. Вишня, устье (2002, 2016 гг.) (рисунок 2.1.).

Исследования 1977-1979 гг. и 1981-1990 гг. осуществлялись в приустьевых участках рек Ветлуга и Керженец, в 1985 и 1987 гг. – в их среднем течении (станции 2, 5, 6) в основном посезонно (весна, лето, осень). Ежедекадный отбор проб в период открытой воды осуществлен в период 2010-2018 гг. на р. Ветлуге (ст. 3) и в 2008-2019 гг. на р. Керженец (ст. 7). Кроме того использованы архивные данные ГПБЗ «Керженский» за 1994-1997 и 2000-2002 гг. по рр. Керженец и Вишня (ст. 7, 9), полученные Е.Л. Воденеевой.

Исследования пространственного распределения фитопланктона р. Ветлуги были проведены на 15 станциях в период с 2018 по 2019 гг. на участке, начиная с верховья реки (д. Притыкино, Костромская обл.) и до устья (пос. Юрино, республика Марий Эл).

Отбор проб на стационарных постах проводился на одной станции, с периодичностью 7-14 дней, путем зачерпывания поверхностного слоя воды емкостью, объем которого доводился до 0.5 л. Всего было собрано и обработано 296 количественных и качественных проб фитопланктона. Кроме того, для анализа были использованы архивные данные по исследуемым водотокам (161 проба).

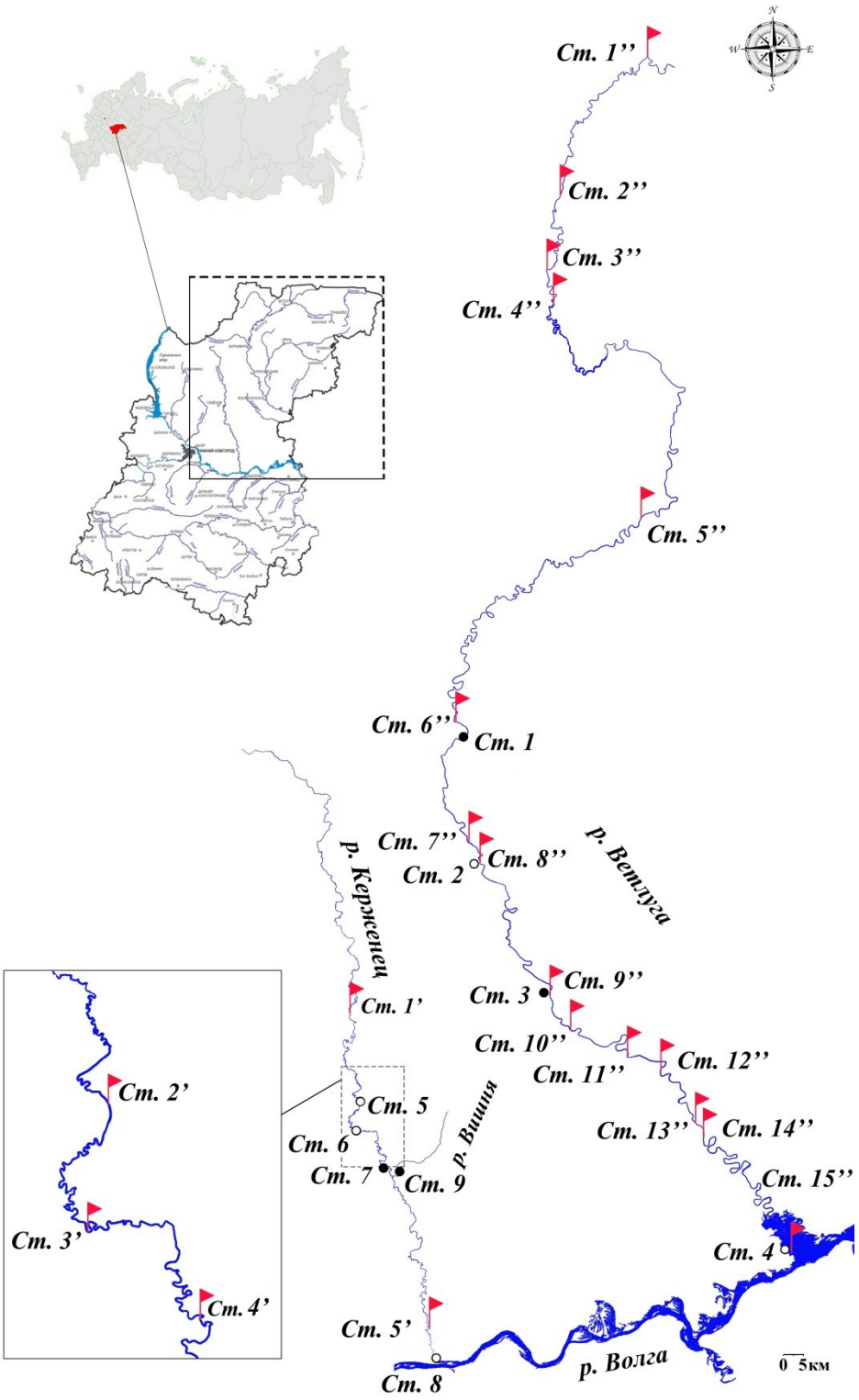


Рисунок 2.1. Карта-схема исследованных водотоков с отметками станций отбора проб фитопланктона (незаштрихованные точки – станции отбора проб в 1970-1990 гг., заштрихованные точки – 2008-2019 гг., флажки – маршрутная съемка в 2018-2019, 2021 гг.)

Параллельно с отбором проб фиксировались показатели pH, температуры, электропроводности воды. Температура воды и показатель pH измерялись с помощью pH-метра Testo 206 pH1 и pH-метра/милливольтметра портативного МАРК-901, электропроводность – кондуктометром МАРК 603/1. Пробы на месте фиксировались 40%-м йодно-формалиновым раствором в соотношении 1:10 и, т.о., доводились до концентрации 4%, или раствором Люголя, после чего этикетировались в соответствии с правилами и отстаивались в тёмном месте в течение 10 дней.

Обработка проб проводилась согласно общепринятой методике: сначала методом седиментационного сгущения фитопланктона, а затем путем фильтрации супернатанта через мембранные фильтры «Владипор» – мембраны типа МФАС-М с диаметром диска 35 мм и размером пор порядка 2 мкм. Объем пробы доводили до 5 мл. (Методика…, 1975).

Сбор проб для метабаркодинга осуществлялся на 10 станциях по течению р. Ветлуга летом (02.07) и осенью (14.10) 2021 г. и на р. Керженец – 13.06 и 23.10.2021 г. Всего с данных водотоков было собрано 10 проб. Пробы были немедленно заморожены по приезду в лабораторию.

Идентификация видов водорослей. Основываясь на определении понятия «фитопланктон» Н.Н. Воронихина (1950), учитывались все виды водорослей, встречающиеся в толще воды (Кузьмин, 1975). Идентификация водорослей, определение их размерных характеристик и подсчет клеток осуществлялись с использованием светового микроскопа MEIJI серии MT 4000 (окуляры с увеличением 10х, объектив 100х (суммарное увеличение 1000х)), и иммерсионного масла MEIJI TECHNO. Измерение клеток проводилось с помощью окуляр-микрометра. Изучение состава диатомовых водорослей проводилось с использованием микроскопа Carl Zeiss Axioscope, оснащенного иммерсионным объективом (×100, n.a. 1.4, дифференциальный интерференционный контраст [DIC]), с камерой Axio Cam ERc 5s в Институте физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН (г. Москва).

Идентификация видов осуществлялась с помощью следующих руководств: «Определитель пресноводных водорослей СССР» (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Киселёв, 1954; Матвиенко, 1954; Мошкова, Голлербах, 1986; Попова, 1955; Дедусенко-Щёголева и др., 1959; Дедусенко-Щёголева, Голлербах, 1962; Паламарь-Мордвинцева, 1982); «Флора споровых растений СССР» (Косинская, 1960; Попова, 1966); «Определители водорослей Украины» (Асаул, 1975; Матвиенко, Литвиненко, 1977; Матвиенко, Догадина, 1978; Мошкова, 1979; Ветрова, 1986; Царенко, 1990); «Диатомовые водоросли СССР» (1988, 1992); «Динофитовые водоросли Украины» (Крахмальный, 2011); «Определитель диатомовых водорослей России» (Куликовский и др., 2016), «Cyanoprokaryota, Suβwasserflora von Mitteleuropa» (Komarek, Anagnostidis, 1998; 2005); «Золотистые водоросли Севера России» (Волошко, 2017). Наименование таксонов диатомовых водорослей в основном приводилось по работам Краммера и Ланге-Берталота (Krammer K., Lange-Bertalot 1991a, 1991b; Lange-Bertalot, 2013), – синезеленых – по работе Комарека и Анагностидиса (Komarek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komarek, 2013). Наименование таксонов и деление альгофлоры на отделы дается согласно базе данных Algaebase (Guiry, Guiry, 2022).

Особые методы изготовления препаратов применялись при изучении представителей отдела *Bacillariophyta*, систематика которых базируется на структуре клеточных покровов. При подготовке диатомей к микроскопированию требовалось уничтожение всех органических веществ, затемняющих структуру панциря. Это достигалось путем кипячения в пергидроле (Куликовский и др., 2016). При приготовлении препаратов диатомовых водорослей часть просмотренной пробы перенесли в стеклянные стаканы (объем 50 мл), залили перекисью водорода (концентрация 37%) и кипятили, накрыв стаканы часовым стеклом, в течение 5 часов. После провели промывку материала дистиллированной водой (при помощи вакуумного насоса оттягивали до 80% жидкости и снова заливали дистиллированной водой). Промывку проводили 5 раз. Суспензию, содержащую очищенные створки, нанесли на покровное стекло и высушили при комнатной температуре. Постоянные препараты диатомовых

водорослей фиксировали в оптическую среду Naphrax®. Для определения систематической принадлежности диатомей было изготовлено около 100 постоянных препаратов.

Видовой состав центрических диатомовых изучен с применением сканирующего электронного микроскопа JSM-6510LV в Центре коллективного пользования (ЦКП) электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Освобождение створок диатомей от органических веществ проводили методом холодного сжигания (Методика…, 1975).

Видовой состав чешуйчатых золотистых водорослей был изучен на основе количественных проб фитопланктона. Для изучения чешуек пробы отмывали от йодно-формалинового фиксатора, 4-5 мин прожигали в серной кислоте с бихроматом калия (Методика …, 1975), отмывали с помощью дистиллированной воды. Осадок помещали на сетки, покрытые формваровой пленкой (EMS FF200-Cu-50, Electron Microscopy Sciences). Пробы просматривали с использованием трансмиссионного электронного микроскопа JEM-1011 в ЦКП электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН (п. Борок) (Kulizin et al., 2021). Идентификация чешуек золотистых водорослей проводилась с использованием современных определителей и отдельных таксономических статей и сводок (Волошко, 2017; Škaloud et al., 2012; Škaloud et al., 2013; Němcová et al., 2013).

При идентификации панцирных динофлагеллят использовали методику просветления и расщепления теки реактивом, содержащим щелочь и активный хлор (жавелевая вода), с последующим подкрашиванием швов анилиновыми красителями или растворами, содержащими йод (Крахмальный, 2001, 2011).

Молекулярно-генетические исследования и метабаркодинг. Важнейшим этапом настоящего исследования являлось изучение и идентификация инвазийных видов водорослей с использованием молекулярно-генетических методов. Для выделения ДНК несколько (порядка 10) живых клеток из пробы с помощью микропипетки перемещали в пробирку с небольшим количеством стерильной воды во избежание осушки образца. Пробирку замораживали при -

20°C для разрушения клеток. Далее добавляли 30 мкл раствора для выделения ДНК – InstaGene фирмы BioRad (USA). Для достижения температуры реакционной смеси, равной 99°C, использовали термостат «Гном» (Россия). Амплификация кодирующего региона V4 гена 18S рДНК и межгенных транскрибирующих спейсеров ITS1 и ITS2 рДНК, а также протеин-кодирующего гена *rbc*L хпДНК проводилась с помощью полимеразной цепной реакции (далее ПЦР). Реакционная смесь для проведения ПЦР, объемом 15 мкл на пробу, содержала: 3 мкл ДНК, 3 мкл готовой смеси для ПЦР ScreenMix («Евроген», Россия), по 0.05 мкл прямого праймера производства «Евроген» (Россия) и деионизованную воду. Амплификация региона V4 проводилась парой праймеров D512 и D978 (Zimmermann et al., 2011), фрагмента хлоропластного гена у диатомовых водорослей – парой праймеров *rbc*L66 (Tankovic et al., 2018) и *rbc*L 1255 (Alverson et al., 2007). Фрагмент рибосомального кластера, содержащий внутренние транскрибируемые спейсеры ITS1 и ITS2 рДНК, был амплифицирован с помощью праймеров ITS1 и ITS4 (White et al., 1990). Амплификация была проведена при следующих условиях: начальная денатурация – 5 мин. при 95°C, далее – 35 циклов денатурации при 94°C (30 с), отжига при 52-57°C (30 с) и элонгации при 72°C (50-80 с), и финальной элонгации при 72°C (10 мин) в термоциклере T100 Thermal Cycler («Bio-Rad», USA). Контроль результатов ПЦР осуществляли путем электрофореза продуктов ПЦР (3 мкл каждой пробы) в 1.6% агарозном геле в 1.6х TAE буфере (Tris-acetate-EDTA), окрашивания SYBR Safe («Bio-Rad», USA) и фотографирования в проходящем ультрафиолетовом свете в системе гель-документации GelDoc XR («Bio-Rad», USA). Очистка ПЦР-продуктов осуществлялась с помощью смеси ферментов термостабильной щелочной фосфатазы (FastAP), экзонуклеазы (Exonuclease I) производства «Thermo Fisher Scientific» (USA) и воды в соотношении 0.5:1, из расчета 1.5 мкл ферментативной смеси на 5 мкл продуктов ПЦР. Реакцию ферментативной очистки проводили в амплификаторе T100 Thermal Cycler («Bio-Rad», USA) по программе: 37°C – 30 мин, 80°C – 15 мин, охлаждение до 4°C. Для реакции секвенирования применяли набор BigDye® Terminator v3.1 Cycle

Sequencing Kit («Applied Biosystems», USA), в качестве праймеров использованы сначала прямая, а затем обратная последовательности, указанные для ПЦР. Амплификацию проводили в термоциклере Bio-Rad T100 Thermal Cycler (USA). Очистку продуктов реакции секвенирования от непрореагировавших меченых нуклеотидов осуществляли с помощью набора BigDye® XTerminatorTM Purification Kit («Applied Biosystems», USA). Полученные нуклеотидные последовательности собирались и визуально проверялись по хроматограммам в программе FinchTV Version 1.4.0. (Geospiza, USA). Данные о секвенированных нуклеотидных последовательностях локусов сравнивали с существующими последовательностями в генетической базе данных NCBI (National Center for Biotechnology Information) посредством системы автоматического on-line выравнивания NCBI BLAST (Johnson et al., 2008) на сайте NCBI (http://www.ncbi.com).

Выделение ДНК из проб на метагеномные исследования осуществлялось после предварительной разморозки и центрифугирования проб фитопланктона. Для выделения ДНК использовались наборы Qiagen Blood & Tissue Kit. Выделение проходило согласно протоколу производителя. Амплификация вариабельных регионов осуществлялась с помощью специфических праймеров: V9 18S BoenF: 5’- GTACACACCGCCCGTC-3’ и ITS2_broad: 5’-GCTGCGTTCTTCATCGWTR-3’ (Boenigk et al., 2018; Bock et al., 2020). Эти праймеры охватывают изменчивый регион V9 18S рДНК и полностью ITS1, что позволяет использовать их как для филогенетического анализа по участку 18S рДНК, так и для видовой идентификации водорослей, поскольку в настоящее время для большинства групп водорослей требуются данные по участкам ITS. Качество полученных образцов геномной ДНК было проверено на электрофорезе в агарозном геле. Полученные образцы ДНК были переданы в компанию Евроген (г. Москва) для последующего секвенирования. Подготовка библиотек к секвенированию проводилась в соответствии с протоколом, описанным в руководстве «16S Metagenomic Sequencing Library Preparation» (Part # 15044223 Rev. B; Illumina). После получения ампликонов библиотеки были очищены и

смешаны с помощью SequalPrep™ Normalization Plate Kit (ThermoFisher, Cat # A10510-01). Контроль качества полученных пулов библиотек был проведен с помощью системы Fragment Analyzer, количественный анализ - при помощи qPCR. Каждый пул библиотек был секвенирован на Illumina MiSeq (длина прочтений - 300 п.о. с двух сторон фрагментов) с использованием реактивов MiSeq Reagent Kit v3 (600 cycles). Файлы FASTQ были получены с помощью ПО bcl2fastq v2.17.1.14 Conversion Software (Illumina). После фильтрации данных было получено 1 231 364 чтения. Для контроля параметров секвенирования использовалась библиотека фага PhiX. Большая часть прочтений, относящаяся к фаговой ДНК, была удалена в процессе демультиплексирования. Однако, в конечных данных допустимо присутствие небольшого количества прочтений, соответствующих фагу. По результатам секвенирования отрицательного контроля исключены из анализа образцы с количеством чтений менее 500. Сортировка по пробам (демультиплексирование) проводилась в компании Евроген (г. Москва). Оценка качества прочтений проведена с помощью программы FastQC. Биоинформатическая обработка данных проводилась инструментами QIIME2. Для очистки, сшивки, денойзинга, дерепликации и получения таксономических единиц (amplicon sequence variants (ASV)) использовали плагин DADA2. Таксономическую принадлежность прочтений определяли с помощью классификатора на основе SILVA с помощью плагина BLAST+ consensus taxonomy classifier. Далее отфильтровывали все нецелевые прочтения, оставляя только относящиеся к водорослям. Для анализа разнообразия сообществ водорослей использовали только вариабельный регион V9 18S рДНК.

Нуклеотидные последовательности выравнивались с помощью алгоритма ClustalW со стандартными параметрами в программе MegaX (Kumar et al., 2018). Построение филогенетического древа выполнено в программе MegaX (Kumar et al., 2018) с помощью метода присоединения ближайших соседей (Neighbor Joining (NJ)) с использованием 1000 бутстреп-повторов.

Подсчет количественных и качественных показателей развития фитопланктона. Анализ таксономической структуры фитопланктона

проводился методами, принятыми в сравнительной флористике (Шмидт, 1984). Для оценки флористического сходства ценозов использовался индекс биотической дисперсии (Koch, 1957). Сходство видового состава вычислено с помощью коэффициента Сёренсена (K_s) (Мэгарран, 1992; Шитиков и др., 2003):

$$K_S = \frac{2 \cdot j}{(a + b)},$$

где j – число видов, общих для двух сравниваемых проб; a – число видов первой пробы; b – число видов второй пробы.

Для количественной обработки фитопланктона использовалась счетная камера Нажотта, объемом 0,01 см^3. За счетную единицу принималась клетка. Пересчет численности производился по формуле:

$$N = \frac{n \cdot V1}{V2 \cdot w},$$

где N – число клеток в 1 см^3 воды, n - число клеток в камере, объемом 1 мм^3, $V1$ - объем концентрата пробы, $V2$ - объем камеры, w – объем профильтрованной воды. Если объем профильтрованной воды и концентрата постоянны (w=500 см^3, $V1$=5 см^3), то формула приобретает вид: $\boldsymbol{N = n \times 10}$ (Экологический…, 1995).

Биомасса отдельных видов фитопланктона рассчитывалась по методике, описанной в работе Корневой Л.Г. (1993) с использованием таблиц объемов различных геометрических фигур Кузьмина Г.В. (1984). Определялся средний объем клетки каждого вида в каждой пробе путем измерения 20-30 клеток и вычисления среднего размера. Измерение каждой из встреченной и определенной в планктоне клетки проводилось с использованием окуляр-микрометра, цена деления которого определялась с использованием объект-микрометра. Плотность клетки принималась равной единице, форма клетки приравнивалась к форме геометрического тела. Подавляющее большинство видов водорослей имели форму шара (*Chlorella vulgaris* Beij.), эллипсоида (род *Scenedesmus*), двух сопряженных конусов (род *Monoraphidium*), параллелепипеда (*Tetraedron minimum* A. Braun (Hansg.)) и др. Объемное выражение биомассы рассчитывалось

при умножении среднего объема клеток вида на число клеток в пробе. Найденный объем клетки в микрометрах (мкм) умножался на ее численность. Биомасса выражалась в г/м^3 с точностью до 0.1-0.01 г/м^3 (Экологический…, 1995).

По средним за сезон значениям биомассы фитопланктона определяли трофность водоема, при этом использовалась классификация И.С. Трифоновой (1990) и шкала трофности С.П. Китаева: биомасса < 1 г/м³ – олиготрофный тип водоема; 1-5 г/м³ – мезотрофный; 5-10 г/м³ – эвтрофный; > 10 г/м³ – высокоэвтрофный водоем.

Проанализирована динамика доминирующих видов в составе альгоценозов, за которые принимали виды с биомассой 10% и более от общей биомассы фитопланктона в пробе, а также содоминирующих таксонов (с биомассой 5% и более от общей). Для характеристики доминирования использовали показатель «частоты доминирования»:

$$DF = \frac{D}{F} \cdot 100,$$

где F – общее число обработанных проб, D – число проб, в которых биомасса данного вида составляла более 10%.

Порядок доминирования рассчитывался по формуле:

$$Dt = \frac{DF}{pF} \cdot 100,$$

где DF – частота доминирования, %; pF – частота встречаемости, % (Горбулин, 2012).

Оценка ценотической структуры фитопланктонных сообществ проведена с использованием традиционных индексов разнообразия Шеннона (H), меры выравненности Пиелу (E), индексов доминирования Симпсона (D) (Мэгарран, 1992), рассчитанных как по численности (H_N, E_N, D_N), так и по биомассе (H_B, E_B, D_B) отдельных видов фитопланктона, удельного видового богатства (n) – числа таксонов рангом ниже рода в единице объема воды (в пробе). Размерная структура альгоценозов оценивалась по среднему ценотическому объему клетки – отношению общей биомассы фитопланктона в пробе к его численности ($W_{ср}$), а также среднему арифметическому объему клетки ($V_{ср}$) водорослей в пробе.

Процесс расчета количественных показателей фитопланктона автоматизирован с помощью табличного процессора Excel.

При определении эколого-географической принадлежности водорослей планктона придерживались разработанных систем, принятых в биогеографии и экологии водорослей. По отношению к местообитанию приводились данные о приуроченности водорослей к какой-либо естественной экологической группировке (планктон, бентос, и т. д.). Галобность указана по системе Кольбе, предложенной для диатомовых водорослей А. И. Прошкиной-Лавренко (1953). Для оценки отношения видов к pH среды использовалась шкала, разработанная для диатомовых водорослей Хустедтом в понимании Н. Н. Давыдовой (1985).

Оценка качества вод. Качество воды исследуемых водоемов оценивалось с помощью индекса сапробности в модификации Сладечека (Sládeček, 1973), рассчитанного как по численности, так и по биомассе индикаторных видов фитопланктона. Индикаторное значение сапробности для отдельных видов приведено из «Унифицированных методов исследования...» (1975, 1977), а также работ Sládeček (1963, 1973; 1986), L. Kalbe (1973), R. Wegl (1983).

Выделение функциональных групп фитопланктона осуществлялось с использованием классификации Рейнольдца (1984, 2002), с модификациями Борикса (Borics et al., 2007). На основе выделения функциональных групп фитопланктона в работах Reynolds et al. (2002), Padisàk et al. (2006) был разработан Q индекс. Индекс рассчитывался по формуле:

$$Q = \sum_{i=0}^{n} PiF,$$

где Pi – доля биомассы i-ой функциональной группы в общей биомассе; F – коэффициент этой группы в исследуемом типе водоемов.

Величины индекса Q варьируют от 0 до 5 и могут быть переведены в 5-балльную систему классификации качества: 0-1 – плохое, 1-2 – низкое, 2-3 – посредственное, 3-4 – хорошее и 4-5 – высокое (Семенченко, Разлуцкий, 2011). Применение данного подхода в основном используется для оценки качества воды

озер (Padisak et al., 2006; Padisak, 2009). Для рек впервые апробировано использование данного подхода на примере водотоков Венгрии (Borics et al., 2007). В целом применение данного индекса исследователями показало, что изменение в соотношении функциональных групп в ответ на изменение концентрации биогенных элементов потенциально более показательно, чем отдельных видов или родов. Поэтому индекс сообщества является более чувствительным, по сравнению с индексом сапробности (Vodeneeva et al., 2019).

В работе были использованы данные отчетов о состоянии изученных водных объектов, выполненные сотрудниками ФГБУ «Верхне-Волжское УГМС» и фондовые материалы лаборатории ФГБУ «Государственный заповедник Керженский» по гидролого-гидрохимическим параметрам рр. Керженец и Вишня.

Статистические методы обработки данных. Для получения информации о соотношении числа видов и родов во флоре изученных рек использована зависимость Виллиса (Willis, 1949) с последующим построением гипербол виллисовского распределения. При анализе значимости межгодовых различий химических параметров среды использовался критерий Уилкоксона (*W*). Для изучения связи абиотических факторов среды и показателей развития фитопланктона использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_s) и регрессионный анализ. Для упорядочивания и классификации собранного материала применялся анализ главных компонент (*principal component analysis*, PCA), влияние факторов среды на изменения в структуре сообществ фитопланктона оценивалось с помощью анализа избыточности (*redundancy analysis*, RDA) (Шитиков, Розенберг, 2013). Дендрограммы иерархической кластеризации строили с использованием метода средней связи (Якимов и др., 2016).

Статистическую обработку результатов проводили в программах STATISTICA 12, в среде R (R Core Team, 2015) и MS Exel 2013. Рассчитывались средние значения (M), стандартные отклонения (m), доверительный интервал (*P*) определяемых параметров. В роботе обсуждались лишь достоверные различия ($p<0.05$).

Глава 3. Физико-географическая характеристика района исследования

Бассейн р. Волги расположен в пределах нескольких природно-климатических зон: северная часть бассейна – в пределах лесной зоны, преимущественно в подзонах южной тайги и смешанных хвойно-широколиственных лесов, южнее бассейн р. Волги пересекает лесостепную, степную зоны, полупустыню и пустыню в дельте (Волга …, 1978). В пределах бассейна Средней Волги проходит южная граница лесной зоны, которая на территории Нижегородской области долиной р. Волги разделяется на высокое Правобережье и низинное Левобережье, отличающихся геолого-геоморфологическими условиями, рельефом, почвенным и растительным покровом, климатом, гидрографией. Реки, протекающие в пределах бассейна Средней Волги, являются типично равнинными (Природа...,1974).

Исследуемые водотоки протекают по территории лесного Заволжья, занимающего всю левобережную часть Нижегородской области. Она представляет собой обширную пологоволнистую зандровую равнину Нижегородско-Марийского Заволжья в междуречье Керженца и Люнды (притока Ветлуги) постепенно опускающуюся к югу, в сторону долины р. Волги. Многочисленными левыми притоками разной протяженности (Узолой, Линдой, Керженцем, Ветлугой и др.) поверхность равнины расчленяется на ряд плоских междуречий с песчаными буграми, грядами и дюнами. Встречаются также древние ложбины, просадочные котловины и впадины (Природа...,1974; Фридман, Кораблева, 2001; Воденеева, 2006).

В Левобережье р. Волги широко распространены дерново-подзолистые почвы, сочетающиеся с дерново-глеевыми, болотно-подзолистыми и болотными (Почвы…, 1978). Почвы южного Заволжья преимущественно дерново-слабоподзолистые и формируются на песках, супесях, а также на легкосуглинистой и песчаной морене. В поймах рр. Ветлуги и Керженца залегают аллювиальные дерновые почвы (Харитонычев, 1978).

Левобережье р. Волги характеризуется преобладанием лесных ландшафтов, что определяет высокую степень лесистости (60-70%) водосборных площадей рек этой территории (Почвы…, 1978). Протяженность Нижегородской области с севера на юг, характер рельефа, почв, климата обусловили разнообразие ее растительного покрова. Изменения климата в разные периоды развития растительного покрова привели к формированию на территории Заволжья лесной зоны. Наличие лесов, часто заболоченных, существенно влияют на формирование химического состава поверхностных вод, в том числе на минерализацию вод и содержание ряда биогенов, а также гуминовых и фульвокислот (Природа...,1974). В период весеннего половодья и высоких летних паводков поверхностные воды контактируют с промытой почвой залесенных водосборов, что определяет их невысокую минерализацию. При выщелачивании продуктов разложения органических веществ лесной подстилки и верхнего горизонта почвы, воды обогащаются компонентами гумусового происхождения, что увеличивает цветность воды, снижает величины pH и уменьшает содержание ионов HCO_3^- (Качество…, 2021).

Исследованные водотоки (рр. Ветлуга, Керженец и Вишня) являются типично равнинными и берут начало, как и большинство рек левобережья, из лесов и болот. Протекают они по равнинной залесенной местности, имеют сильно извилистые русла, небольшие продольные уклоны, спокойное течение, неглубокие, хорошо разработанные долины с пологими склонами. В местах подмыва берегов склоны долин становятся крутыми, иногда обрывистыми. Водоразделы между реками часто выражены неясно. Поймы рек – двухсторонние, широкие; во многих местах они заболочены, покрыты лесом и кустарником, иногда открытые, луговые, почти ежегодно затапливаемые талыми водами. Реки по своему водному режиму относятся к восточно-европейскому типу с хорошо выраженным весенним половодьем. Основным источником питания рек является снежный покров (50-90% годового стока), дождевое питание составляет 2-15%, грунтовое 15-25% (Природа...,1974; Ресурсы поверхностных вод...., 1966, 1974).

Основные лимнологические показатели исследованных рек приведены в таблице 3.1.

Таблица 3.1.

Лимнологическая характеристика исследованных рек в сравнительном аспекте (по: Ресурсы поверхностных вод...., 1966, 1974; Охапкин, 1997)

Река	Тип	Длина, км	Площадь водосбора, км^2	Доля площади %			Продольный уклон, %	Скорость течения в межень, м/с	Объем годового стока, м^{3}х10^6	Расход, средний многолетний, м^3/с
				озер	болот	лесов				
Ветлуга	большая	889	39400	<1	<1	70	0.1	0.2-0.4	7350	233
Керженец	средняя	290	6140	<1	7	73	0.3	0.32	1010	31.9
Вишня	малая	27	250	0	-	-	-	-	-	-

Климатические особенности южно-таежной части бассейна средней Волги определяют запаздывание дат вскрытия рек от льда (вторая-третья декада апреля) в сравнении с реками Правобережья (таблица 3.2.). Вначале вскрываются малые и средние реки правобережья (начало апреля), затем Ока и Волга и, наконец, левобережные реки (Природа…, 1974; Охапкин, 1997; Воденеева, 2006).

Таблица 3.2.

Средние даты установления ледостава (1), вскрытия (2) и очищения рек ото льда (3) (по: Охапкин, 1997; Манкиш, Баянов, 2001)

Река	**Пункт**	**Годы наблюдений**	**1**	**2**	**3**
Ветлуга	р.п. Ветлужский	1960-1970* 2000-2019	16.XI 18.XI	17.IV 12.IV	21.IV 16.IV
Керженец	с. Хахалы	1932-1970* 2000-2019	16.XI 19.XI	17.IV 09.IV	18.IV 13.IV
Вишня	пос. Рустай	2016-2019	19.XI	11.IV	14.IX

Водораздельное пространство, представляющее собой относительно плоскую поверхность с затрудненным стоком, формирует условия, благоприятные для развития многочисленных болот и озер. Большая часть земель водораздельного пространства исследованных рек занята обширными площадями Камско-Бакалдинской группы верховых болот, относящихся, согласно Рамсарской конвенции, к водно-болотным угодьям международного значения. Чередование болот и дюн создает мелковсхолмленный бугристо-гривистый рельеф (Заповедные места…,1991; Воденеева, 2006).

Река Ветлуга – крупный левый приток Волги длиной 889 км и площадью бассейна 39400 км^2. Исток и верхнее течение находятся в Кировской области. Протяженность реки в пределах Нижегородской области составляет 323 км. Бассейн реки богат лесами, часто встречаются болота и заболоченные массивы, озер мало. Среди многочисленных притоков слева впадают Большая Какша, Малая Какша, Уста, справа – Вол, Лапшанга и Люнда.

Долина Ветлуги широкая, ассиметричная. Правый склон преимущественно крутой, иногда обрывистый, высотой 20-40, иногда до 60 м.; почти на всем протяжении пересечен многочисленными оврагами, покрыт лесом или кустарником, у населенных пунктов – открытый, луговой. Левый склон пологий, террасированный, слабо расчленен долинами притоков, покрыт хвойным или смешанным лесом. Пойма реки широкая, от 4 до 7 км, и сложена песчаными, супесчаными и торфянистыми грунтами. Поверхность ее слабоволнистая, сильно пересеченная, заболочена и покрыта смешанным лесом. Прирусловая часть поймы часто открытая, луговая. Русло реки извилистое, шириной в среднем не более 100-120 м., глубина реки 2-3 м, скорость течения небольшая – 0,3-0,5 м/сек. и только на перекатах до 1 м/сек. Дно ровное, песчаное, местами илистое (Природа…, 1974).

Р. Ветлуга испытывает заметное антропогенное влияние за счет загрязнения, главным образом, стоками предприятий целлюлозно-бумажной и деревообрабатывающей промышленности, а ее крупный приток р. Большая Какша – сточными водами Сявского лесохимического завода. Так, например, в 2015 г. средний уровень загрязненности воды нефтепродуктами достигал до 3 ПДК, а выше и ниже пгт Ветлужский – 14 и 16 ПДК соответственно. Уровень загрязненности воды нитритным азотом достигал при максимальных концентрациях до 2-3 ПДК. Воды реки загрязнены органическими веществами (по ХПК) до 38.3-47.2 мг/л, соединениями меди – до 2-8 ПДК и железа – до 4-9 ПДК. Как и в предыдущие годы, в воде р. Ветлуга в районе пгт Ветлужский присутствовал метанол в концентрациях, незначительно превышающих ПДК. В 2016-2019 гг. качество воды р. Ветлуга сохранилось на уровне предыдущих лет и

варьировало в пределах 3-го класса от «очень загрязненной» – у г. Ветлуга и пгт Ветлужский, до «загрязненной» – в устье у д. Марьино (Качество …, 2016).

Р. Керженец является средней по величине рекой Нижегородского Заволжья (длина 290 км). Ее бассейн сильно вытянут с севера на юг. Исток реки расположен в 7 км к западу от с. Невея Ковернинского района и впадает в Волгу у пос. Макарьево (Природа…, 1974). Площадь бассейна р. Керженец составляет 6140 км² (менее 10% всей территории Нижегородской области) и находится в средней части Нижегородского Заволжья. Русло реки характеризуется преобладанием плесовых участков с медленным течением (0.1-0.3 м/с) с глубинами до 1-2 м. Несмотря на мелководность реки, в р. Керженец имеются и омуты с глубинами до 14.8 м. Русло реки устойчивое, извилистое, неразветвленное. Короткие песчаные перекаты с глубинами 0.4-0.8 м чередуются с плесами через 1-4 км. Скорость течения воды составляет 0.4-0.6 м/с. Ширина реки в межень достигает 30-40 м, местами до 100 м. Русло реки засорено корчагами, топляками и упавшими деревьями с подмытых берегов. Дно ровное, песчаное и песчано-илистое, деформирующееся. Берега с высотой 3.5-5.0 м, преимущественно крутые, местами обрывистые и обнаженные (Заповедные места…,1991; Природа…,1974; Манкиш, Баянов, 2001). В пределах Керженского заповедника река имеет неясно выраженную долину с очень пологими склонами, незаметно переходящими в заболоченные равнинные пространства (Манкиш, Баянов, 2001).

Пойма р. Керженец двухсторонняя, шириной 0.3-3.0 км. Поверхность поймы имеет бугристый рельеф, особенно в прирусловой части, пересечена старицами, которых насчитывается порядка 30 с общей площадью водного зеркала 0.70 км^2. В период половодья пойма затапливается на срок 7-15 суток слоем воды 1-4 м (Воденеева, 2006).

Р. Керженец принимает целый ряд притоков: рр. Вишня, Черная, Пугай, Рустайчик, Макариха и др. Их водосборы имеют слабо выраженные водоразделы и малые уклоны поверхности и в основном покрытые лесом. Бассейны рек Вишня, Черная и Пугай значительно заболочены. Р. Вишня имеет длину около 27

км и площадь бассейна порядка 250 км^2. Р. Керженец и ее притоки имеют преимущественно снеговое питание, с бурным весенним половодьем и низким меженным уровнем. Притоки, берущие начало в крупных болотных массивах, характеризуются растянутым и низким паводком, пониженными значениями годового стока (Манкиш, Баянов, 2001; Воденеева, 2006).

Воды р. Керженец – маломинерализованы, среднемноголетняя сумма ионов варьировала от 49.0 до 118 мг/л. Воды р. Керженец и его притоков отличаются низкими значениями жесткости (от 0.26 до 1.12 мг-экв/л) и характеризуются как «очень мягкие» (Манкиш, Баянов, 2001). Воды реки загрязнены нефтепродуктами до 4 ПДК, органическими веществами (по ХПК) – до 37,5 мг/л, соединениями меди – до 3 ПДК, железа – до 4 ПДК. Отмечены высокие концентрации аммонийного азота (до 2 ПДК). Качество воды р. Керженец оценивалось разрядом «б» 3-го класса («очень загрязненная» вода) (Качество …, 2016).

Гидрологические и гидрохимические исследования проводились сотрудниками ГПБЗ «Керженский» и ФГБУ «ВЕРХНЕ-ВОЛЖСКОЕ УГМС» (Летопись природы 1997-2019 гг.; Гидрохимический бюллетень, 1975-1989; Ежегодные данные о качестве поверхностных вод суши – ЕДК, 1991-2020). Подробные сведения о гидрологическом и гидрохимическом режиме р. Керженец и некоторых ее притоков приводится в публикациях сотрудников заповедника «Керженский» (Летопись природы, 2008-2019). Гидрохимические показатели вод исследуемых рек и их классификационные характеристики по данным Летописи природы, Гидрохимических бюллетеней и ЕДК (по: Китаев, 1984) приведены в таблице 3.3.

Исследованные реки характеризуются низкой минерализацией, слабокислой реакцией воды и выраженным градиентом цветности. Согласно классификации О.А. Алекина (1970), данные водотоки относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы I типа вод с низкой и очень низкой минерализацией (таблица 3.3). Преобладание гидрокарбонатных анионов, которые составляли почти 50% от общей суммы ионов, характерно для всех исследуемых рек.

Таблица 3.3.

Гидрохимические характеристики (M±m) и классификация исследованных водотоков по данным 1975-1998 (над чертой) и 2008-2018 (под чертой)

Характеристика	р. Ветлуга	Р. Керженец	Р. Вишня*
Цветность, град.	76.03±7.5 95.8±13.05	78.81±3.63 96.49±6.81	- 207.13±13.02
Прозрачность по стандартному шрифту, см	23.29±0.82 26.1±0.51	25.66±0.45 25.73±0.81	- -
Температура, ˚С	7.26±0.86 7.9±1.12	7.21±1.07 7.73±1.04	- 6.82±0.15
pH	7,1±0,06 6.85±0.14	6.62±0.04 6.49±0.04	- 6.7±0.03
Взвешенные вещества, мг/л	14.6±3.1 4.36±0.72	4.08±0.32 3.64±0.43	- -
O_2, мг/л	9.23±0.22 11.3±0.43	9.13±0.22 9.37±0.30	- 6.36
CO_2, мг/л	15.6±1.2 10.77±0.39	60.96±3.76 14.25±0.40	- -
Сумма ионов, мг/л	164.4±9.2 145.8±13.8	97.34±3.02 105.25±7.17	- 64.8
Электропроводность, мкС/см	- -	- -	- 82.4±4.3
HCO_3^{2-}, мг/л	99.7±6.07 88.6±9.39	50.02±3.94 50.34±4.62	- 30.5
SO_4^{2-}, мг/л	11.0±1.06 10.5±1.47	10.56±1.03 11.66±1.01	- 13.8
Cl^-, мг/л	6.13±0.28 6.55±1.22	6.25±0.13 7.84±0.80	- 2.8
Ca^{2+} мг/л	23.4±1.38 23.9±2.09	14.43±1.36 15.64±0.79	- -
Mg^{2+} мг/л	6.53±0.23 8.19±1.25	4.40±0.14 6.08±0.39	- -
Na^++K^+, мг/л	- 7.55±2.82	2.20±0.64 5.33±1.89	- 4.0
$Fe_{общ.}$, мг/л	0.51±0.05 0.16±0.01	0.75±0.05 0.30±0.01	- 0.45
Кремний, мг/л	2.76±0.26 2.72±0.21	3.58±0.42 5.34±0.87	- -
PO_4^{3-} мг/л	0.01±0.001 0.02±0.005	0.06±0.02 0.03±0.003	- -
$P_{общ.}$, мг/л	0.056±0.002 0.045±0.005	0.10±0.02 0.06±0.009	- 0.085
NH_4^+, мг/л	0.37±0.01 0.27±0.02	0.44±0.04 0.41±0.02	- -
NO_3^-, мг/л	0.25±0.01 0.24±0.05	0.53±0.02 1.11±0.28	- 0.82
NO_2^-, мг/л	0.005±0.002 0.009±0.002	0.005±0.0002 0.02±0.01	- -
Сумма $N_{мин}$, мг/л	0.57±0.04 0.48±0.05	1.19±0.19 1.43±0.28	- -

Таблица 3.3 (окончание)

Бихроматная окисляемость, мгO_2/л	24.6±1.19 32.6±0.84	23.86±1.54 30.46±0.90	- 42.6
Перманганатная окисляемость, мгO_2/л	9.25±1.07 -	9.19±1.06 -	- -
$БПК_5$, мгO_2/л	1.74±0.14 0.55±0.05	0.39±0.03 0.90±0.11	- 2.06±0.15
Классификация рек по:			
Гумификации	Мезополигумозная	Мезополигумозная	Полигумозная
pH среды	Нейтральная	Олигоацидная	Олигоацидная
Минерализации	Низкая	Низкая	Низкая
Содержании $P_{общ.}$, мкг Р/л	Мезотрофная	Эвтрофная	Эвтрофная
Класс гидрохимии	Гидрокарбонатный класс, Са группы I тип	Гидрокарбонатный класс, Са группы I тип	Гидрокарбонатный класс, Са группы I тип

* - и среднегодовые значения по данным Летописи природы за 2008-2019 гг.

Цветность вод по платиново-кобальтовой шкале варьировала от 95.8^0 в р. Ветлуге (мезогумозные воды) до 207.13^0 в р. Вишне (полигумозные воды). Установлено заметное возрастание цветности в рр. Ветлуга (W=2.59, *p=0.009*) и Керженец (W=2.39, *p=0.016*) в многолетнем аспекте (таблица 3.3.). Величина ХПК, отражающая концентрацию трудно минерализуемого органического вещества в водах рек, колебалась в пределах 30.5-42.6 мгO_2/л и 9.19-9.25 мгO_2/л. На фоне определенного роста значений ХПК (таблица 3.3.) в водах рр. Керженец и Ветлуги доля легко окисляемой бактериями органики (по $БПК_5$) в общей массе органического вещества в р. Керженец за 50 лет несколько возрастала, а в р. Ветлуге снижалась более, чем в 2 раза (W=2.42, *p=0.015*) (Кулизин и др., 2021). Максимальные показатели ХПК (42.6 мгO_2/л) отмечены в р. Вишня. Рост цветности, отношения величины бихроматной окисляемости к величине перманганатной окисляемости указывают на преобладание в исследуемых водотоках трудноокисляемого аллохтонного органического вещества (Манкиш, Баянов, 2001).

Среднегодовые значения водородного показателя варьировали от 6.4 до 7.3. Наиболее высокие значения pH отмечались в период летней межени в р. Ветлуге (до 8.1). По значению pH реки характеризовались как олигоацидные (рр. Керженец и Вишня) и нейтральные (р. Ветлуга). Отмечена тенденция к снижению значений pH для рек Ветлуга и Керженец, однако значимых изменений не

выявлено (таблица 3.3.). Температурный режим изученных рек характеризуется довольно быстрым нарастанием температуры с ранней весны после очищения рек ото льда до максимальных значений в летний период (июль-август). Постепенное охлаждение и становление ледового покрова наблюдалось во второй декаде ноября. Устойчивый переход через 0.2℃ происходил в начале второй половины апреля (Манкиш, Баянов, 2001). В период отбора проб фитопланктона температура воды р. Керженец варьировала в пределах от 4.1 до 25.3℃, в р. Ветлуге – от 3.8 до 25.6℃ и в р. Вишне – от 7.5 до 21℃. Наибольшего прогрева воды рек достигали в конце июля-начале августа.

Концентрации железа в водотоках изменялись в пределах от 0.16 до 0.45 мг/л. Наибольшее содержание железа (от 0.3 до 0.45 мг/л) отмечено для рр. Керженец и Вишня, характеризующихся большей заболоченностью и залесенностью водосборной территории. Обогащение вод соединениями железа, вероятно, происходило за счет его поступления в комплексе с гуматами болотных вод. В многолетнем аспекте необходимо отметить снижение содержания общего железа в водах рр. Керженец (W=2.20, *p=0.027*) и Ветлуга (W=2.02, *p=0.043*) (таблица 3.3.), на фоне увеличения цветности вод. Вероятно рост цветности связан с обогащением вод трудноминерализуемой органикой растительного происхождения.

Содержание в реках биогенных элементов было высоким и количество общего азота изменялось от 0.48 (р. Ветлуга) до 1.43 (р. Керженец) мг/л, а общего фосфора от 0.045 (р. Ветлуга) до 0.08 (р. Вишня) мг/л. Согласно существующей классификации по содержанию $P_{общ}$ (Трифонова, 1990) исследованные водотоки заповедника по уровню обеспеченности биогенными элементами относились к мезотрофному (р. Ветлуга) и эвтрофному (р. Керженец, р. Вишня) водотокам (таблица 3.3.).

Таким образом, особенностями гидрохимического состава вод водотоков юга таёжной зоны в пределах водосбора Средней Волги является низкая минерализация, слабокислые значения pH вод при ярко выраженном градиенте их

цветности. Более высокие значения минерализации р. Ветлуги, в сравнении с другими исследованными водотоками, определяются особенностями подстилающих пород, представленных карбонатными глинами, местами содержащими прослойки мергеля и известняка. Р. Керженец и Вишня протекают по территории с мощной толщей пород четвертичного возраста, представленных песками. Карбонатные породы встречаются на отдельных участках. Гидрологический и гидрохимический режимы рр. Керженец, Ветлуга и Вишня ясно отражают особенности территории водосбора, что в значительной мере определяет специфику состава и структуры альгоценозов.

Глава 4. Флористический состав и эколого-географическая характеристика альгофлоры рек южно-таежной зоны бассейна Средней Волги

Исследования таксономического состава фитопланктона является важной составляющей для понимания функционирования речных экосистем, позволяющей оценить биоразнообразие и определить свойства флоры, как географически очерченного комплекса видов (Толмачев, 1974; Габышев, 2015). Изучение видов водорослей, участвующих в сложении ценозов фитопланктона, позволяет понять историю формирования и флористические связи в сообществах, а также динамику современных процессов, происходящих в водотоках, вызванных природными и антропогенными факторами (Габышев, 2015).

В составе фитопланктона исследованных рек выявлено 812 видов (901 видовой и внутривидовой таксон – ввт, включая номенклатурный тип вида), принадлежащих к 254 родам, 36 порядкам, 15 классам и 8 отделам (таблица 4.1.).

Таблица 4.1.

Таксономическая структура фитопланктона исследованных рек

ОТДЕЛ	**ЧИСЛО**						% от общего числа видов (812)	Родовая насыщен-ность (видовыми таксонами)
	классов	порядков	родов	видов	ВВ таксонов (форм и разн.)	до рода		
Cyanophyta	1	5	32	54	-	2	6.6	1.6
Euglenophyta	1	2	11	85	38	-	10.5	7.7
Dinophyta	1	6	14	19	-	-	2.3	1.3
Cryptophyta	1	1	3	11	-	-	1.4	3.6
Ochrophyta [*Chrysophyta*+ *Xanthophyta*+ *Raphidophyta*]	5	7	19	79	9	4	9.7	4.1
Bacillariophyta	1	3	72	288	16	3	35.5	3.9
Chlorophyta	3	10	91	219	19	2	27	2.4
Charophyta	2	2	12	57	7	2	7	4.7
Всего	**15**	**36**	**254**	**812**	**89**	**13**	**100.0**	**3.1**

Основу флоры на 82.4% составляют представители 4 отделов: Bacillariophyta, Chlorophyta, Euglenophyta и Ochrophyta. Значительное видовое богатство эвгленовых и золотистых водорослей является характерной чертой флоры рек исследуемой территории и отличает ее от флоры более северных водотоков,

характеризующейся большим видовым богатством цианобактерий (Гецен, 1985; Габышев, 2015; Комулайнен и др., 2006), а также от флоры рек Правобережья Волги (Шарагина и др., 2022).

Критерием системности при изучении альгофлоры водоемов и водотоков является соблюдение зависимости Виллиса, показывающей, что в хорошо исследованных флорах распределение числа видов по числу родов закономерно и выражается в виде гиперболы (Баринова, 2006). По результатам построения зависимости для исследуемых водотоков можно сделать заключение об однородности и достаточности изученности видового состава и его пригодности для дальнейшего флористического и сравнительного анализов (рисунок 4.1.).

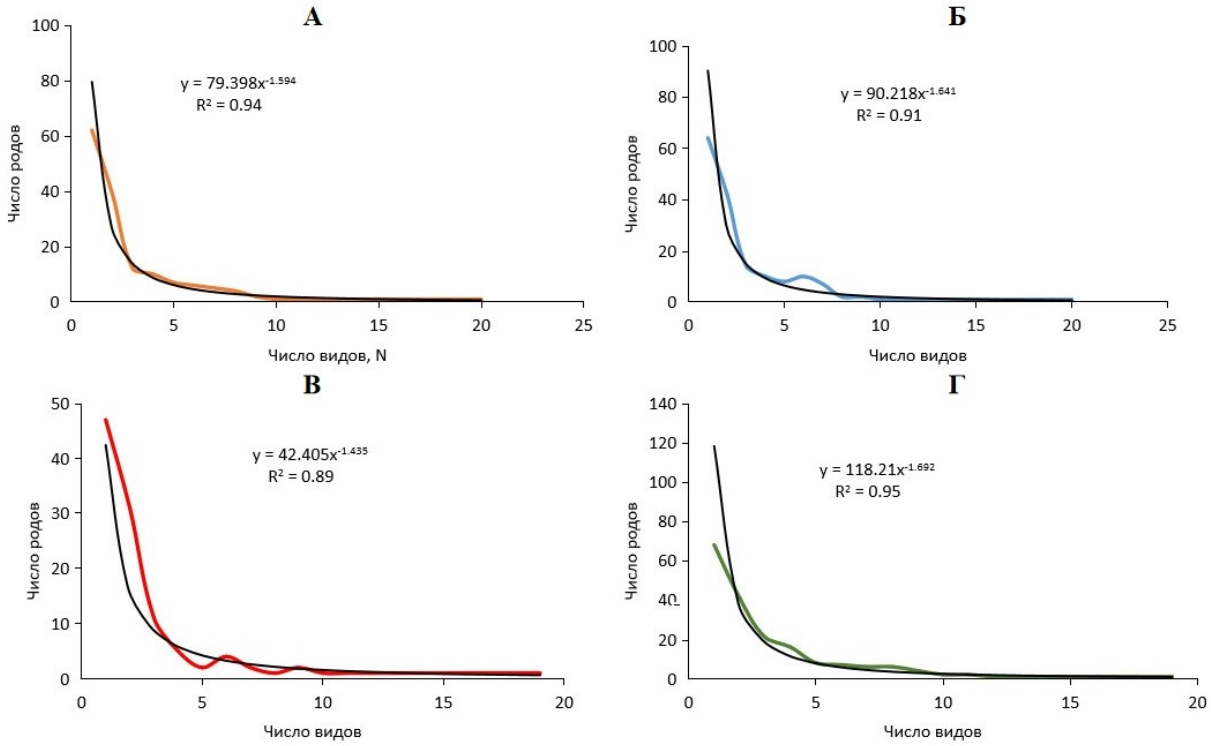


Рисунок 4.1. Кривая Виллиса для альгофлоры р. Ветлуги (А), р. Керженец (Б), р. Вишня (В) и общей альгофлоры исследуемых водотоков (Г)

По числу видов доминировали диатомовые (288 видов, 304 ввт, включая номенклатурный тип вида), зеленые (219 видов, 238 ввт) и эвгленовые (85 видов, 123 ввт) водоросли.

Доля других отделов в формировании альгофлоры менее значима. Так, Charophyta и Cyanophyta представлены 57 (64 ввт) и 54 (54 ввт) видами

соответственно (13.7% от общего видового состава). Доля остальных отделов (Dinophyta, Cryptophyta) составляла 3.7% видового состава. В целом альгофлора исследованных рек можно характеризовалась как диатомово-зелено-эвгленовая.

В альгофлоре более протяженных рек (рр. Керженец и Ветлуга) соотношение зеленых (27-32.6%), диатомей (34.3-36%) и эвгленовых (9.4-12.2%) водорослей было почти одинаковым, причем первые несколько преобладали в Ветлуге, а вторые – в Керженце (таблица 4.2.). Для р. Керженец заметнее других выражено участие конъюгат (Charophyta – 7.8% состава ее альгофлоры). Отделы Ochrophyta (по 10.2% соответственно) и Cyanophyta (5.9% и 4.9%) представлены беднее, на долю остальных групп приходилось менее 5% списка видов. Р. Вишня отличалась высокой долей диатомей (33.2%) и разнообразием эвгленовых водорослей (21.1%), а зеленые занимали лишь третью позицию (19.7%). Весьма существенным здесь оказался вклад харофитовых водорослей (10.4%), являющихся типичными обитателями болот и водоемов с заболоченным водосбором (таблица 4.2.).

Таблица 4.2.

Таксономический состав фитопланктона исследованных водотоков (над чертой - число видов, разновидностей и форм, под чертой - % от общего числа таксонов)

Река	*Cyano-prokaryota*	*Eugleno-phyta*	*Dino-phyta*	*Crypto-phyta*	*Ochro-phyta*	*Bacillario-phyta*	*Chloro-phyta*	*Charo-phyta*	**Всего**
Ветлуга	27/4.9	67/12.2	8/1.5	10/1.8	56/10.2	189/34.3	180/32.6	15/2.7	551
Керженец	37/5.9	59/9.4	16/2.5	6/0.9	64/10.2	226/36	170/27	49/7.8	628
Вишня	19/6.3	63/21.1	7/2.3	2/0.67	18/6	99/33.2	59/19.7	31/10.4	298
Всего	54/6	123/13.6	19/2.1	11/1.2	88/9.7	304/33.7	238/26.4	64/7.1	901

К ведущим порядкам (в сумме 59.7% обобщенного списка) отнесены: Sphaeropleales – 106 видов (121 в.в.т.), Euglenales – 84 (122), Chlorellales – 62 (63) (ранее Chlorellales вместе с Sphaeropleales объединяли в порядке Chlorococcales), Naviculales – 83 (90), Desmidiales – 53 (60), Chlamydomonadales – 35 (37), Chromulinales – 33 (36), Cymbellales – 34 и Eunotiales – 24 (26).

Для рр. Ветлуга и Керженец первые 3 ранговые позиции ведущих порядков оказались схожими (таблица 4.3.). Ведущее положение занимали Sphaeropleales (17.3% и 14.5% соответственно), Euglenales (11.6% и 9.5%) и Naviculales (9.7% и 8.9%). Отличия на уровне порядков обнаружены в р. Вишне, где преобладали порядки Euglenales (11.6%), Desmidiales (9.7%), при сохранении на третьей позиции Naviculales (7.7%).

Таблица 4.3.

Ранговая оценка ведущих порядков фитопланктона исследованных рек (над чертой - ранг рода, под чертой - процент числа видов и внутривидовых таксонов в списках водорослей исследованных водотоков)

Порядок	Ветлуга	Керженец	Вишня	Все реки
Euglenales	2/11.6	2/9.5	1/21.1	1/13.6
Sphaeropleales	1/17.3	1/14.5	4/7.4	2/13.5
Naviculales	3/9.7	3/8.9	3/7.7	3/10
Chlorellales	4/8.3	4/7.1	5/6.4	4/7.1
Desmidiales	8/2.1	4/7.1	2/9.7	5/6.7
Chlamydomonadales	6/4	7/3.7	7/4.3	6/4.1
Chromulinales	5/5.4	8/3.5	7/4.3	7/4
Cymbellales	7/3.8	5/4.7	8/4	8/3.8
Synurales	10/0.8	6/4.5	9/0.6	9/3.1
Eunotiales	9/1.2	9/2.1	6/5.3	10/2.9

Среди десяти ведущих родов (из Bacillariophyta – 3 рода, Chlorophyta – 2, Euglenophyta – 3, Charophyta – 2) (таблица 4.4.) стабильно ведущее положение занимал *Trachelomonas*, представленный наиболее полиморфными видами, что вероятно является характерной чертой изученной альгофлоры. Отличия проявляются во 2 и 3-й ранговых позициях. В р. Ветлуге три первых ранговых места занимали *Trachelomonas* (5.8%), *Scenedesmus* (3.8%) и *Navicula* (3.7%). В р. Керженец родовой спектр определяли роды *Trachelomonas* (4.2%), *Closterium* (3.8) и *Scenedesmus* (2.8%). В таксономической структуре альгофлоры р. Вишня наблюдалось закономерное усиление роли *Trachelomonas* (13.4%) при повышенных значениях цветности воды и снижение участия видов рода *Scenedesmus* (1%) (Кулизин и др., 2021). Отмечено, что небольшие гумифицированные водоемы и водотоки, в которых в результате реакций восстановления освобождаются соединения железа и марганца, благоприятны для развития эвгленид (виды рода *Trachelomonas*) (Ветрова, 1986). Кроме того,

присутствие на 3-й позиции видов рода *Eunotia* (5.4%) в р. Вишне также указывает на сильное влияние заболоченного водосбора, где представители данного рода являются одними из ведущих (Куликовский, 2007). Сравнительный анализ родового состава изученных водотоков системы средней Волги (Охапкин, 1997) показал снижение значимости родов *Navicula* и *Nitzschia* в формировании альгофлоры водных объектов, имеющих заболоченный водосбор.

Таблица 4.4.

Ранговая оценка родового состава фитопланктона исследованных рек (над чертой - ранг рода, под чертой - процент числа видов и внутривидовых таксонов в списках водорослей исследованных водотоков)

Род	Ветлуга	Керженец	Вишня	Все реки
Trachelomonas	1 / 5.8	1 / 4.2	1 / 13.4	1 / 6.6
Closterium	11 / 0.7	2 / 3.8	2 / 6.3	2 / 3.5
Scenedesmus	2 / 3.8	3 / 2.8	9 / 1	3 / 3
Eunotia	9 / 1	6 / 2.1	3 / 5.3	4 / 2.8
Phacus	6 / 1.9	5 / 2.3	4 / 2.6	5 / 2.7
Navicula	3 / 3.7	11 / 1	9 / 1	5 / 2.7
Desmodesmus	4 / 2.8	4 / 2.6	6 / 2	6 / 2.5
Nitzschia	5 / 2.1	6 / 2.1	5 / 2.3	7 / 2.3
Pinnularia	8 / 1.2	7 12 / 2	4 / 2.6	8 / 2.1
Lepocinclis	7 / 1.4	7 / 2	4 / 2.6	9 / 1.9
Cosmarium	8 / 1.2	6 / 2.1	8 / 1.3	10 / 1.6
Kephyrion	5 / 2.1	10 / 1.1	10 / 0.3	11 / 1.4
Euglena	8 / 1.2	12 / 0.6	6 / 2	12 / 1.3
Chlamydomonas	10 / 0.8	9 / 1.3	7 / 1.6	12 / 1.3
Surirella	10 / 0.8	8 / 1.5	9 / 1	13 / 1.2

Сравнение показателей родового коэффициента, рассчитанного для разных групп водорослей (таблица 4.1.) показало, что наибольшее насыщение рода видами было характерно для эвгленовых (7.7), харофитовых (4.7) и охрофитовых (4.1) водорослей, несмотря на лидирующее положение по числу видов диатомовых и зеленых водорослей (4 и 6-е места). Вероятно, это связано с наличием в списке водорослей большого числа маловидовых родов.

Флоры водорослей изученных рек оказались очень близки по числу отделов и порядков. На это указывает значение коэффициента вариации (таблица 4.5.). Отмечено, что значение данного коэффициента возрастает по мере снижения таксономического уровня, что ранее показано для водохранилищ Волжского бассейна (Корнева, 2015). Подобная закономерность отмечена и для

исследованных водотоков. Наибольшая вариабельность между исследованными реками наблюдалась по числу видовых таксонов.

Таблица 4.5.

Таксономическая структура и коэффициент вариации альгофлоры исследованных рек

ОТДЕЛ	**ЧИСЛО**						Всего
	классов	порядков	родов	видов	ВВ таксонов (форм и разн.)	до рода	
Ветлуга	17	47	196	496	46	9	551
Керженец	17	44	204	573	49	6	628
Вишня	16	35	123	260	29	9	298
Коэффициент вариации, %	**3**	**14**	**25**	**36**	**26**		

Число общих таксонов, обнаруженных во всех исследованных водотоках, составляло 132 (14.8% от всего состава) (таблица 4.6.), а редких, отмеченных только для одного водотока – 481 (54% от всего состава).

Таблица 4.6.

Список видов и внутривидовых таксонов, обнаруженных во всех изученных реках

1	**2**
Cyanophyta	*Paraplaconeis placentula*
Microcystis pulverea[2]	*Achnanthes inflata*
Microcystis aeruginosa	*Cocconeis placentula*
Aphanizomenon flos-aquae	*Planothidium delicatulum*
Dolichospermum planctonicum	*Planothidium lanceolatum*
Oscillatoria limosa	*Planothidium rostratum*
Limnothrix planctonica	*Craticula cuspidata*
Euglenozoa	*Diploneis elliptica*
Euglena viridis	*Hippodonta capitata*
Lepocinclis acus	*Luticola mutica*
Lepocinclis ovum var. *dimidio-minor*	*Navicula cryptocephala*
Phacus skujae	*Navicula radiosa*
Trachelomonas acanthostoma	*Neidium dubium*
Trachelomonas hispida var. *hispida*	*Pinnularia divergens*
Trachelomonas hispida var. *volicensis*	*Pinnularia gibba*
Trachelomonas lacustris	*Pinnularia macilenta*
Trachelomonas oblonga	*Pinnularia microstauron*
Trachelomonas planctonica	*Stauroneis anceps*
Trachelomonas superba	*Amphora ovalis*
Trachelomonas volvocina	*Nitzschia acicularis*
Trachelomonas volvocinopsis	*Nitzschia palea*
Miozoa	*Nitzschia paleacea*
Peridiniopsis quadridens	*Nitzschia pusilla*

[2] Авторы видов указаны в списке (таблица 2, Приложение)

Таблица 4.6. (продолжение)

1	2
Peridinium bipes	*Nitzschia sigmoidea*
Peridinium cinctum	*Nitzschia sublinearis*
Unruhdinium kevei	*Nitzschia vermicularis*
Cryptophyta	***Chlorophyta***
Cryptomonas ovata	*Chlamydomonas bicocca*
Ochrophyta	*Chlamydomonas globosa*
Chrysococcus biporus	*Pandorina morum*
Chrysococcus rufescens	*Pteromonas aculeata*
Chrysococcus triporus	*Sphaerocystis planctonica*
Dinobryon divergens	*Ankistrodesmus fusiformis*
Dinobryon korshikovii	*Coenococcus planctonicus*
Dinobryon bavaricum	*Desmodesmus armatus*
Dinobryon sertularia	*Desmodesmus denticulatus*
Ophiocytium capitatum	*Desmodesmus spinosus*
Bacillariophyta	*Desmodesmus subspicatus*
Cyclostephanos invisitatus	*Monoraphidium arcuatum*
Cyclotella meneghiniana	*Monoraphidium contortum*
Discostella stelligera	*Monoraphidium griffithii*
Stephanodiscus binderanus	*Monoraphidium tortile*
Stephanodiscus hantzschii	*Pseudodidymocystis lineata*
Skeletonema subsalsum	*Pseudodidymocystis planctonica*
Melosira varians	*Pseudopediastrum boryanum*
Aulacoseira distans	*Scenedesmus ellipticus*
Aulacoseira granulata	*Scenedesmus falcatus*
Aulacoseira italica	*Scenedesmus quadricauda*
Fragilaria capucina	*Tetradesmus obliquus*
Opephora mutabilis	*Westella botryoides*
Staurosira construens	*Ulothrix zonata*
Staurosirella pinnata	*Actinastrum hantzschii var. subtile*
Tabularia tabulata	*Chlorella chlorelloides*
Ulnaria acus	*Crucigenia quadrata*
Ulnaria ulna	*Crucigenia tetrapedia*
Asterionella formosa	*Dicellula geminata*
Diatoma vulgaris	*Didymocystis inermis*
Meridion circulare	*Micractinium pusillum*
Meridion constrictum	*Mucidosphaerium pulchellum*
Tabellaria fenestrata	*Mychonastes jurisii*
Tabellaria flocculosa	*Nephrochlamys subsolitaria*
Eunotia bilunaris	*Oocystis borgei*
Cymbella cistula	*Oocystis lacustris*
Cymbella lanceolata	*Oocystis submarina*
Cymbopleura naviculiformis	*Willea apiculata*
Encyonema silesiacum	*Willea rectangularis*
Gomphonema acuminatum	*Lemmermannia punctata*
Gomphonema olivaceum	*Lemmermannia triangularis*
Gomphonema parvulum	***Charophyta***
Gomphonema truncatum	*Cosmarium undulatum*

Соотношения таксономических рангов в локальных флорах слабо варьировали (таблица 4.7.), что вероятно свидетельствует о значительном

сходстве ранговых спектров флор данных рек. Однако можно отметить, что значения соотношения числа родов и порядков (Р/П), видов и родов (В/Р), видов и внутривидовых таксонов (В/ВВТ) наиболее высоки в рр. Керженец и Ветлуге. В р. Вишне насыщенность альгофлоры видовыми и внутривидовыми таксонами снижается при возрастании доли монотипных родов, что связано с увеличением ацидности и гумозности водотока. Сосредоточенность видов в небольшом количестве родов отражает экстремальные условия среды обитания для фитопланктона (Охапкин, 1998; Корнева, 2000; Воденеева, 2006; Габышев, 2015). В общей альгофлоре монотипные роды составляли 13.3%, что существенно ниже, чем во флоре водоемов и водотоков заповедника ГПБЗ «Керженский» (Воденеева, 2006).

Таблица 4.7.

Соотношения таксономических рангов альгофлор исследованных рек

Соотношения рангов	Реки		
	Ветлуга	**Керженец**	**Вишня**
П / О	5.8	5.5	4.3
П / К	2.7	2.5	2.1
Р / П	4.2	4.6	3.5
В / Р	2.5	2.7	2.1
ВВТ / В	0.1	0.08	0.1
В / ВВТ	10.6	11.5	8.9

Примечание: В – число видовых таксонов; ВВТ – число внутривидовых таксонов; О – число отделов; П – число порядков; Р – число родов; К – число классов.

Применение метода метабаркодинга с использованием региона V9 18S рДНК (длина 150 п.н.) для оценки таксономического состава фитопланктона рр. Ветлуга и Керженец позволило выявить в планктонных пробах 944 (без учета цианопрокариот) ASV (amplicon sequence variants), далее для ASV будет также использоваться термин «условные таксономические единицы». На рисунке 4.2. представлены кривые накопления ASV. Согласно полученным графикам, достаточно от 10000 до 20000 чтений для корректной оценки имеющегося в планктонных пробах видового богатства эукариотических водорослей.

Выявленные таксономические единицы (ASV) принадлежали 7 отделам (эволюционным группам), среди которых наиболее многочисленными выступали Chlorophyta (38% от общего числа таксономических единиц),

Ochrophyta (35%), Bacillariophyta (9%), Dinophyta (8%), Cryptophyta (5%). На долю других групп водорослей приходилось менее 5% ASV.

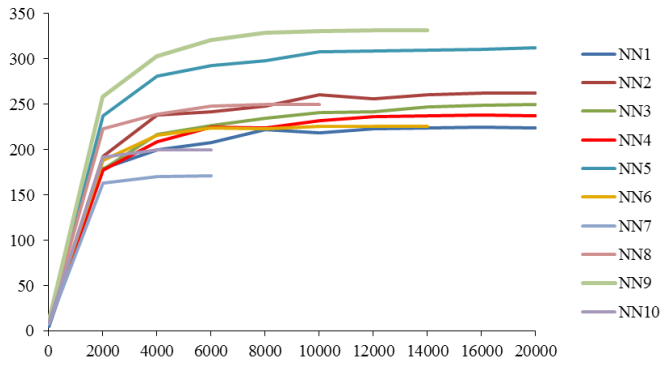


Рисунок 4.2. Кривые накопления условных таксономических единиц (ASV). По оси абсцисс отложено число чтений, по оси ординат – количество условных таксономических единиц в пробе

Примечание: *NN 1 – р. Керженец, д. Валки, 23.10.2021; NN 2 – р. Ветлуга, д. Чернышиха, 14.10.2021; NN 3 – р. Ветлуга, д. Копорулиха, 14.10.2021; NN 4 – р. Ветлуга, пос. Юрино, 14.10.2021; NN 5 – р. Керженец, д. Хахалы, 12.06.2021; NN 6 – р. Ветлуга, д. Бахарево, 02.07.2021; NN 7 – р. Керженец, д. Волки, 13.06.2021; NN 8 – р. Керженец, пос. Рустай, 13.06.2021; NN 9 – р. Ветлуга, пгт. Юрино, 02.07.2021; NN 10 – р. Ветлуга, д. Чернышиха, 02.07.2021.*

Сравнение соотношений крупных таксономических групп (отделов), полученных на основе морфологического и молекулярно-генетического подходов, позволило продемонстрировать их определенное соответствие (χ^2=13.9, при p=0.05), на грани возможности данного статистического подхода. Дополнительные исследования разнообразия зеленых, криптофитовых и охрофитовых (преимущественно золотистых) водорослей возможно приведет к более объективным оценкам.

Цианопрокариоты в маломинерализованных водах изученных водотоков не играли значительной роли. Отмечено, что развитие синезеленых водорослей наблюдается в водоемах с повышенным содержанием минеральных веществ (Dokulil, Teubner, 2000; Downing et al., 2001). Доля Cyanoprokaryota в альгофлоре рек составляет лишь 6%. Среди коккоидных синезеленых водорослей чаще всего встречаются и характерны для всех изученных водотоков *Microcystis pulverea*, *Microcystis aeruginosa*, мелкоклеточные *Aphanocapsa incerta*, а среди нитчатых – *Dolichospermum planctonicum*, *D. spiroides*, достигающие высоких показателей развития в летных ценозах. Реже встречаются *Oscillatoria limosa*, *Limnothrix planctonica*.

В изученных реках разнообразно представлены эвгленовые водоросли. Всего в общем списке насчитывается 85 видов (123 ввт). Ведущим порядком, занимающим 2 ранговое место в систематическом спектре, является Euglenales. В водотоках часто встречаются *Euglena viridis*, *Lepocinclis acus*, *Lepocinclis ovum* var. *dimidio-minor*, *Trachelomonas volvocina* var. *volvocina*, *Trachelomonas hispida* var. *hispida*, *Trachelomonas planctonica* f. *planctonica*, *Trachelomonas volvocinopsis*.

Из 19 видов Dinophyta, идентифицированных во флоре изученных рек, только 4 вида (*Peridiniopsis quadridens, Peridinium bipes, Peridinium cinctum, Unruhdinium kevei*) обнаружены во всех исследованных реках. Динофитовые водоросли обычно встречаются единично, однако в последние годы отмечено активное вселение и развитие в летних ценозах нового для флоры инвазийного вида *Unruhdinium kevei*, достигающего значимых показателей обилия.

Особое внимание уделялось изучению видового состава криптофитовых водорослей, идентификация которых традиционными методами вызывала ряд сложностей (Kulizin et el., 2022). Для правильной идентификации криптофит необходимо применение интегративного подхода, включающего, помимо изучения морфологии, молекулярно-генетические методы изучения (Kulizin et al., 2022). В ряде публикаций была показана актуальность исследований видового состава криптофитовых водорослей бассейна средней Волги и описаны новые виды, как для флоры России, так и для науки (Kulizin et el., 2022; Gusev et al., 2022). Криптофитовые водоросли являлись неотъемлемым компонентом исследованных водотоков, однако значимых показателей развития не достигали. Часто отмечалось развитие данной группы в весенних и осенних ценозах, когда конкуренция с представителями других отделов водорослей невелика (Капустин, 2013). В альгофлоре рек на основе морфологии были выявлены *Cryptomonas ovata*, *Komma caudata*. Метагеномные исследования показали присутствие во флоре видов *Cryptomonas phaseolus*, *C. obovoidea*, *C. marssonii*, *C. curvata*, *C. tetrapyrenoidosa*, *C. meshchyorana* (рисунок 1, Приложение). Для ряда таксонов (*Cryptomonas* sp. 1-sp. 3) видовая принадлежность не выявлена, что

требует проведения дополнительных исследований. Также отмечены многочисленные неизвестные представители родов *Chroomonas* и *Rhodomonas*.

Охрофитовые водоросли составляют 9.8% от видового состава водорослей изученных рек, но именно эта группа определяет специфику данной альгофлоры. Наиболее часто встречаются представители класса Chrysophyceae, представленного 3 порядками, 10 родами и 67 видами (7.5% от общего списка видов). Наиболее часто встречаются *Chrysococcus biporus, Chrysococcus rufescens, Dinobryon divergens, Dinobryon korshikovii, Dinobryon bavaricum, Dinobryon sertularia* var. *sertularia*.

Исследования с применением электронной микроскопии позволили детально изучить состав чешуйчатых золотистых водорослей, развитие которых наблюдалось преимущественно в весенних и раннелетних альгоценозах (Kulizin et al., 2022). В фитопланктоне рек выявлено 30 видов из класса Chrysophyceae, порядков Synurales и Paraphysomonadales. Из них 19 являются представителями рода *Mallomonas*, 9 – *Synura*, 1 – *Chrysosphaerella* и один – *Lepidochromonas*. Среди обнаруженных видов, *Mallomonas jubata* Němcová, Kreidlová, Pusztai & Neustupa, *Mallomonas retifera* Dürrschmidt и *Lepidochromonas poteriophora* (Moestrup & Kristiansen) Kapustin & Guiry представляют собой первые находки на территории России. Один из видов рода *Mallomonas* – потенциально новый для науки (Kulizin et al., 2022) (рисунок 4.3.).

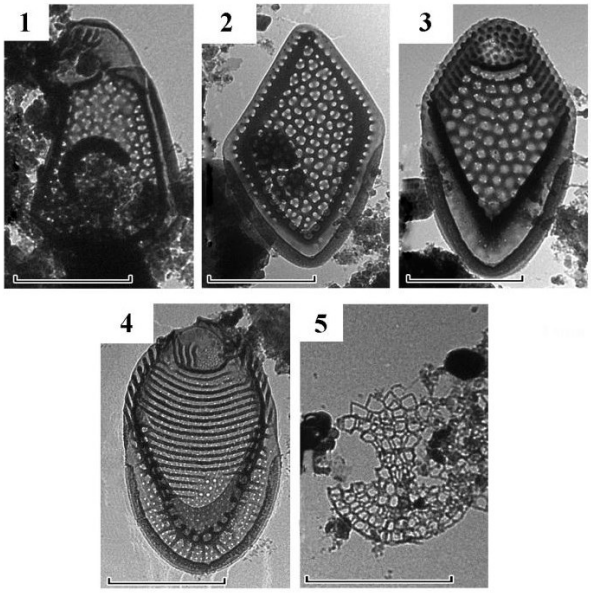


Рисунок 4.3. Чешуйки таксонов родов *Mallomonas и Lepidochromonas*, впервые обнаруженные на территории России *(1,2 - M. jubata; 3 - M. retifera; 4 - Mallomonas sp.; 5 - Lepidochromonas poteriophora)* Размер линейки 2 мкм

Для выявления разнообразия сложных для определения таксономических групп водорослей был проведён дополнительный анализ по более изменчивому региону – внутреннему транскрибируемому спейсеру ITS1 18S рДНК. По результатам анализа данных метабаркодинга по этому региону было идентифицировано 26 ОТЕ (OTU) – операционных таксономических единиц для представителей рода *Synura*, которые объединяли нуклеотидные последовательности при их уровне сходства 98% и более. На основании филогенетического анализа было выявлено 9 видовых таксонов, большинство из которых ранее идентифицированы с применением электронной микроскопии (*Synura echinulata, S. uvella, S. spinosa, S. conopea, S. glabra, S. petersenii*) (Kulizin et al., 2021) (рисунок 2, Приложение). Для ряда ОТЕ видовая принадлежность не отмечена, что вероятно связано с недостаточной наполненностью имеющейся референсной базы или представляют собой потенциально новые таксоны. Виды *Synura curtispina*, *S. truttae*, *S. americana* впервые отмечены для исследованных водотоков.

Схожие результаты получены и для другого представителя порядка Synurales – рода *Mallomonas*. Филогенетический анализ выявил в исследованных пробах 21 ОТЕ (рисунок 3, Приложение), среди которых также отмечались виды, идентифицированные на основе электронной микроскопии (*Mallomonas akrokomos, M. costata, M. caudata, M. punctifera*) (Kulizin et al., 2021). *Mallomonas asmundae*, *M. acaroides*, *M. elongata*, *M. cratis* впервые отмечены для флоры изученных рек. Для 10 ОТЕ видовая принадлежность выявлено не была, что требует дальнейших флористических исследований.

Богатство видового состава изученной группы хризофит несомненно связано с формирующимся в водотоках совокупностью факторов среды, поддерживающих их высокое видовое богатство (олигоацидно-нейтральные значения pH, высокие значения цветности, достаточная трофическая база, биотопическая неоднородность речных систем) (Волошко, 2017; Kulizin et al., 2021).

Другие представители отдела отмечены меньшим видовым разнообразием. Рафидофитовые водоросли (класс Raphidophyceae) во флоре представлены немногочисленными видами, среди которых отмечен *Gonyostomum semen*, иногда развивающийся в значительных количествах (в 1980-х гг.) (Ветрова, Охапкин, 1990). Отмечено, что в Западной Европе данный вид способен вызывать «цветение» вод и считается инвазийным (Cronberg et al., 1988; Lepistö et al., 1994; Rengenfors et al., 2012; Капустин, 2013). Желтозеленые водоросли (класс Xanthophyceae) представлены 11 видами (1.2% видового состава) с наибольшей встречаемостью представителей рода *Ophiocytium* (*O. capitatum*) и *Centritractus* (*C. africanus, C. belonophorus*). Среди представителей класса Eustigmatophyceae отмечены виды рода *Goniochloris* (*G. parvula, G. fallax*).

Диатомовые водоросли – первая по разнообразию группа во флоре исследуемых водотоков, насчитывающая 304 вида и внутривидовых таксона (33.7%). Наиболее обычными являются как центрические виды диатомей из родов *Cyclotella* (*C. meneghiniana*), *Stephanodiscus* (*S. hantzschii*, *S. binderanus*), *Melosira* (*M. varians*), *Aulacoseira* (*A. subarctica*, *A. granulata*, *A. italica*), так и пеннатные – *Fragilaria* (*F. capucina*), *Staurosira* (*S. construens*), *Ulnaria* (*U. acus*, *U. ulna*), *Asterionella formosa*, *Diatoma vulgaris*, *Eunotia bilunaris*, *Gomphonema* (*G. acuminatum*, *G. olivaceum*, *G. parvulum*, *G. truncatum*), *Hippodonta capitata*, *Navicula* (*N. cryptocephala*, *N. radiosa*), *Pinnularia* (*P. divergens*, *P. gibba*, *P. microstauron*) и *Nitzschia* (*N. acicularis*, *N. palea*, *N. sublinearis*, *N. vermicularis*).

Использование электронной микроскопии позволило детально изучить состав центрических диатомей и существенно расширить видовой состав водорослей. Впервые для исследованных водотоков отмечены *Aulacoseira pusilla*, *Cyclotella atomus* var. *gracilis*, *C. meduanae*, *Discostella pseudostelligera*, *Stephanodiscus delicatus*, *Thalassiosira faurii*, *T. lacustris*, для р. Ветлуги – *Actinocyclus normanii*, *Stephanodiscus lacustris*, *Thalassiosira pseudonana*, для р. Керженец – *Cyclostephanos dubius*, *Cyclotella distinguenda* (рисунок 4.4.).

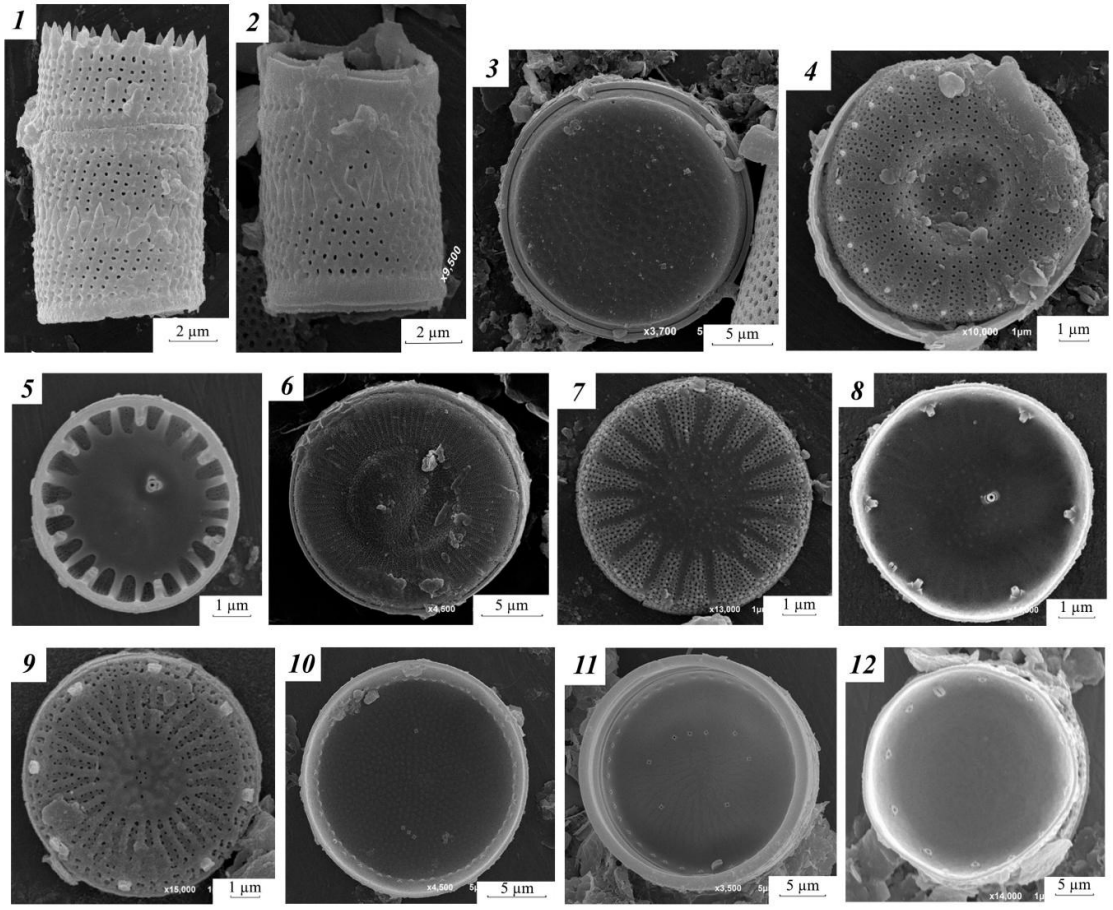


Рисунок 4.4. Центрические диатомовые водоросли, впервые выявленные в планктоне исследованных водотоков. 1-2 – *Aulacoseira pusilla*, 3 – *Actinocyclus normanii*, 4 – *Cyclostephanos dubius*, 5 – *Cyclotella atomus var. gracilis*, 6 – *C. distinguenda*, 7 – *C. meduanae*, 8 – *Stephanodiscus delicatus*, 9 – *Discostella pseudostelligera*, 10 – *Thalassiosira faurii*, 11 – *T. lacustris,* 12 – *T. pseudonana*

Самой богатой по числу видов является группа зеленых водорослей. В исследованных реках насчитывалось 238 (26.6%) видов и внутривидовых таксонов. Порядки Sphaeropleales и Chlorellales (2 и 4 ранговые места) являются самыми многочисленными. Наиболее часто встречались представители родов *Desmodesmus* (*D. armatus*, *D. denticulatus*, *D. spinosus*), *Scenedesmus* (*S. ellipticus, S. falcatus, S. quadricauda*), *Monoraphidium* (*M. arcuatum*, *M. contortum*, *M. griffithii*), а также *Crucigenia tetrapedia*, *Didymocystis inermis*, *Willea apiculata*, *Lemmermannia punctata* и *Pseudopediastrum boryanum.*

Основу флористического богатства харофитовых водорослей составляли представители порядка Desmidiales. Из 57 видов (64 в.в.т.) харофит на

десмидиевые водоросли приходилось 93.7%, а в спектре порядков они занимали 5 место. С наибольшей частотой встречаемости отмечены виды родов *Closterium* (*C. aciculare, C. lineatum*) и *Cosmarium* (*C. punctulatum*, *C. undulatum*). Из порядка Zygnematales чаще всего встречаются вегетативные нити *Mougeotia* spp. и *Spirogyra* spp.

Наиболее схожими по видовому составу фитопланктона являлись рр. Ветлуга и Керженец (K_s=0.58) и Керженец и Вишня (K_s=0.46), а более существенные отличия обнаружены во флористических списках рр. Ветлуги и Вишни (K_s=0.39), что вероятно определяется размерами водотоков и особенностями водосборной территории. Значение индекса биотической дисперсии Коха (IBD – 0.33) для выявления степени гомогенности сообществ показало, что при относительно однородном характере водосборного бассейна сообщества водорослей исследуемых водотоков отличались достаточно высокой гетерогенностью состава.

Сравнение флористических списков, полученных для 1970-1990-х и 2000-2019 гг. для рр. Керженец и Ветлуга показало значительные изменения в составе альгофлоры (K_s=0.48 и 0.40 соответственно) при возрастании сходства общих списков (K_s=0.67), полученных для 2000-2019 гг.

Максимальные изменения в составе фитопланктона р. Ветлуги отмечены в отделах Charophyta (K_s=0.22), Cryptophyta (0.3) и Dinophyta (0.44); в р. Керженец – в отделах Charophyta (0.1), Ochrophyta (0.32) и Euglenophyta (0.38). Вероятно, это определяется макроклиматическими изменениями и повышением трофии вод, прежде всего отразившимися на составе альгоценозов. Параллельно установленным изменениям в водах исследуемых рек наблюдаются тенденции роста pH, минерализации, содержания двухвалентных ионов и гидрокарбонатов (в р. Керженец), кислорода и концентрации трудно минерализуемых органических веществ (ХПК) при некотором снижении количества сульфатов и в р. Керженце – хлоридов. Эти тенденции, вероятно, связаны с теми же причинами, что и динамика видового состава.

По эколого-географической характеристике во флоре всех изученных рек преобладали планктонные виды (39.9% – в р. Керженец, 40.8% в р. Ветлуге и 35.5% в р. Вишне), доля обитателей прибрежно-мелководной зоны закономерно возрастала (с 13.1 до 23.8%) с уменьшением протяженности водотока (таблица 4.8.). Менее представлены в общих списках водорослей отдельных рек бентосные виды (9.7-14.4%) и обрастатели различных субстратов (4.2-4.8%). Основная часть водорослей является космополитами (69.1-76.1%), бореальные (2.6-3.3) и северо-альпийские (1.2-2.0) представлены небогато, субтропические встречаются единично. По отношению к содержанию ионов натрия и хлора в воде отмечено преобладание олигогалобов-индифферентов (37.3-39.8%) и олигогалобов-галофилов (5.1-14.3%). Доля олигогалобов-галофобов – менее 5%, за исключением р. Вишня (7.4). Среди состава индикаторов pH вод господствовали индифференты (37.0-38.5%) и алкалифилы (от 15.5 до 18.7%). Больше половины обнаруженных видов водорослей (до 69.3% в р. Вишне) отнесены к показателям сапробности воды. Среди них преобладали индикаторы β-мезосапробной степени органического загрязнения (87-158 в.в.т.), достаточно разнообразны представители более чистых вод – олигосапробы, о-β- и β-о-мезосапробы – 133 (21.5%), 110 (20.2%) и 86 (28.8%) соответственно. Индикаторов повышенного загрязнения (α-мезосапробов, α-β- и β-α-мезосапробов) много меньше (в совокупности 16.7%) (таблица 4.8.).

Таблица 4.8.

Общая эколого-географическая характеристика альгофлоры планктона исследованных водотоков

Характеристика вида	***Число видовых и внутривидовых таксонов в отдельных водотоках***		
	р. Керженец 618	***р. Ветлуга 543***	***р. Вишня 298***
Экологические группы			
Планктонные (пл.)	247 (39.9%)	222 (40.8%)	106 (35.5%)
Литоральные (л.)	81 (13.1%)	80 (14.7%)	71 (23.8%)
Бентосные (б.)	89 (14.4%)	63 (11.6%)	29 (9.7%)
Обитатели обрастаний (обр.)	26 (4.2%)	26 (4.8%)	14 (4.7%)
Эпибионтные (эп.)	4 (0.6%)	3 (0.5%)	-
Пл.-обр. и Обр.-пл.	81 (13.1%)	86 (15.8%)	35 (11.7%)
Пл.-б. и Б.-пл.	23 (3.7%)	18 (3.3%)	21 (7%)
Пл.-обр.-б. и Пл.-обр.-эп.	24 (3.8%)	16 (2.9%)	11 (3.7%)

Таблица 4.8.(продолжение)

Распространение			
Космополитные	427 (69.1%)	389 (71.6%)	227 (76.1%)
Бореальные	17 (2.7%)	14 (2.6%)	10 (3.3%)
Северо-альпийские	8 (1.3%)	7 (1.2%)	6 (2%)
Субтропические	1 (0.1%)	1 (0.1%)	-
***Галобность* (по: Баринова и др., 2006)**			
Полигалоб (ph)	-	-	-
Мезогалоб (mh)	11 (2.0%)	10 (1.9%)	6 (2%)
Олигогалоб (oh)	8 (1.4%)	9 (1.7%)	5 (1.7%)
Олигогалоб-индиффирент (i)	217 (39.8%)	202 (38.7%)	111 (37.3%)
Олигогалоб-галофил (hl)	28 (5.1%)	27 (5.2%)	13 (14.3%)
Олигогалоб-галофоб (hb)	27 (4.9%)	19 (3.6%)	22 (7.4%)
Эвригалинный (euhl)	-	-	-
***Галобность* (по: Корнева, 2015)**			
Индифференты	345 (55.8%)	327 (60.2%)	170 (57%)
Олигогалобы	40 (6.4%)	36 (6.6%)	19 (6.3%)
Мезогалобы	7 (1.1%)	7 (1.3%)	3 (1%)
Галофобы	39 (6.3%)	31 (5.7%)	33 (11%)
Галофилы	32 (5.1%)	29 (5.3%)	13 (4.3%)
Отношение к pH			
Индифференты	215 (34.7%)	200 (36.8%)	112 (37.6%)
Алкалифилы	112 (18.1%)	99 (18.2%)	46 (15.4)
Ацидофилы	41 (6.6%)	31 (5.7%)	35 (11.7%)
Сапробность			
Олигосапробы	57 (9.2%)	45 (8.3%)	46 (15.4%)
о-β-,β-о-мезосапробы	76 (12.2%)	65 (11.9%)	40 (13.4%)
β-мезосапробы	158 (25.5%)	159 (29.2%)	87 (29.2%)
β-α-,α-β-мезосапробы	29 (4.7%)	34 (6.2%)	13 (4.3%)
ксеносапробы	1 (0.1%)	1 (0.1%)	1 (0.3%)
о-χ-,χ-о-олигосапробы	-	-	-
α-мезосапробы	26 (4.2%)	24 (4.4%)	15 (5%)
α-ρ-,ρ-α-мезосапробы	8 (1.3%)	5 (0.9%)	4 (1.3%)
полисапробы	-	1 (0.1%)	-

В целом, состав альгофлоры изученных рек оказался богатым (901 вид и внутривидовой таксон), альгофлору изученных водотоков можно охарактеризовать как зелено-диатомово-эвгленовую со значительной долей охрофитовых водорослей, преимущественно из класса Chrysophyceae. Данная пропорция флоры, вероятно, является характерной особенностью водотоков южно-таежной зоны. Видовое богатство отдельно взятой реки (Керженец – 628 ввт, Ветлуга – 551, Вишня – 298) оказалось в 1.35-2.78 раз ниже совокупного, что отразило своеобразие флорогенеза в каждой из них. Такое высокое видовое богатство фитопланктона исследованных рек и своеобразие его состава определялось совокупностью природно-климатических условий, особенностями

территории водосбора со сравнительно слабым антропогенным воздействием на экосистемы, что вероятно благоприятно для обитания многочисленных видов водорослей.

Использование данных высокопроизводительного секвенирования суммарной ДНК проб (метабаркодинг) для исследования видового состава трудно идентифицируемых групп водорослей (представители родов *Mallomonas*, *Synura*, *Cryptomonas*) позволило существенно расширить данные о видовом составе и показать актуальность проведения дальнейших флористических исследований с применением современных молекулярно-генетических подходов.

За последние пятьдесят лет состав альгофлор отдельных водотоков сменился более чем наполовину, что особенно заметно в группах харовых, криптофитовых, динофлагеллят, охрофитовых и эвгленовых водорослей. При этом, несмотря на относительно общий характер водосборного бассейна, сообщества водорослей исследуемых водотоков отличались достаточно высокой гетерогенностью состава, что может говорить о биотопической неоднородности исследуемой территории.

Глава 5. Структурные показатели фитопланктона исследованных рек

5.1. Особенности количественного развития планктонных растительных сообществ исследованных рек

Для лотических (речных) экосистем, как и для большинства других биологических систем, характерны изменения параметров и свойств во временном и пространственном аспектах (Алимов, 2000). Фитопланктонное сообщество является сложным в структурном и функциональном отношении компонентом водных экосистем, структурные показатели которых неотделимы от анализа сезонной смены таксономического состава альгоценоза и динамики его количественных показателей (Воденеева, 2006). Сезонная периодичность фитопланктона является основной составляющей его многолетней сукцессии, которая в водотоках умеренной зоны определяется прежде всего сменой гидролого-климатических фаз (Корнева, 2015).

Согласно литературным данным (Reynolds, 1984; Трифонова, 1990; Охапкин, 1997; Старцева, 2002; Воденеева, 2008), сезонная динамика фитопланктона водоемов и водотоков умеренной зоны характеризуется, как правило, тремя подъемами биомассы: весной, летом и осенью. Весеннее и осеннее развитие фитопланктона чаще всего обусловлено диатомовыми водорослями, летнее – зелеными, диатомовыми, часто при участии золотистых и цианопрокариот (Охапкин, 1997; Корнева, 2015), что является характерной чертой водотоков умеренной зоны. Осенние альгоценозы характеризуются преобладанием диатомей. Сезонная периодичность биомассы фитопланктона меняется в зависимости от трофического статуса в сторону нарастания числа пиков биомассы по мере увеличения трофии вод (Трифонова, 1990). В связи с этим большое значение имеет изучение сезонной и многолетней динамики фитопланктона в градиенте трофии водотоков.

Многолетние средневегетационные значения численности и биомассы исследуемых водотоков и характер их сезонных изменений приведены в таблице 5.1.1.

Таблица 5.1.1.

Количественные показатели развития фитопланктона и трофический статус исследуемых водотоков (M±m)

Водоток	Год исследования	Средневегетационные		Максимальная биомасса ($B_{max.}$), г/м^3	B_{max} /$B_{ср.}$ вег.	Трофический статус водотока (по биомассе фитопланктона)
		Численность ($N_{ср.}$) млн кл/л	Биомасса ($B_{ср.}$), г/м^3			
Керженец	1981* (устье реки)	13.06±4.6	5.58±1.46	8.39	1.5	Мезотрофный
	1985*	0.38±0.07	1.43±0.8	6.00	4.2	Мезотрофный
	1987*	1.21±0.96	0.44±0.18	2.08	4.7	Олиготрофный
	1995**	1.04±0.39	0.76±0.19	1.98	2.6	Олиготрофный
	1997**	0.15±0.05	0.23±0.06	0.52	2.3	Олиготрофный
	2000**	0.54±0.16	0.93±0.35	3.12	3.4	Олиготрофный
	2001**	0.71±0.19	0.52±0.13	1.51	2.9	Олиготрофный
	2002**	1.95±0.78	1.89±1.02	9.54	5.1	Мезотрофный
	2008	6.33±2.7	2.6±0.8	9.18	3.5	Мезотрофный
	2014	4.19±0.99	1.76±0.45	12.08	6.8	Мезотрофный
	2016	3.69±0.65	1.41±0.24	3.03	2.1	Мезотрофный
	2017	0.82±0.13	0.79±0.18	2.83	3.6	Олиготрофный
	2018	4.27±0.97	1.21±0.19	3.24	2.7	Мезотрофный
	2019	2.88±0.61	1.77±0.48	9.64	5.4	Мезотрофный
Ветлуга	1977*	Сборы проводились в среднем течении р. Ветлуги (пос. Ветлужский) в **мае** (биомасса - 0.65±0.09) и в **августе** (0.29±0.05).				
	1987*	2.11±1.03	1.13±0.76	8.7	6.69	Мезотрофный
	2003	1.33±0.26	0.98±0.17	1.82	1.85	Олиготрофный
	2004	0.59±0.09	0.83±0.12	1.81	2.1	Олиготрофный
	2007	3.21±0.11	1.04±0.3	4.02	3.81	Мезотрофный
	2010	6.6±1.3	0.74±0.11	1.33	1.8	Олиготрофный
	2014	5.35±1.61	1.51±0.22	4.38	2.9	Мезотрофный
	2016	4.34±0.76	1.04±0.18	2.27	2.1	Мезотрофный
	2018	3.78±0.87	1.07±0.12	1.51	1.41	Мезотрофный
Вишня	1995**	0.10±0.05	0.23±0.08	0.76	3.3	Олиготрофный
	2000**	0.06±0.01	0.41±0.26	2.52	6.1	Олиготрофный
	2001**	0.19±0.07	0.35±0.12	1.48	4.2	Олиготрофный
	2002**	0.13±0.03	0.15±0.05	0.53	3.5	Олиготрофный
	2016	0.32±0.06	0.31±0.05	0.95	3.1	Олиготрофный

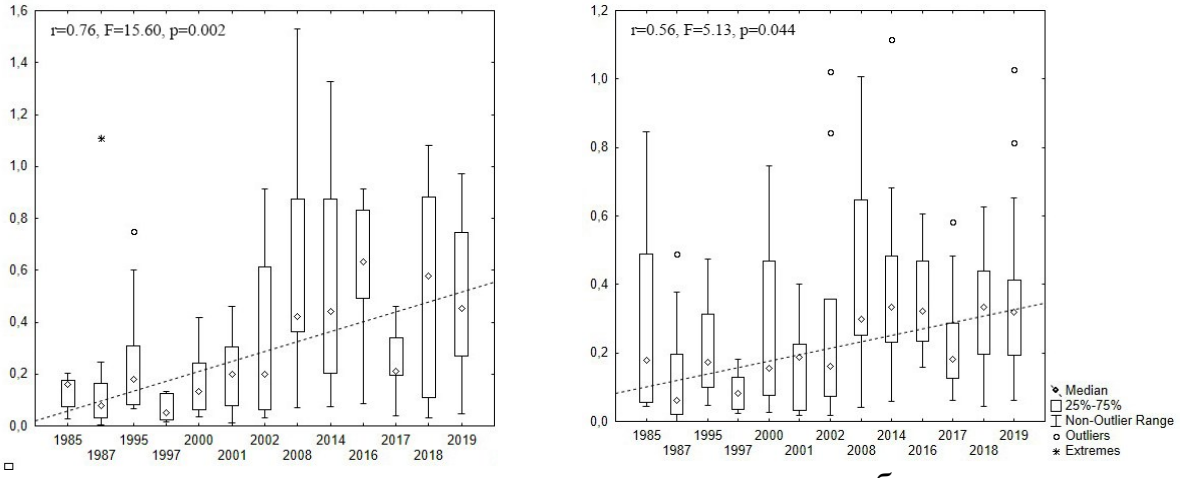
Примечание: * – по: Охапкин, 1997; ** – по: Воденеева, 2006.

Показатели обилия фитопланктона исследованных рек свойственны водоемам низкой и средней продуктивности и имели тенденцию к слабо выраженному росту (рисунок 5.1.1., 5.1.5.) от 1980-х годов к настоящему времени (Кулизин и др., 2021).

Сезонная сукцессия фитопланктона исследованных водотоков характеризовалась одним-тремя подъемами численности и двумя-тремя пиками биомассы в 1980-е годы и одним-тремя (численность) и тремя (биомасса) пиками в начале XXI века, с наибольшими значениями преимущественно весной, летом и

осенью (рисунки 5.1.2., 5.1.5., 5.1.7.). В отдельные годы отмечено, что динамика количественных показателей аппроксимировалась многовершинной кривой.

Осредненные за безледный период многолетние значения численности и биомассы фитопланктона в среднем течении р. Керженец в разные годы исследований варьировали от 0.15±0.05 до 4.27±0.97 млн кл./л и от 0.23±0.06 до 2.6±0.8 г/м^3 (таблица 5.1.1., рисунок 5.1.1.). Максимальных значений биомасса (12.08 г/м^3) достигала в 2014 г.



а б

Рисунок 5.1.1. Межгодовая динамика общей численности $\log_{10}$N (а) и биомассы $\log_{10}$B (б) фитопланктона р. Керженец

Трофический статус водотока, определенный по биомассе фитопланктона, в начале 2000-х годов соответствовал олиготрофному или слабомезотрофному уровню (Воденеева, 2006), а в настоящее время является устойчиво мезотрофным. Картина сезонной динамики структурных показателей фитопланктона р. Керженец в период исследований преимущественно характеризовалась 1-4-х вершинной кривой (рисунок 5.1.2.). Максимальные подъемы обилия фитопланктона, как правило, приходились на поздневесенний и раннелетний сезоны. Фитопланктон р. Керженец в середине-конце 1980-х гг. характеризовался как диатомово-зеленый с одним (численность) или двумя (биомасса) пиками развития, с преобладанием диатомовых (до 44% от средневегетационной биомассы) и зеленых (17%) водорослей (Охапкин, 1997). В ранневесенних ценозах отмечена подледная вегетация *Thoracomonas irregularis* (до 1.2 г/м³) при участии золотистых (*Chrysococcus rufescens*) водорослей. В летнем планктоне

развивались диатомовые (*Melosira varians*, виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Fragilaria*, *Surirella*) и криптофитовые (*Cryptomonas* spp., *Chroomonas* sp.) (Охапкин, 1997), а в 1985 г. было зарегистрировано массовое развитие *Gonyostomum semen* (Охапкин, Ветрова, 1980; Охапкин, 1997). Осенью биомасса не превышала 0.2 г/м^3 при господстве диатомей.

Отмеченные ранее и имеющие заметные показатели количественного развития в 1980-х гг. *Thoracomonas irregularis* и *Gonyostomum semen* (летом – до 6.0 г/м^3) в настоящее время либо не наблюдаются (первый), либо встречаются спорадически (второй) (Кулизин и др., 2021).

В середине 1990-х – начале 2000-х гг. в р. Керженец динамика численности и биомассы характеризовалась многовершинной кривой, со средневегетационными значениями биомассы от 0.23 до 1.89 г/м^3 (таблица 5.1.1.), при этом весной и осенью биомасса превышала летние показатели (Воденеева, 2007; Кулизин и др., 2021) (рисунок 5.1.2.).

Картина сезонной динамики биомассы фитопланктона р. Керженец в начале 2000-х годов характеризовалась 1-4 вершинной кривой, либо наблюдался один четко выраженный пик (2002 г.). Количественное развитие фитопланктона определяли зеленые (до 94% численности), диатомовые (до 60%), синезеленые (до 67%), а в 2001 г. – золотистые (до 99%) водоросли. Биомасса почти полностью была сформирована диатомеями (до 99% общей биомассы).

Максимальные подъемы обилия фитопланктона приходились на конец весеннего (2000, 2002 гг.), или на середину летнего сезона (2001 г.). Комплекс преобладающих по биомассе видов в течение всего периода наблюдения практически не изменялся. Часто отмечались полидоминантные ценозы с доминированием *Melosira varians* (до 85% общей биомассы), либо пеннатных диатомей – *Navicula cryptocephala*, *N. radiosa*, *Surirella tenera*, *S. biseriata*, *S. robusta*, *Stauroneis anceps*, виды рода *Pinnularia* и др. (Воденеева, 2006, 2007) (рисунок 5.1.2.).

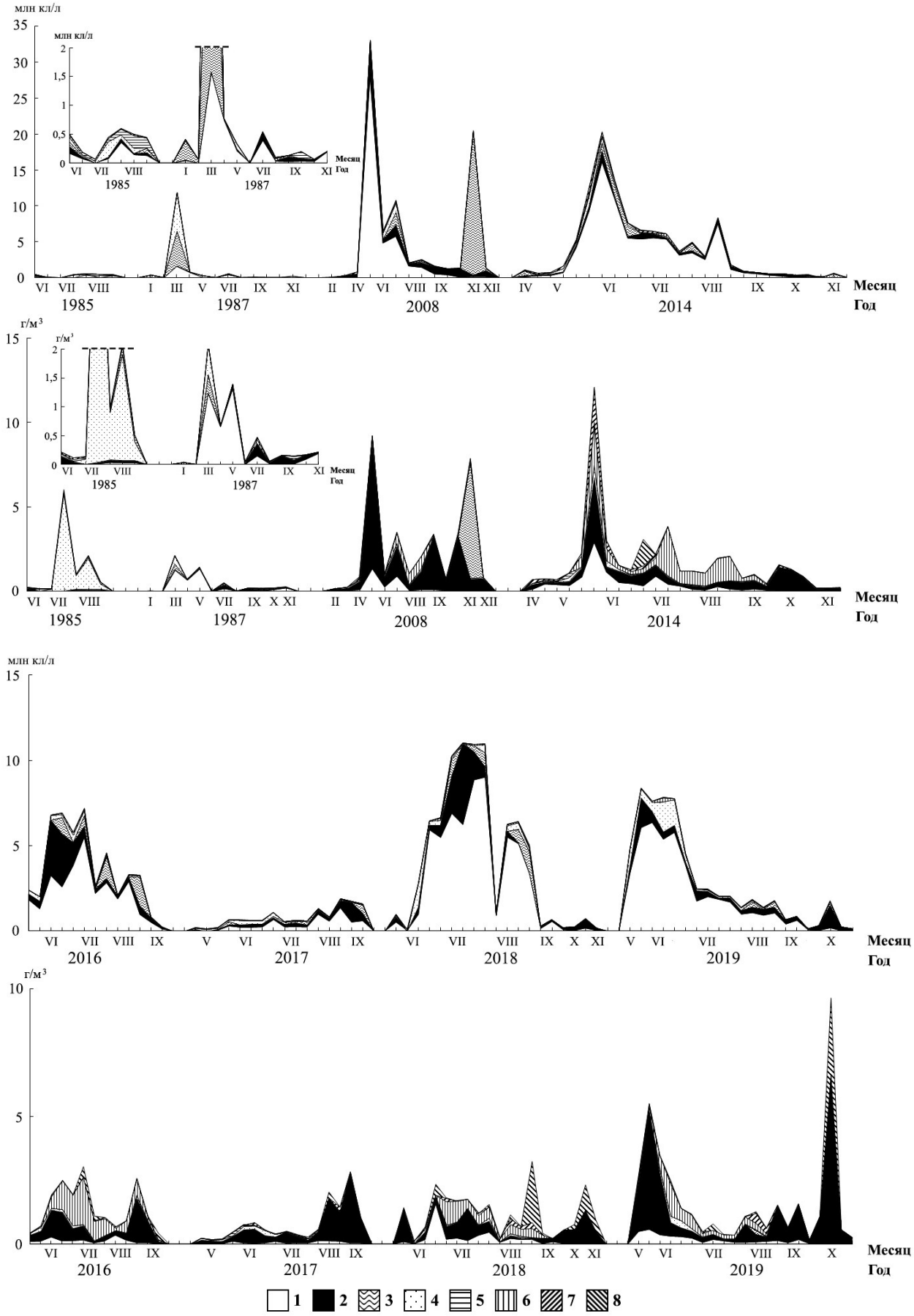


Рисунок 5.1.2. Динамика численности и биомассы фитопланктона р. Керженец в разные годы исследования. Условные обозначения: *1* – Chlorophyta, *2* – Bacillariophyta, *3* – Cyanophyta, *4* – Ochrophyta, *5* – Cryptophyta, *6* – Dinophyta, *7* – Euglenophyta, *8* – Charophyta

В 2008 г. по численности в весенний и летний сезоны доминировали зеленые водоросли (до 28.12 млн кл./л), в осенний период – диатомовые (до 1.22 млн кл./л). Как и в конце 1990-х начале 2000-х по биомассе преобладали центрические диатомеи с доминированием *Melosira varians* (до 2.55 г/м^3 – 72% общей биомассы). Также в группе ценозообразователей отмечены виды из родов *Cyclotella*, *Navicula* и *Ulnaria*. В летний сезон наблюдалось развитие динофитовых водорослей, составляющих до 35% общей биомассы (среднее значение биомассы за вегетационный период составляет 2.6±0.8 г/м^3). Среди доминантов были отмечены представители родов *Gymnodinium* (23%) и *Peridiniopsis* (15%).

Биомасса и численность фитопланктона р. Керженец в 2014 и 2016 гг. в течение вегетационного периода также характеризовались многовершинной кривой (рисунок 5.1.2.). Максимальное развитие фитопланктона наблюдалось в начале летнего сезона, когда численность составляла 20.32 млн кл./л, а биомасса 12.08 г/м^3 в 2014 г. и до 7.2 млн кл./л, 3.03 г/м^3 в 2016 г. По численности доминировали мелкоклеточные представители отдела Chlorophyta (до 79% от общей численности в летний период), по биомассе – Bacillariophyta (до 87.7% осенью). Среди доминантов отмечен постоянный компонент растительного планктона р. Керженец центрическая диатомея *Melosira varians*, а среди динофлагеллят – *Gymnodinium* sp. и *Unruhdinium kevei*.

Показано, что с 2008 г. начинается и продолжается в последующие годы постепенная перестройка состава структурообразующих по биомассе видов. Для исследования изменений в структуре сообществ фитопланктона р. Керженец в многолетнем аспекте и влияния факторов среды на данные процессы была построена модель на основании анализа избыточности (RDA) с использованием переменных: температура, прозрачность, pH, минерализация, содержание минерального азота, содержание фосфора, O_2, CO_2, Si и др. Статистический анализ значимости объяснения изменений структуры фитопланктона с использованием перестановочного теста для каждого проанализированного фактора показал, что статистической значимостью ($p<0.05$) характеризуются температура, прозрачность, содержание в воде минерального азота ($N_{мин}$), CO_2 и

Si (таблица 5.1.2., рисунок 5.1.3.). Полная модель значимо объясняет 31.7% от общей дисперсии видовой структуры фитопланктона. Статистически значимыми в модели являлись две оси (таблица 5.1.3.).

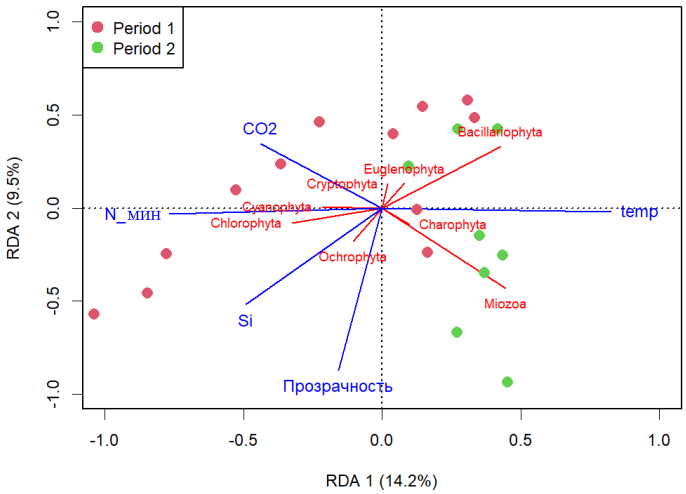


Рисунок 5.1.3. Результаты анализа избыточности (RDA) для проб фитопланктона при оценке структурных перестроек альгоценозов в многолетнем аспекте

Таблица 5.1.2.

Статистический анализ данных анализа избыточности (RDA) для исследованных факторов окружающей среды ($p<0.05$)

Фактор	Доля объясненной дисперсии	Значения критерия Фишера, F	Уровень значимости, p
Температура	13.1	3.81	0.03
$N_{мин}$	10.1	2.98	0.024
Прозрачность	7.9	2.63	0.022
Содержание Si	6.8	2.4	0.036
Содержание CO_2	6.7	2.37	0.048

Таблица 5.1.3.

Статистический анализ данных полной модели (RDA) на основании модели избыточности ($p<0.05$)

Фактор	Доля объясненной дисперсии	Значения критерия Фишера, F	Уровень значимости, p
Полная модель	31.7	2.77	0.001
Ось I	14.1	6.1	0.016
Ось II	9.4	4.1	0.045

В многолетнем аспекте наблюдается возрастание ценотической роли диатомей и динофлагеллят (рисунок 5.1.4.) в летних ценозах (до 36% от общей биомассы в 2008, до 76% в 2014 и до 61% в 2016 г.), особенно в периоды максимального прогрева вод (R_s=0.68, $p\leq0.05$) при относительно стабильных показателях биомассы зеленых водорослей. В осенний период, также как и ранее,

регистрировались планктоценозы с доминированием крупноклеточной *Melosira varians*.

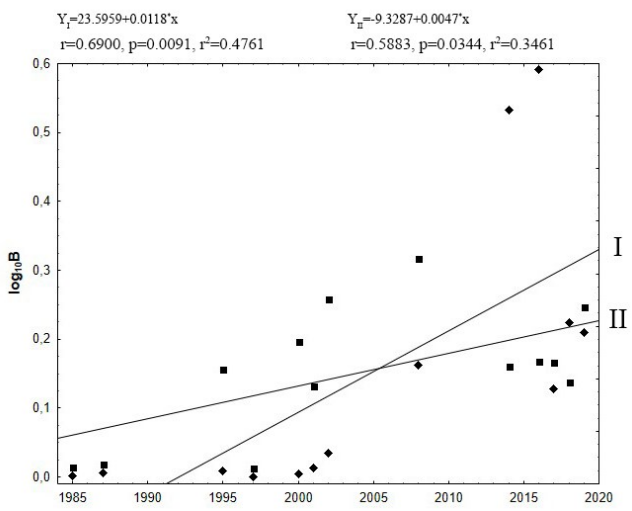


Рисунок 5.1.4. Многолетние изменения средних значений биомассы ($log_{10}B$) динофитовых (I) и диатомовых (II) водорослей в фитопланктоне р. Керженец

В 2017 г. весной по численности преобладали чешуйчатые золотистые водоросли (до 0.07 млн кл/л – 57%), при доминировании по биомассе диатомей (0.11 г/м^3 –70.7%). Заметного развития динофитовых водорослей, в том числе и инвазийного вида *Unruhdinium kevei*, в летний период не отмечено, что может быть связано с высоким количеством осадков и повышением уровня вод в реках (Государственный доклад…, 2018), отрицательно сказывающихся на развитии данной группы водорослей (R_s = -0.61, $p \leq 0.05$). Летом и осенью, при численном преобладании зеленых (до 74.6% от общей численности), по биомассе лидировали диатомовые водоросли (до 85.4% от общей биомассы). При этом состав доминирующих по биомассе видов менялся. В летних пробах отмечались представители пеннатных диатомей из родов *Navicula* (*N. radiosa*, *N. cryptocephala*), *Pinnularia* spp., *Ulnaria ulna* и *Gomphonema parvulum*, при доминировании *Melosira varians* осенью.

В 2018 и 2019 гг. характер развития фитопланктона соответствовал многовершинной кривой (рисунок 5.1.2.). Весной выявлено преобладание по численности зеленых (до 91.9%), реже золотистых (до 48.7%) водорослей, при лидировании по биомассе диатомей (до 83.8%). В биомассе летнего фитопланктона отмечено несколько подъемов, связанных с развитием диатомей (до 70.5%), динофитовых (до 52.4%), зеленых (до 79.5%), реже эвгленовых (до

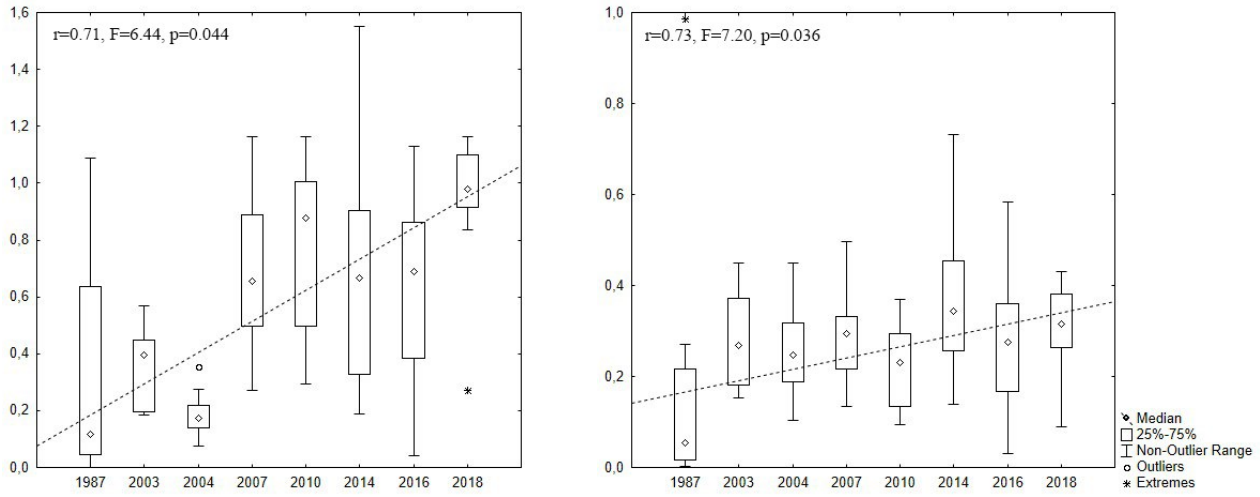
35.2% в 2019 г.), при преобладании по численности мелкоклеточных зеленых (до 90%, представители порядка Sphaeropleales) водорослей. Осенью по численности и биомассе лидировали коккоидные и колониальные нитчатые диатомовые (до 59.2 и 91.6% соответственно) и зеленые (до 67.2% и 80%) водоросли.

Устьевой район р. Керженец в конце 80-х годов прошлого века, находящийся в зоне влияния р. Волги, отличается более высокой продуктивностью (1.57 г/м^3, при максимальных значениях биомассы 11.3 г/м^3). Здесь полностью господствуют планктонные диатомеи (до 4.0 г/м^3), при участии цианопрокариот (1.1 г/м^3). (Охапкин, 1997). В современный период численность фитопланктона в отдельные годы достигала до 48.2 млн кл/л, а биомасса – 9.38 г/м^3, за счет доминирования криптомонад (до 41% от общей биомассы), динофлагеллят (до 21%) и цианопрокариот (до 13.4%).

Фитопланктон р. Ветлуги в конце 1980-х, как и в р. Керженец, диатомово-зеленый. Исследования среднего течения реки выявили преобладание зеленых (до 66% от средней биомассы за вегетационный период) и диатомовых (до 30%) водорослей. При содержании биогенов ($N_{мин.}$ – 0.3 мг/л, $P_{общ.}$ – 30 мкг/л), свойственных мезо-эвтрофным водам, средняя биомасса не превышала 1.5 г/м^3. Сезонная сукцессия характеризовалась наличием ранневесеннего и менее заметного летнего и осеннего максимумов биомассы. Ранневесенний подъем формировал *Thorakomonas irregularis*, развивавшийся ещё подо льдом. В период пика половодья биомасса фитопланктона резко снижалась, а в летнюю межень наблюдалось формирование полидоминантного комплекса представленного диатомеями (виды рода *Stephanodiscus*, *Aulacosira subarctica*, *A. ambigua*, *Melosira varians*, *Fragilaria crotonensis*, *Navicula rhynchocephala*, *N. radiosa*). Биомасса зеленых водорослей не превышала 0.3 г/м^3 (Охапкин, 1997). В осенних ценозах также отмечалось развитие *Stephanodiscus* sp., *Stephanodiscus hantzschii*, при участии *Chrysococcus biporus.*

Среднемноголетние значения численности фитопланктона р. Ветлуги в разные годы исследований изменялись от 0.59±0.09 до 6.6±1.3 млн кл./л., а

биомасса фитопланктона варьировала от 0.74±0.11 до 1.51±0.42 г/м^3 (таблица 5.1.1., рисунок 5.1.5.).



а б

Рисунок 5.1.5. Межгодовая динамика общей численности $\log_{10}$N (а) и биомассы $\log_{10}$B (б) фитопланктона р. Ветлуги

В 2003-2004 гг. фитопланктон характеризовался как зелено-диатомовый, со значительным участием золотистых (весна-начало лета) и эвгленовых (летом) водорослей. По численности во все годы исследований преобладали зеленые водоросли. В 2003 г. основу биомассы фитопланктона (до 81% от общей) составляли диатомеи (*Aulacoseira granulata*, *A. subarctica*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, виды родов *Navicula*, *Nitzschia*), а ее динамика отличалась одновершинной кривой с максимумом развития в августе.

В 2004 г. отмечены 2 подъема биомассы – в начале июня и в августе, также за счет развития диатомей при сопутствии эвгленид (*Euglena viridis*, *Phacus pleuronectes*, *Trachelomonas volvocina*, *T. hispida*). В начале 2000-х гг весомый вклад в биомассу вносили лорикатные золотистые водоросли (*Dinobryon divergens*, *D. suecicun*, *Chrysococcus biporus*).

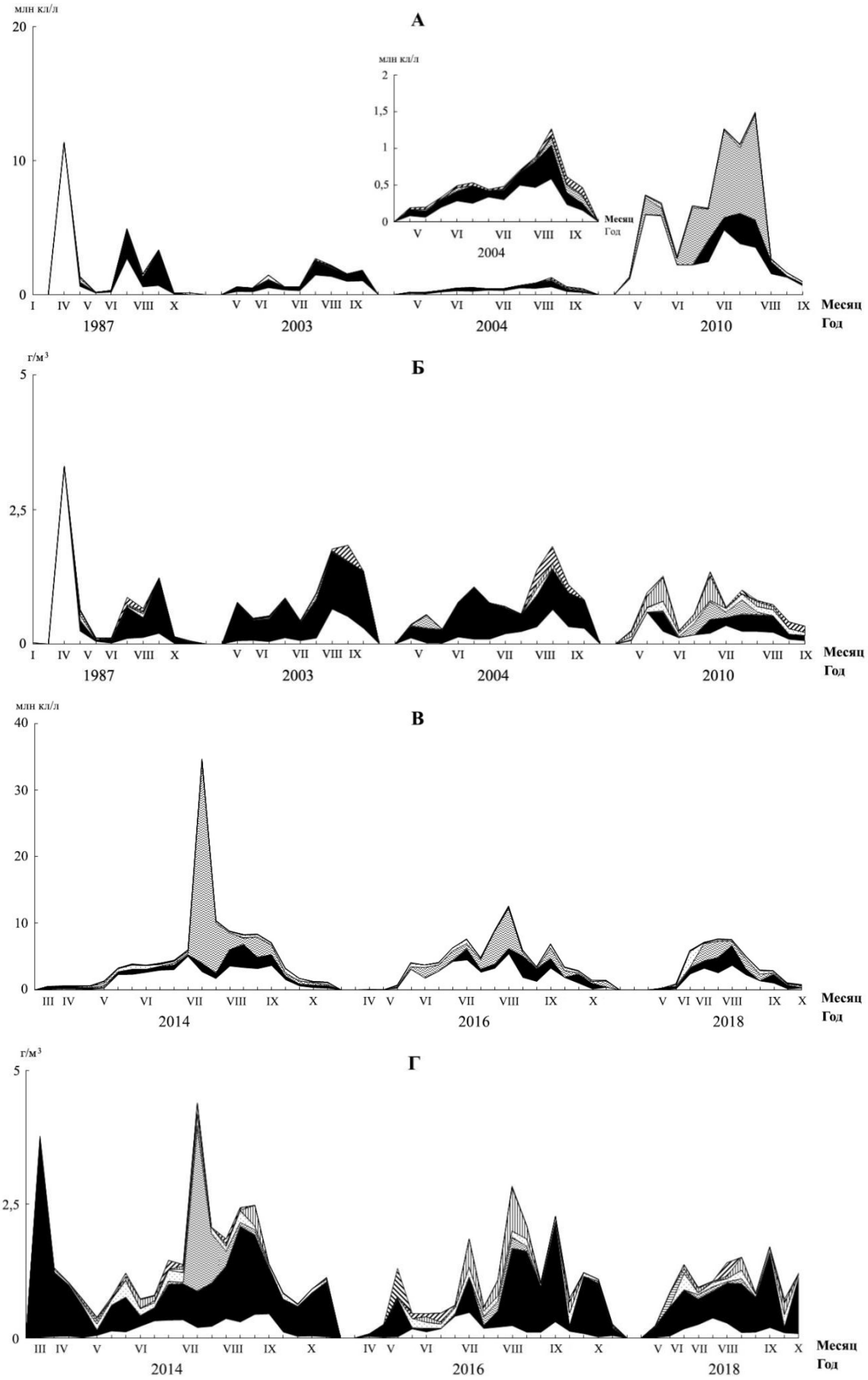


Рисунок 5.1.6. Динамика численности (А, В) и биомассы (Б, Г) фитопланктона р. Ветлуги в разные годы исследования. *Условные обозначения те же, что и на рисунке 5.1.2.*

В 2010 г. в период аномально высоких температур динамика структурных показателей характеризовалась 1-3-х вершинной кривой (рисунок 5.1.6.). Максимальные подъемы обилия фитопланктона зафиксированы в поздневесенний и летний сезоны. Весной основу численности составляли мелкоклеточные представители порядка Sphaeropleales (максимальная численность составляла 5.95 млн кл/л – 80%), а биомассы – динофлагелляты (0.09 г/м^3 – 36%). В летний период развивался эвтрофный комплекс видов, представленный синезелеными *Dolichospermum affine* и *D. spiroides* (численность достигала 4.29 млн кл/л – 64.6%, а биомасса – 0.2 г/м^3 – 38.1%), диатомовыми (*Aulacoseira subarctica* и *A. granulata*) водорослями при участии золотистых (*Dinobryon divergens*). Осенью комплекс доминирующих видов был сформирован планктонными видами диатомей – *Aulacoseira subarctica, A. granulata*, виды рода *Stephanodiscus.*

Сезонная динамика показателей обилия фитопланктона р. Ветлуги в 2014 и 2016 гг. характеризовалась многовершинной кривой, а максимальное развитие фитопланктона приурочено к весеннему, летнему и осеннему (2016 г.) сезонам (численность до 34.6 млн кл./л, биомасса – 4.38 г/м^3 в 2014 г.; 12.54 млн кл./л и 2.83 г/м^3 в 2016 г. соответственно) (рисунок 5.1.6.). Весной 2014 г. основу численности и биомассы создавали диатомовые (до 44% общей численности и 75 % биомассы) и золотистые (33% и 28% соответственно) водоросли. Комплекс доминирующих видов сформирован диатомовыми – *Amphora ovalis, Ulnaria ulna, Navicula radiosa, Gyrosigma acuminatum, Cymatopleura solea,* и золотистыми водорослями – *Dinobryon divergens* и *Chrysococcus biporus*. В 2016 г. максимальная численность была у зеленых (36%) и золотистых (32%), а биомасса – у диатомовых водорослей (92%). По численности преобладали виды рода *Chlamydomonas*, *Chrysococcus biporus*, по биомассе – *Melosira varians* и *Ulnaria ulna.*

В летний сезон 2014 г. пик численности фитопланктона приходился на конец июля, составляя 34.6 млн кл./л (рисунок 5.1.6.). В начале сезона превалировали зеленые водоросли из порядка *Sphaeropleales*, которые создавали до 76% суммарной численности и до 32% биомассы. Начиная с середины июля и по

начало августа было зафиксировано цветение воды цианопрокариотой *Dolichospermum spiroides*, с максимальной численностью 22.32 млн кл./л (64% от общей) и биомассой 2.75 г/м^3 (62.9% от общей). В 2016 г. по численности также преобладали зеленые водоросли (65% от общей численности), по биомассе – центрические диатомеи (*Aulacoseira subarctica, Aulacoseira granulata*) с наибольшими значениями в конце летнего сезона – 0.99 г/м^3 (47.4%), при значительном участии динофлагеллят (*Gymnodinium sp., Unruhdinium kevei*) и синезеленых водорослей (*Dolichospermum planctonicum*). Осенью 2014 и 2016 гг. вклад диатомовых водорослей в численность составлял до 86%, а в биомассу – до 95%. Комплекс доминирующих видов представлен планктонными диатомовыми: *Aulacoseira granulata*, виды рода *Stephanodiscus*, *Nitzschia*. Трофический статус р. Ветлуги, определенный по биомассе фитопланктона, соответствовал мезотрофному уровню (таблица 5.1.1.).

В устьевом участке р. Ветлуги в конце 1980-х годов в планктоне преобладали диатомовые (до 65.5% средней за вегетационный период биомассы) и зеленые (до 27.2%) водоросли, при максимальных значениях биомассы 12.4 г/м^3. В настоящее время количественные показатели развития фитопланктона варьировали от 6.88 до 19.33 млн кл./л и от 2.06 до 4.53 г/м^3, за счет преимущественного развития центрических диатомовых водорослей (*Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*). По мере смешивания ветлужских и волжских вод отмечалось возрастание показателей развития водорослей за счет увеличения доли цианопрокариот (до 57%) и криптофит (до 21%) при сохранении господствующего положения диатомей.

В р. Вишне, характеризующейся более высокой цветностью вод, количественное развитие альгоценозов менее обильно (в среднем от 0.06±0.01 до 0.32±0.06 млн кл./л и от 0.15±0.03 до 0.35±0.12 г/м^3) (таблица 5.1.1.), при максимальной биомассе 2.52 г/м^3 в 2002 г., что соответствовало уровню олиготрофных вод. В периоды исследований состав альгоценозов был разнообразен. Сезонная динамика численности и биомассы р. Вишня характеризовалась 1-3-вершинной кривой, с наибольшими значениями

показателей в летне-осенний период (рисунок 5.1.7.). В отдельные годы отмечено развитие синезеленых (*Lyngbya* sp. – осень 1997 г., *Oscillatoria granulata*, *Microcystis pulverea* – осень 2001 г.), диатомовых (*Stephanodiscus hantzschii* – лето 1997 г., *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia acicularis, Meridion circulare var. constrictum* – осень 2001-2002 и 2016 гг.), реже золотистых (*Uroglena europea* – осень 2001 г.) водорослей.

Биомассу фитопланктона формировали в разные годы пеннатные формы диатомей (*Amphora* sp., *Navicula cryptocephala, Nitzschia acicularis* – в 2001, 2016 гг., *Meridion circulare* var. *constrictum* – в 2002 г.), представители зигнемовых (*Spirogyra* sp, *Mougeotia* sp.), десмидиевых (*Cosmarium* sp., *Closterium* sp.) водорослей, а в современный период – жгутиковых форм из динофлагеллят (*Gymnodinium* sp.). В водотоке в летних сообществах возрастает роль эвгленовых водорослей, вклад которых в биомассу достигал более 80%. Основными доминантами являлись виды из родов *Euglena*, *Trachelomonas*, *Phacus*. Несмотря на достаточное содержание фосфора в водотоке, межгодовые значения биомассы соответствовали классу олиготрофных вод.

Слабое развитие фитопланктона р. Вишня вероятно связано с недоступностью фосфора, формирующего с гуминовыми соединениями слабоусвояемые комплексы (Лазарева и др. 2003).

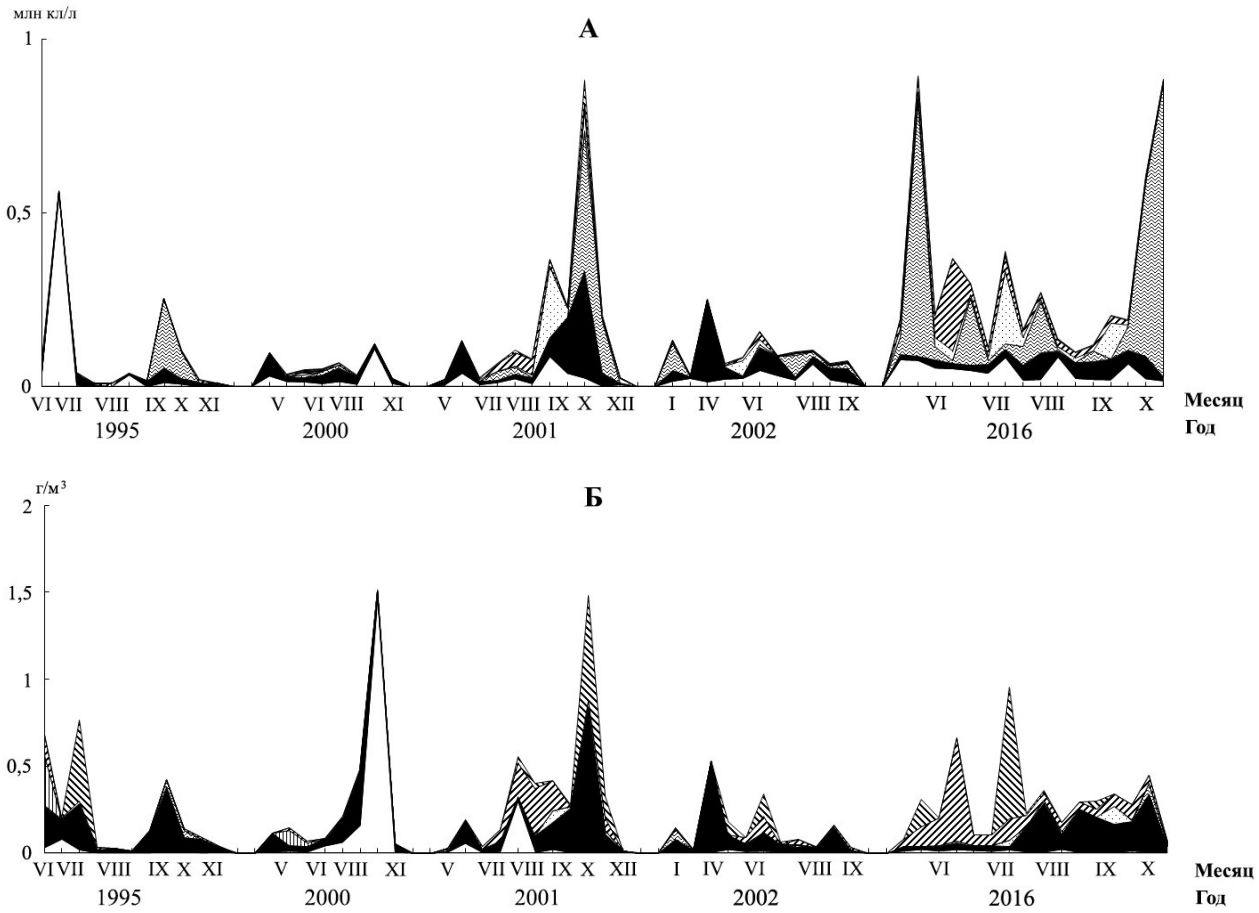


Рисунок 5.1.7. Динамика численности (А) и биомассы (Б) фитопланктона р. Вишня в разные годы исследования. *Условные обозначения те же, что и на рисунке 5.1.2.*

Таким образом, количественное развития фитопланктона исследованных водотоков характеризовалось постоянством сезонной динамики структурных показателей с выраженными 1-4 пиками развития. Максимальное развитие было приурочено к весеннему и летнему сезонам. Основу численности фитопланктона р. Керженец и р. Ветлуги составляли мелкоклеточные зеленые, а биомассы – диатомовые водоросли. Осредненные за безледный период значения биомассы альгоценозов рек Керженец и Ветлуга в их среднем течении в 1980-х гг. колебались от 0.44 до 1.43 г/м³, в первой четверти XXI века – от 0.74 до 2.60 г/м³. При этом в устьевых участках рек обилие фитопланктона было заметно выше (максимальная биомасса летнего фитопланктона р. Керженец достигала 11.3 г/м³, в р. Ветлуге – до 12.4 г/м³), особенно после создания Чебоксарского водохранилища. Р. Вишня в связи с малой длиной, незначительным расходом

воды, более низкими значениями pH и высокой цветностью вод характеризовалась наименьшими показателями количественного развития, свойственными водоемам олиготрофного типа (в среднем за вегетационный период 0.15-0.31 г/м³). В р. Вишне отмечалось снижение участия в летнем планктоне диатомей при возрастании биомассы эвгленовых водорослей. В современный период в р. Керженец отмечалось возрастание ценотической роли динофлагеллят и диатомей, а в р. Ветлуге – интенсивное развитие цианопрокариот и динофлагеллят в летних ценозах. Степень развития потамопланктона рек в течение вегетационного периода менялась незначительно, соответствуя в р. Керженец и р. Ветлуге уровню мезотрофных, а в р. Вишня – олиготрофных вод. Характер комплексов фитопланктона р. Керженец в весенние и осенние сезоны определяли диатомовые водоросли с превалированием *Melosira varians*. В современный период отмечалось увеличение доли лимнофильных автохтонных и аллохтонных миксотрофных жгутиковых видов при снижении вклада диатомей. В р. Ветлуге основу численности составляли диатомовые, с высокой долей золотистых (весна), зеленые и синезеленые (лето) и диатомовые (осень) водоросли. В сложении биомассы преимущественно участвовали диатомеи при сопуствии динофлагеллят и цианопрокариот в летних ценозах. В р. Вишня высокая цветность в комплексе с гидрохимическими и гидрологическими характеристиками способствовала возрастанию доли фитофлагеллят в летних ценозах, при лидировании диатомей и зеленых водорослей.

5.2. Состав и динамика доминирующих комплексов фитопланктона исследованных рек

Фитопланктон, как сложная многокомпонентная система, чутко реагирует изменением состава и продуктивности альгоценозов на смену абиотических, биотических и антропогенных факторов, однако разнообразное их сочетание практически исключает возможность предсказания доминирования конкретного вида. Более вероятным при определённых условиях становится доминирование их комплексов (Горелышева, 2000). Состав доминирующих комплексов фитопланктона определяет характерные черты структуры планктонных альгоценозов, отражает трофический статус и качество вод (Трифонова, 1990).

В последние десятилетия в странах Европейского союза активно апробируется функциональная классификация пресноводных водорослей для оценки экологического состояния водоемов и водотоков. Данная классификация основывается на использовании сообществ фитопланктона, которые при воздействии разного рода факторов вырабатывают морфологические и физиологические стратегии адаптации, способствующие их дальнейшему выживанию (Семченко, Разлуцкий, 2011). Применение данного подхода показало, что изменение в соотношении функциональных групп при возрастании концентрации биогенов более показательно, чем отдельных видов или родов (Reynolds et al., 2002), что способствует более точной оценке экологического состояния водных объектов.

В исследованных реках выявлено 95 (10.5% от общего видового состава) видов и внутривидовых таксонов, преобладающих в фитопланктоне в разные сезоны вегетационного периода и создающих от 10 до 100% общей биомассы (таблица 5.2.1.). Среди них выделялись диатомовые (44.2% от общего состава доминирующих таксонов), эвгленовые (14.7%), при равном вкладе зеленых, охрофитовых и харофитовых (по 9.5%) водорослей.

Таблица 5.2.1.

Таксономический состав доминирующих видов фитопланктона исследованных рек (над чертой – число видов, под чертой – %)

Река	*Cyano-prokaryota*	*Eugleno-phyta*	*Dino-phyta*	*Crypto-phyta*	*Ochro-phyta*	*Bacillario-phyta*	*Chloro-phyta*	*Charo-phyta*	**Всего**
Ветлуга	3 / 6.5	2 / 4.3	3 / 6.6	1 / 2.1	4 / 8.7	23 / 50	6 / 13	3 / 6.5	**45**
Керженец	-	9 / 15.7	4 / 7	3 / 5.2	6 / 10.5	25 / 43.9	5 / 8.8	5 / 8.8	**57**
Вишня	1 / 3.2	7 / 22.6	1 / 3.2	-	1 / 3.2	15 / 48.4	2 / 6.4	4 / 12.9	**31**
Всего	**4 / 4.2**	**14 / 14.7**	**5 / 5.2**	**3 / 3.1**	**9 / 9.5**	**42 / 44.2**	**9 / 9.5**	**9 / 9.5**	**95**

Всего в составе ценозообразующих видов р. Керженец в разные годы исследований отмечены 57 представителей, среди которых большая часть сформирована диатомеями (25 видов – 43.9%), при участии эвгленовых (15.7%) и охрофитовых (10.5%) водорослей (таблица 5.2.1.). Схожее соотношение доминирующих групп наблюдалось для р. Вишня, однако третью ранговую позицию занимали представители отдела Charophyta (12.9%). В р. Ветлуге соотношение доминирующих таксонов оказалось схожим с общим видовым богатством фитопланктона.

Среди центрических диатомей высокие показатели развития в р. Керженец были зарегистрированы у *Melosira varians*. По литературным данным *Melosira varians* является доннопланктонным, весьма обычным видом пресных вод умеренных широт (Скабичевский, 1960), часто встречаемым доминантом и содоминантом в реках левобережья (Керженец, Узола, Линда) (Охапкин, 1997). В ряду наблюдений показано снижение показателей частоты встречаемости (pF) данного вида от 85% (конец 1980-х-начало 2000-х годов) до 23 (2014 г.) и частоты доминирования (DF) от 61% (конец 80-х-начало 2000-х годов) до 7-21 (2014-2019 гг.), что вероятно связано с уменьшением роли *M. varians* в составе доминирующих комплексов. Начало вегетации *M. varians* приурочено ко второй-третьей декаде мая, однако максимальное развитие, как правило, отмечалось осенью, часто в условиях низких температур (рисунок 5.2.1.).

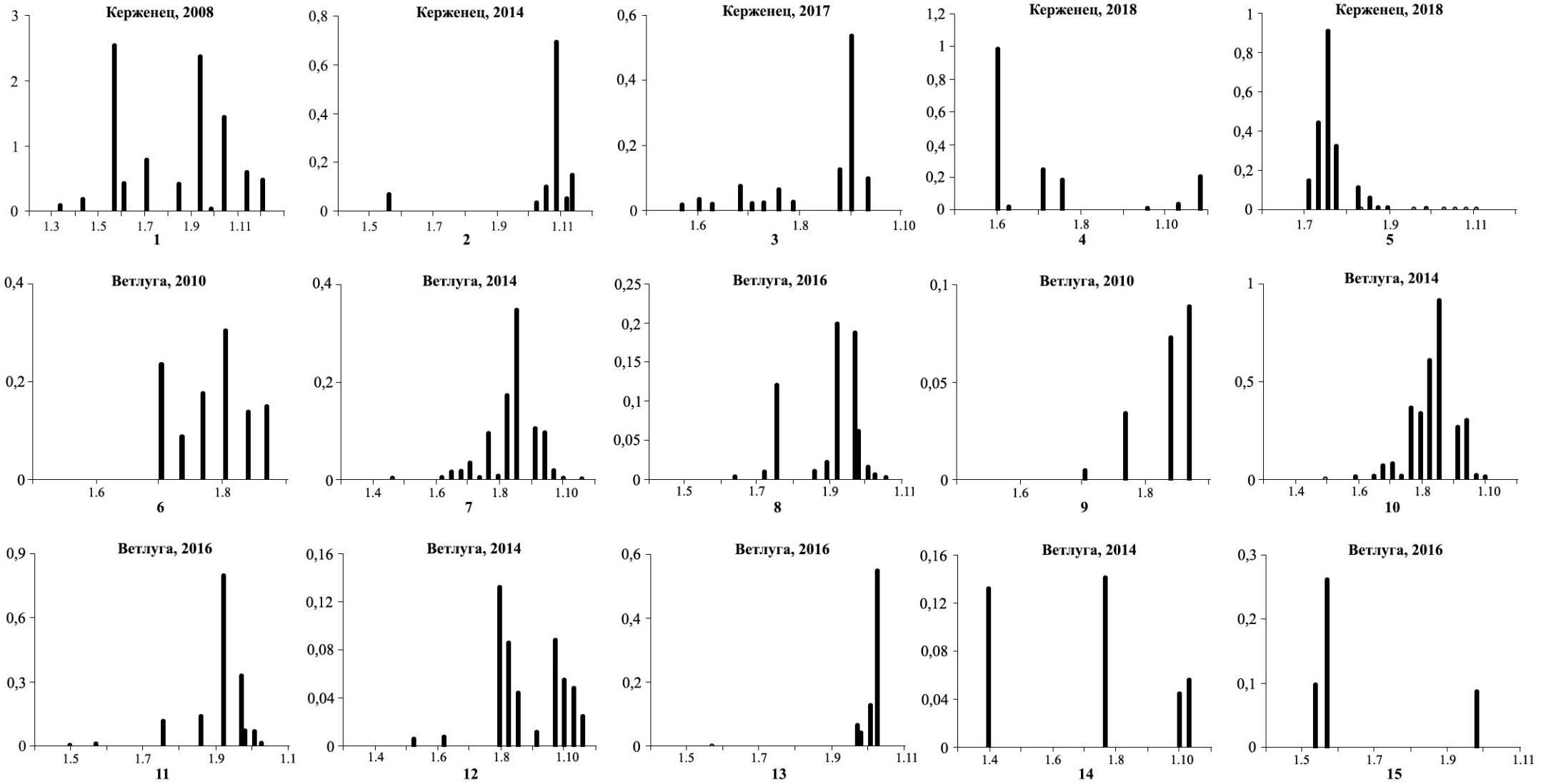


Рисунок 5.2.1 Сезонная динамика биомассы (г/м^3) некоторых диатомовых водорослей в фитопланктоне исследованных рек (1-4, 14-15 – *Melosira varians*, 5-8 – *Aulacoseira subarctica*, 9-11 – *A. granulata,* 12-13 – *Stephanodiscus hantzschii*). По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – биомасса водорослей (г/м^3)

Из других представителей центрических диатомей в весенний сезон 2008 г. установлено развитие *Stephanodiscus hantzschii* (pF=7%, DF=7%, 1.2 г/м^3 – 13% от общей биомассы), а в последние годы (2016 и 2018 гг.) – *Aulacoseira subarctica* (pF=79-100%, DF=15-23%, 0.94 г/м^3 – 49%). *A. subarctica* – истинно планктонный вид, развивающийся в середине июня-июле, достигал нескольких максимумов обилия в течение летнего сезона и являлся показателем мезотрофных вод (Gibson et al., 2003; Алешина и др., 2014; Корнева и др., 2016). Частота встречаемости и доминирования других центрических диатомовых (представители рода *Cyclotella*) была намного ниже.

В доминирующих комплексах р. Ветлуги по частоте встречаемости (pF>60%) и доминирования (DF>50%) отмечались две центрические колониальные диатомеи – *Aulacoseira subarctica* и *A. granulata*. Данные виды являются типичными обитателями фитопланктона р. Ветлуги, встречаясь как в среднем течении, так и в устье. Среди других видов центрических диатомей высокая встречаемость (pF>70%) показана для *Stephanodiscus hantzschii*, однако частота доминирования (DF) не превышала 10% (рисунок 5.2.1.).

Более разнообразно в составе доминирующих комплексов исследованных рек были представлены пеннатные формы диатомовых водорослей. В данном списке можно отметить представителей родов *Navicula*, *Pinnularia*, *Plagiotropis*, *Ulnaria*, *Amphora*, *Eunotia*, *Cymatopleura*, *Sellaphora*, *Cymbopleura*, *Surirella*, *Meridion*, *Tabellaria* и *Nitzschia*. К видам, развивающимся преимущественно в весенних и осенних ценозах р. Керженец, относились представители родов *Ulnaria* (*U. ulna* с частотой встречаемости (pF) в разные годы от 15 до 44% и частотой доминирования (DF) от 4 до 31%) и *Navicula* (*N. radiosa*, *N. cryptocephala*). Наиболее высокие значения pF (до 66%) и DF (до 25%) отмечены для *N. cryptocephala*, повышенная продуктивность которой наблюдалась летом и осенью (август – начало сентября) (рисунок 5.2.2.).

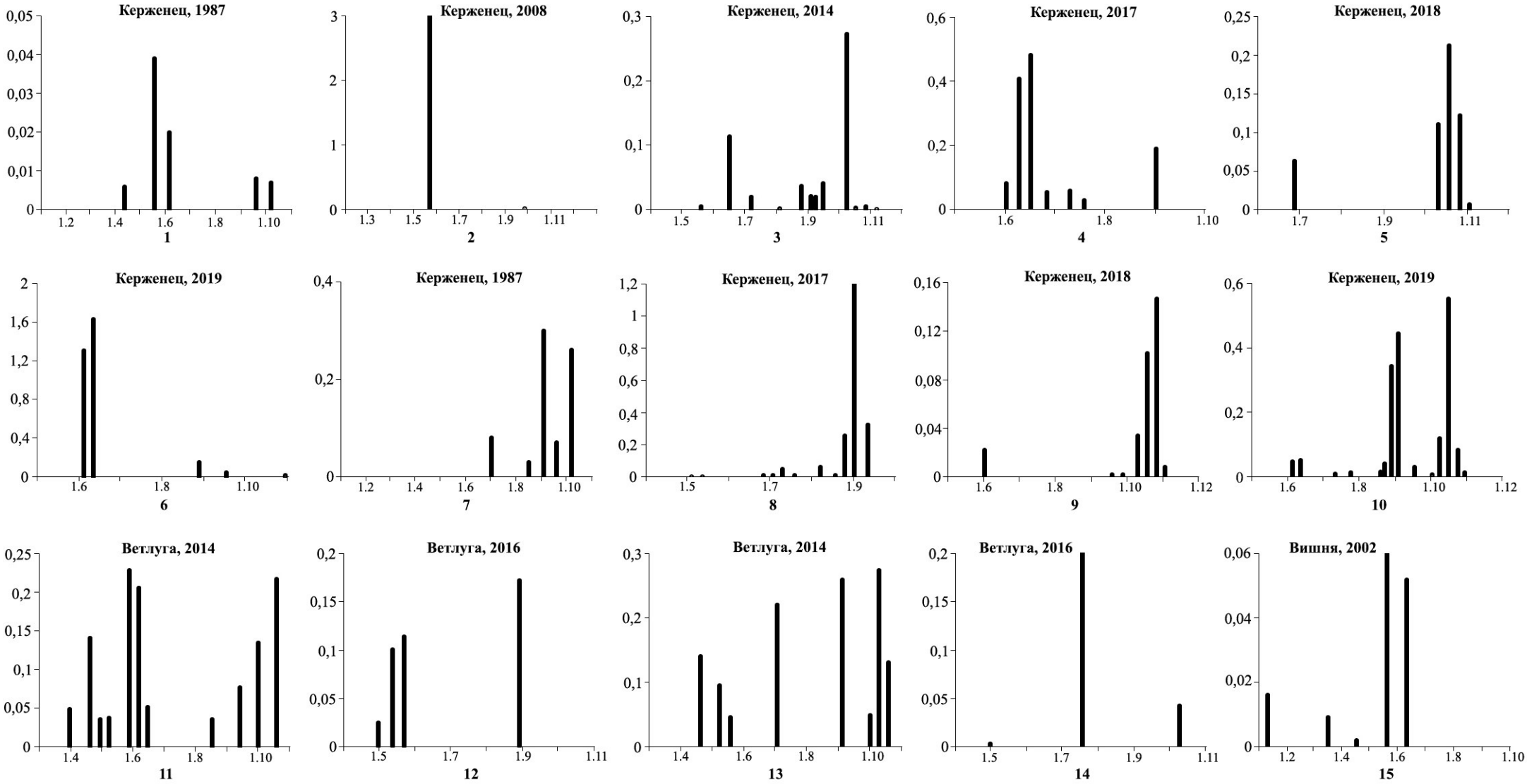


Рисунок 5.2.2. Сезонная динамика биомассы (г/м^3) некоторых диатомовых водорослей в фитопланктоне исследованных рек (1-6, 11-12 – *Ulnaria ulna*, 7-10 – *Navicula cryptocephala*, 13-14 – *Navicula radiosa,* 15 – *Tabellaria flocullosa*). По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – биомасса водорослей (г/м^3)

В р. Ветлуге среди пеннатных диатомей также отмечались *Ulnaria ulna* (pF до 48%, DF до 23%), *Navicula radiosa* (pF до 38%, DF до 33%) и в последние годы – представитель бентосных сообществ *Plagiotropis lepidoptera* (pF до 30%, DF до 26%). Роль других видов в формировании доминирующих комплексов была менее значима. В р. Вишне состав доминантов оказался разнообразным. Отмечены высокие значения pF и DF для *Ulnaria ulna* (pF до 36%, DF до 18%), *Meridion circulare* var. *constrictum* (pF до 45, DF до 27) и *Tabellaria flocullosa* (pF до 10, DF до 10). Виды рода *Tabellaria*, являющиеся эдификаторами закисленных водоемов и водотоков (Hudon et al., 1986; Корнева, 2000), постоянно отмечались в составе фитопланктонных сообществ озер и рек Нижегородского Заволжья и выступали в роли доминантов, содоминантов, реже – сопутствующих компонентов (Воденеева, 2006) (рисунок 5.2.2.).

Значения биомассы зеленых водорослей, по численности превосходящих представителей других групп, редко превышали 1 г/м^3. В середине 80-х годов прошлого столетия в р. Керженец отмечалось массовое развитие *Thoracomonas irregularis* со значительными показателями встречаемости и доминирования (pF=83%, DF=50%). Неоднократно, в течение всего вегетационного периода разных лет наблюдалось развитие других жгутиковых вольвоксовых (*Chlamydomonas* spp.), роль которых возрастала весной 2008 (pF=84%, DF=23%) и 2014 (pF=92%, DF=38%) гг. Также среди представителей порядка *Volvocales* отмечена *Pandorina morum*, выступающая доминантом и содоминантом летнего фитопланктона (pF=12%, DF=6%). Развитие схожих доминирующих комплексов наблюдалось в планктоне р. Ветлуги, где так же в летних сообществах преобладали виды рода *Chlamydomonas* и *Pandorina morum*. Представители порядков *Sphaeropleales* и *Chlorellales*, обладающие высокими значениями видового богатства, не играли существенной роли в формировании биомассы фитопланктона изученных рек (рисунок 5.2.3.).

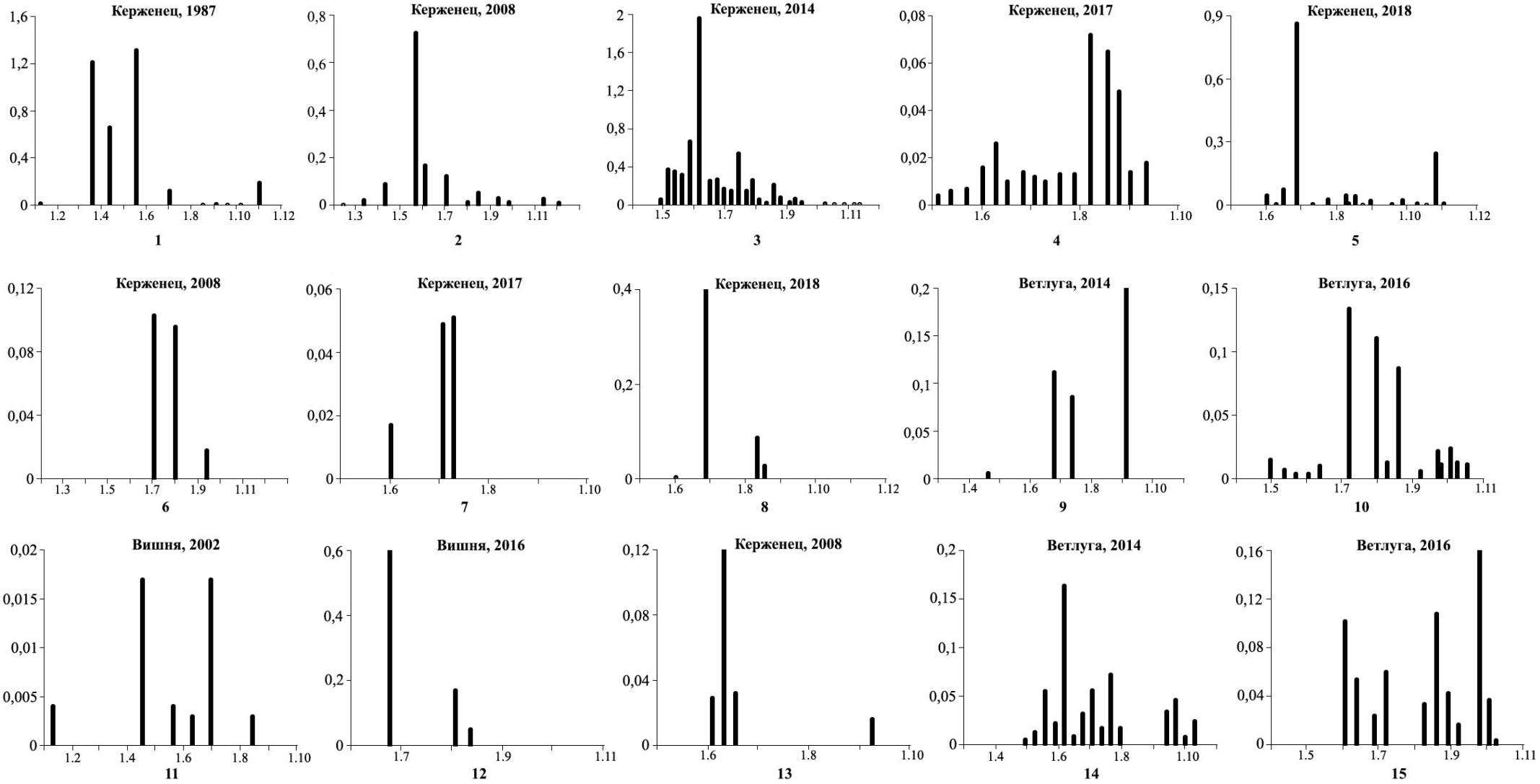


Рисунок 5.2.3. Сезонная динамика биомассы (г/м^3) зеленых, зигнемовых и охрофитовых (класс Chrysophyceae) водорослей в фитопланктоне исследованных рек (1– *Thoracomonas irregularis*, 2-5, 10 – *Chlamydomonas* spp., 6-9 – *Pandorina morum,* 11-12 – *Mougeotia* sp., 13-15 – *Dinobryon divergens*). По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – биомасса водорослей (г/м^3)

Важное значение в качестве ценозообразующих видов в реках Керженец и Вишня играли нитчатые зигнемовые водоросли рода *Mougeotia*, являющиеся частыми обитателями ацидных цветных вод (Корнева, 1994). Виды этого рода входили в состав доминирующих комплексов р. Керженец в разные годы наблюдений, достигая максимума развития в летних ценозах в 2016 г. (pF=8%, DF=7%; до 57 % от общей биомассы) и осенью 2018 (pF=21%, DF=15%; до 39 %) гг. Наибольшие значения встречаемости (pF=27%) и доминирования (DF=18%) *Mougeotia* sp. выявлены в р. Вишне в 2002 г., с максимумами развития ранней весной (до 18% от общей биомассы) и в начале лета (до 20%). Среди представителей порядка *Desmidiales* в качестве доминантов отмечены крупноклеточные представители из родов *Cosmarium* (*C. praemorsum, C. punctulatum*) и *Closterium* (*C. ehrenbergii*), роль которых возрастала по мере увеличения цветности и ацидности вод (рисунок 5.2.3.).

Пресноводные динофлагелляты, являясь неотъемлимым компонентом водных экосистем разного типа, в последнее десятилетие оказывают существенное воздействие на состав и структурные показатели водорослевых сообществ (Воденеева и др., 2016; Кулизин и др., 2021). В планктоне рек Керженец и Ветлуга наибольшую роль имели виды родов *Peridinium* (*P. cinctum, Peridinium sp.*) и *Gymnodinium*, достигая высоких показателей встречаемости и доминирования (pF до 46 и 77%; DF до 23 и 46 соответственно). Они были обнаружены в течение всего вегетационного периода, однако в составе доминирующих комплексов отмечены только летом. Также в составе эдификаторов летних планктоценозов р. Керженец отмечен инвазийный вид *Unruhdinium kevei*, с максимальными значениями встречаемости (pF=84%) и доминирования (DF=69%) в 2016 г. В многолетнем ряду наблюдений показано постепенное возрастания значений pF (от 15 до 84%) и DF (от 7 до 69) данного вида, что говорит о его постепенном проникновении и натурализации в альгоценозах р. Керженец. Схожая динамика развития *U. kevei* отмечена и для фитопланктона р. Ветлуги, но показатели встречаемости и доминирования были ниже (pF до 26%; DF до 21%). В р. Вишне развитие *U. kevei* наблюдалось в виде

единичных клеток в планктонных пробах (вклад в общую биомассу составлял 0.009 г/м^3, 3%) (рисунок 5.2.4.).

Представители отдела *Ochrophyta* в составе доминирующих комплексов наиболее часто отмечались в реках, имеющих более высокие значения цветности (рр. Керженец и Вишня), однако их биомасса редко превышала 0.5 г/м^3. Среди представителей класса Chrysophyceae в фитопланктоне рр. Керженец и Ветлуга наиболее часто встречались виды рода *Dinobryon*, в частности *Dinobryon divergens* (pF=30%, DF=15% и pF=63%, DF=21% соответственно), являющийся частым обитателем мезотрофных вод с повышенной цветностью и проточностью (Воденеева, 2006). В отдельные годы, преимущественно в весенних ценозах, также отмечались виды родов *Chrysococcus* (*Chrysococcus biporus* – pF до 69%, DF до 5 и pF 60%, DF 20%), *Synura* spp. и *Mallomonas* spp. В р. Вишне из золотистых водорослей в составе доминантов выявлены представители рода *Mallomonas*, развивающиеся осенью. Выделение отдельных видов чешуйчатых золотистых водорослей в составе альгоценозов с использованием световой микроскопии не представляется возможным (Kulizin et al., 2021). В классе Raphidophyceae выявлен один вид – *Gonyostomum semen*, доминирующий в фитопланктоне р. Керженец в 80-х годах прошлого века (pF=71%, DF=71%), а в настоящее время постоянно встречающийся в незначительном количестве.

Среди эвгленовых водорослей в составе доминантов р. Керженец и Вишня обнаружены немногочисленные представители родов *Trachelomonas* (*T. intermedia*, *T. volvocina*, *T. volvocinopsis*, *T. granulosa*) и *Euglena* (*E. viridis*, *E. spirogyra*). В качестве наиболее часто встречающегося доминанта отмечался *Trachelomonas volvocina* (pF до 54%, DF до 4% в р. Керженец; pFдо 100, DF до 25 в р. Вишня) (рисунок 5.2.4.).

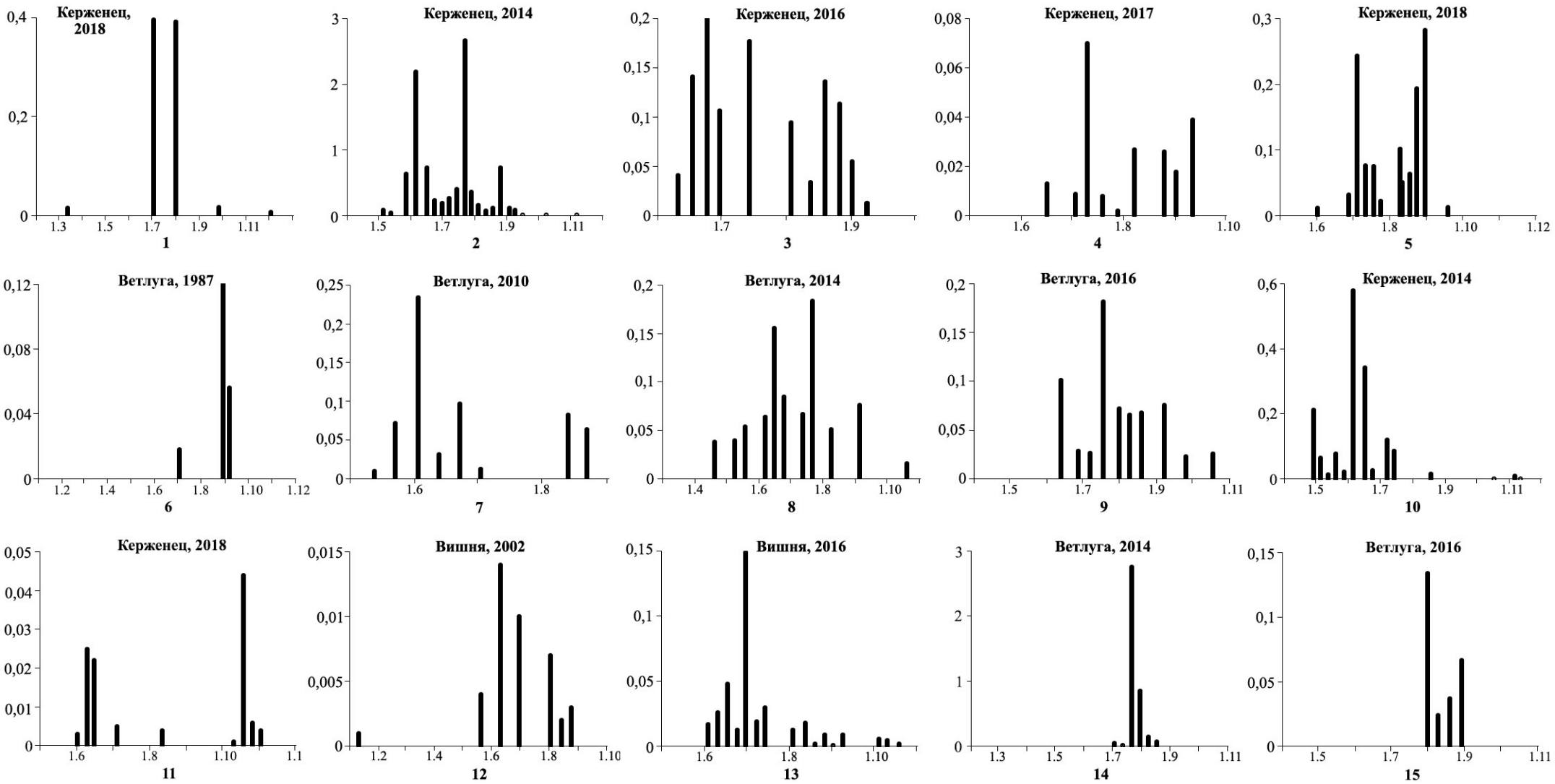


Рисунок 5.2.4. Сезонная динамика биомассы (г/м^3) динофитовых, эвгленовых водорослей и цианопрокариот в фитопланктоне исследованных рек (1-9 – *Gymnodinium* sp.sp., 10-13 – *Trachelomonas volvocina*, 14-15 – *Dolichospermum spiroides*). По оси абсцисс – месяцы, по оси ординат – биомасса водорослей (г/м^3)

Криптофитовые водоросли не играли существенной роли в формировании доминирующих комплексов исследованных рек. Виды рода *Cryptomonas* развивались на протяжении всего периода вегетации разных лет, причем частота доминирования была на 15-20% выше в олигоацидных водотоках (р. Керженец).

Цианопрокариоты как доминанты и субдоминанты редко отмечались в фитопланктоне рек Керженец и Вишня, что вероятно связано с низкими значениями минерализации и ацидностью вод, лимитирующих развитие данной группы водорослей (Охапкин, 2001; Воденеева, 2006). Имеются отдельные данные о присутствии в летних ценозах р. Вишня бентосного представителя *Oscillatoria acutissima* (pF=25%, DF=6%). В р. Ветлуге на протяжении нескольких лет (2010-2016 гг.) в летний сезон наблюдалось массовое развитие диазотрофных цианопрокариот, среди которых *Dolichospermum spiroides* с частотой встречаемости (pF) больше 30%, при частоте доминирования DF=10% (рисунок 5.2.4.).

Анализ структуры доминирующих видов фитопланктонных сообществ р. Керженец позволил выявить ценотические типы фитопланктона и определить их сезонную и многолетнюю сукцессию. В начале 2000-х гг. весной доминировал комплекс крупноклеточной «*Melosira varians*» (кодон $\mathbf{T_B}$), в сопровождении жгутиковых вольвоксовых – виды рода *Chlamydomonas* (кодон **X2**), динофлагеллят из рода *Gymnodinium* (кодон **Y**), либо пеннатных диатомей (кодон $\mathbf{T_B}$). Летом формировался комплекс «*Melosira varians* - *Navicula* (кодон $\mathbf{T_B}$) - *Gymnodinium*». Осенние альгоценозы вновь определялись развитием *Melosira varians* при участии диатомей из группы $\mathbf{T_B}$. В 2014 г. весной отмечался тип «*Chlamydomonas* - *Gymnodinium*», летом – «*Gymnodinium* - *Unruhdinium kevei*», осенью – «*Melosira varians*». В 2016 г. спектр ведущих групп оказался схожим с 2014 г., однако весенние ценозы определяли центрические диатомовые «*Melosira varians – Cyclotella meneghiniana* (кодон **C**)», летом отмечался тип «*Aulacoseira subarctica* (кодон **B**) – *Unruhdinium kevei – Gymnodinium*», а осенью абсолютным доминантом выступала *Melosira varians*. В последние годы (2017-2019 гг.) также формировались полидоминантные сообщества с доминированием весной

комплекса «*Melosira varians* - *Ulnaria ulna* (кодон **D**)», при участии золотистых (*Mallomonas* spp., *Synura* spp.) и зеленых (*Eudorina elegans*) водорослей в 2017 г., летом – «*Melosira varians – Navicula cryptocephala – Unruhdinium kevei*», при участии *Chlamydomonas* sp. и видов рода *Trachelomonas* (*T. volvocina, T. granulosa*) (кодон **W2**). В осенних ценозах формировались сообщества с доминированием «*Melosira varians* - *Navicula cryptocephala*» и участием *Aulacoseira subarctica*, *Mougeotia* sp. и *Closterium* sp. в 2018 г.

В р. Ветлуге в конце 1980-х гг. весенний комплекс определяли «*Nitzschia* sp. (кодон $\mathbf{T_B}$) – *Ulnaria* sp.» в сопровождении зеленых (*Chlamydomonas* sp., *Thoracomonas irregularis*) водорослей. Летний состав доминирующих и содоминирующих компонентов фитопланктона был сформирован представителями родов *Navicula* (*N. cryptocephala*, *N. radiosa*, *N. rhynchocephala*) (кодон $\mathbf{T_B}$), *Pinnularia* sp. (кодон $\mathbf{T_B}$), *Ulnaria ulna*, *Chlamydomonas sp*. Наблюдалось возрастание в летних ценозах роли центрических диатомовых *Aulacoseira subarctica* (кодон **B**), *Stephanodiscus* sp. (кодон **C**) (до 11 % от общей биомассы). Осенние альгоценозы определялись развитием видов рода *Navicula*, *Eunotia*, *Nitzschia*, с заметным участием золотистых водорослей (*Chrysococcus biporus* (кодон $\mathbf{X_3}$)).

В период аномально высоких температур 2010 г. в весенних и летних альгоценозах обнаружено заметное возрастание доли фитофлагеллят лимнического комплекса $\mathbf{L_o}$. Весной развивался тип «*Peridinium* - *Gymnodinium*» при участии зеленых и эвгленовых водорослей, летом «*Aulacoseira subarctica* - *Gymnodinium* - *Dolichospermum affine*» с участием золотистых водорослей, осенью – «*Aulacoseira granulata*».

В 2014 и 2016 гг. весенний комплекс в р. Ветлуге сформирован диатомовыми водорослями. Основными ценозообразующими видами в 2014 г. были бентосные диатомеи *Amphora ovalis* (кодон $\mathbf{T_B}$), *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa* (кодон $\mathbf{T_B}$), *Gyrosigma acuminatum* (кодон $\mathbf{T_B}$) и *Cymatopleura solea* (кодон $\mathbf{T_B}$)), составляющие до 58% от общей биомассы, и золотистые водоросли (*Dinobryon divergens* (кодон

E)). В 2016 г. ценотический тип определяла *Melosira varians* при участии *Ulnaria ulna* и зеленых водорослей из родов *Chlamydomonas* и *Closterium*.

В летний сезон 2014 и 2016 гг. формировался комплекс «*Navicula* (кодон $\mathbf{T_B}$) - *Aulacoseira granulata* (кодон **P**) - *Dolichospermum spiroides* (кодон $\mathbf{H_1}$)» при участии динофитовых водорослей (*Gymnodinium* sp. (кодон $\mathbf{L_o}$), *Peridinium* sp. (кодон $\mathbf{L_0}$), *Unruhdinium kevei*). Осенние альгоценозы определялись развитием «*Navicula radiosa* (кодон $\mathbf{T_B}$) - *Ulnaria ulna* - *Nitzschia* (кодон $\mathbf{T_B}$)» с участием *Stephanodiscus hantzschii* (кодон **D**).

Основу фитоценотической структуры фитопланктона р. Вишни создавали пеннатные диатомеи, зеленые вольвоксовые, конъюгаты и эвгленовые водоросли. Изменение состава доминирующих по биомассе таксонов в фитопланктоне р. Вишня в разные годы исследований приведены в таблице 5.2.2. В весенних и осенних ценозах ведущая роль принадлежала диатомовым водорослям из родов *Tabellaria*, *Ulnaria* при участии *Chlamydomonas*, *Closterium* и в 2002 г. *Mougeotia*. Повышение температуры воды и высокая цветность способствовали развитию в летнем планктоне, наряду с диатомовыми, эвгленид (*Trachelomonas*, *Euglena*). Биомасса данной группы в отдельные периоды наблюдений достигала 0.59 г/м^3 (90% от общей биомассы).

Таблица 5.2.2.

Изменение состава доминирующих по биомассе таксонов и доминирующих функциональных групп (FGs) в фитопланктоне изученных рек в разные годы исследований

Период наблюдений	**Доминирующие таксоны**	**Доминирующие функциональные группы**
Р. Керженец		
1985		
весна	-	
лето	*Gonyostomum semen*, *Aulacoseira italica*, *Melosira varians*, *Pinnularia* sp., *Navicula* sp., *Euglena* sp., *Trachelomonas rotunda, Cryptomonas* spp., *Cryptomonas marssonii*, *Synura* spp.	Q, B, T_B, W1, W2, Y, W_S
осень	-	
1987		
весна	*Thoracomonas irregularis*, *Dinobryon* sp., *Staurosirella pinnata*, *Phormidium* sp., *Chrysococcus* sp.	G, E, P, T_B,T_C, X3
лето	*Thoracomonas irregularis*, *Melosira varians*, *Mougeotia* sp., *Penium borgeanum*, *Trachelomonas intermedia*, *Euglena texta*, *Ulnaria ulna*, *Glenodinium* sp., *Cryptomonas* sp.	G, T_B, T, P, W1, W2, D, Y, X2

Таблица 5.2.2.(продолжение)

осень	*Thoracomonas irregularis*, *Chlamydomonas* spp., *Melosira varians*, *Navicula* sp., *Navicula radiosa*, *Navicula cryptocephala*, *Cryptomonas reflexa*, *Cryptomonas marssonii*	G, X2, T_B, Y
1995		
весна	*Pandorina morum*, *Navicula* sp., *Melosira varians*, *Nitzschia* sp.	T_B, G
лето	*Trachelomonas* sp., *Trachelomonas hispida*, *Cosmarium* sp., *Stephanodiscus* sp., *Coelastrum microporum*, *Mougeotia* sp., *Peridinium cinctum, Euglena viridis*, *Oocystis lacustris*, *Eudorina elegans*, *Pandorina morum*	W1, W2, N, D, J, T, L_o, G
осень	*Amphora ovalis*, *Stauroneis anceps*, *Navicula* sp., *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Surirella didyma*	T_B, D
1997		
весна	*Meridion circulare* var. *constrictum*, *Cymbella cuspidata*, *Eudorina elegans*, *Peridinium* sp., *Tribonema* sp.	T_B, G, L_o, T
лето	*Pandorina morum*, *Nitzschia* sp., *Amphora ovalis*, *Surirella capronii*, *Stephanodiscus hantzschii*	G, T_B, D
осень	*Stephanodiscus hantzschii*, *Melosira varians*, *Ceratium hirundinella*	D, T_B, L_o
2000		
весна	*Ulnaria ulna, Navicula* sp., *Chlamydomonas* spp., *Melosira varians*, *Pinnularia* sp.	D, T_B, X2
лето	*Melosira varians*, *Chlamydomonas* spp., *Pandorina morum*, *Navicula cryptocephala, Navicula radiosa*	T_B, X2, G
осень	*Surirella tenera, Ulotrix* sp., *Navicula radiosa*, *Fragilaria capucina*	T_B, T_D
2001		
весна	*Chlamydomonas* spp., *Oedogonium* sp.	X2, T_D
лето	*Pandorina morum*, *Melosira varians*, *Aulacoseira granulata*, *Asterionella formosa*, *Trachelomonas cervicula*, *Cryptomonas* sp., *Amphora ovalis*, *Gymnodinium sp*., *Phacus acuminatus*, *Navicula cryptocephala*, *Pinnularia* sp.	G, T_B, P, C, W1, W2, Y
осень	*Chlamydomonas* sp., *Cyclotella meneghiniana*, *Cyclotella* sp., *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula cryptocephala*, *Rhopalodia gibba*, *Chromulina* sp.	X2, C, T_B, D, X3
2002		
весна	*Melosira varians*, *Mougeotia* sp., *Ulotrix zonata*, *Surirella robusta*, *Chlamydomonas* sp.	T_B, T_D, T, X2
лето	*Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Closterium lineatum*, *Surirella linearis*, *Cymbella cuspidata*, *Pediastrum boryanum*, *Fragilaria pinnata*, *Pinnularia major*	T_B, D, P, J,
осень	*Cyclotella meneghiniana*, *Melosira varians*, *Mougeotia* sp.	C, T_B, T
2008		
весна	*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Navicula* sp., *Peridiniopsis* sp., *Trachelomonas volvocinopsis*, *Chlamydomonas* sp.	T_B, D, L_o, W2, X2
лето	*Melosira varians*, *Cyclotella* sp., *Amphora* sp., *Gymnodinium* sp., *Peridiniopsis* sp., *Chlamydomonas* sp., *Lagerheimia genevensis*, *Unruhdinium kevei*	T_B, B, Y, L_o, X2, J
осень	*Melosira varians*, *Navicula* sp., *Amphora* sp., *Pinnularia* sp.	T_B
2014		
весна	*Melosira varians*, *Eunotia* sp., *Trachelomonas volvocina* var. *compressa*, *Chlamydomonas* sp., *Gymnodinium* sp., *Chrysococcus biporus*, *Cyclotella* sp.	T_B, W2, X2, Y, X3, B, W_0

Таблица 5.2.2. (продолжение)

лето	*Cyclotella* sp., *Amphora* sp., *Navicula* sp., *Pinnularia* sp., *Unruhdinium kevei*, *Gymnodinium* sp., *Trachelomonas volvocina*, *Closterium* sp., *Chlamydomonas* sp.	B, T_B, L_o, Y, W2, P, X2, W_0
осень	*Melosira varians*, *Cyclotella* sp., *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Navicula* sp., *Cymatopleura* sp., *Unruhdinium kevei*, *Gymnodinium* sp., *Cosmarium* sp.	T_B, B, D, L_o, Y, N
	2016	
весна	*Melosira varians*, *Cyclotella meneghiniana, Chlamydomonas* sp.	T_B, C, W_0
лето	*Melosira varians*, *Aulacoseira subarctica*, *Cyclotella meneghiniana*, *Sellaphora bacillum*, *Navicula radiosa*, *Cymbopleura cuspidata*, *Cymatopleura solea*, *Dinobryon divergens*, *Unruhdinium kevei*, *Peridinium cinctum*, *Gymnodinium* sp., *Cosmarium praemorsum*, *Gonium* sp.	T_B, C, E, L_o, Y, W1, N
осень	*Melosira varians*, *Surirella* cf. *linearis*, *Unruhdinium kevei*, *Mougeotia* sp.	T_B, L_o, T
	2017	
весна	*Meridion circulare*, *Mallomonas* sp., *Surirella tenera*, *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Eudorina elegans*	T_B, D, E, G
лето	*Ulnaria ulna*, *Mallomonas sp.*, *Euglena* sp., *Melosira varians*, *Eunotia arcus*, *Synura* sp., *Pandorina morum*, *Navicula radiosa*, *N. cryptocephala*, *Pinnularia* sp., *Cosmarium* sp., *Cryptomonas* sp., *Chlamydomonas* sp., *Surirella robusta*	D, T_B, X2, E, W1, W_S, N, Y
осень	*Melosira varians*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia gracilis*, *Cyclotella meneghiniana*	T_B, C
	2018	
весна	*Melosira varians*, *Trachelomonas volvocina, Navicula radiosa*	
лето	*Melosira varians*, *Trachelomonas granulosa*, *Tr. volvocina*, *Chlamydomonas* sp., *Cyclotella meneghiniana*, *Pandorina morum*, *Cosmarium punctulatum*, *Unruhdinium kevei, Gymnodinium* sp., *Aulacoseira subarctica*, *Navicula radiosa*, *Euglena spirogyra* var. *spirogyra*	T_B, W2, X2, C, N, L_o, Y, C, W1
осень	*Mougeotia* sp., *Aulacoseira ambigua*, *Unruhdinium kevei*, *Chlamydomonas* sp., *Amphora ovalis*, *Ulnaria ulna*, *Navicula cryptocephala*, *Closterium* sp., *Navicula radiosa*, *Nitzschia vermicularis*	T_B, T, C, L_o, X2, D, P
	2019	
весна	*Melosira varians*, *Amphora ovalis*, *Ulnaria ulna*	T_B, D
лето	*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Unruhdinium kevei*, *Gymnodinium* sp., *Euglena spirogyra* var. *spirogyra*, *Chlamydomonas* sp., *Cosmarium punctulatum*, *Stauroneis gracilis*, *Euglena* sp., *Navicula cryptocephala*, *Surirella tenera*	T_B, D, L_o, Y, W1, X2, N,
осень	*Navicula cryptocephala*, *Melosira varians*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia* sp.	T_B
	Р. Ветлуга	
	1987	
весна	*Trachelomonas intermedia*, *Gymnodinium* sp., *Aulacoseira italica*, *Phormidium* sp., *Thoracomonas irregularis*, *Chlamydomonas* sp.	W2, Y, B, T_C, G, X2
лето	*Ulnaria ulna*, *Stephanodiscus* spp., *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira subarctica*, *Trachelomonas intermedia*, *Chlamydomonas* sp.	D, C, W2, X2
осень	*Stephanodiscus* spp., *Chlamydomonas* spp., *Nitzschia* spp., *Melosira varians*	X2, D, T_B
	2003	
весна	*Chlamydomonas* spp., *Navicula radiosa*, *Trachelomonas volvocina*, *Euglena* spp., *Ulnaria ulna*	X2, T_B, W1, W2, D
лето	*Chlamydomonas* spp., *Pandorina morum*, *Trachelomonas volvocina*, *Stephanodiscus* spp., *Navicula radiosa*, *Nitzschia* sp., *Gymnodinium* sp.	X2, T_B, W1, D, Y

Таблица 5.2.2. (продолжение)

осень	*Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus* sp., *Chlamydomonas* spp., *Nitzschia* spp., *Melosira varians*	B, X2, T_B
2004		
весна	*Chlamydomonas* spp., *Navicula radiosa*, *Nitzschia* sp., *Trachelomonas volvocina*	X2, T_B, W2
лето	*Trachelomonas volvocina*, *Tr. hispida*, *Chlamydomonas* spp., *Pandorina morum*, *Stephanodiscus* spp., *Navicula radiosa*, *Nitzschia* sp.	X2, T_B, W1, W2, D
осень	*Stephanodiscus* spp., *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Dinobryon divergens*, *Ulnaria ulna*	B, D, P, E
2010		
весна	*Placoneis placentula*, *Peridinium cinctum*, *Peridinium* sp., *Gymnodinium* sp., *Pediastrum boryanum*, *Goniochloris fallax*	T_B, L_o, Y, J
лето	*Dolichospremum affine*, *D. spiroides*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Dinobryon bavaricum*, *Gymnodinium* sp., *Unruhdinium kevei*, *Pandorina morum*	H1, C, P, E, Y, L_o, G
осень	*Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Encyonema* sp., *Dinobryon divergens*, *Trachelomonas lacustris*, *T. granulosa*	C, P, T_B, E, W2
2014		
весна	*Amphora ovalis*, *Ulnaria ulna, Ulnaria danica, Gyrosigma acuminatum, Navicula radiosa, Rhopalodia gibba, Cymatopleura solea, Plagiotropis lepidoptera, Stauroneis anceps, Dinobryon divergens, Gymnodinium* sp.	T_B, D, E, Y
лето	*Dolichospremum spiroides, Aulacoseira granulata, A. subarctica, Ulnaria ulna, Navicula radiosa, Pinnularia viridis, Amphora ovalis, Plagiotropis lepidoptera, Dinobryon divergens, Peridinium* sp., *Pandorina morum*	H1, P, C, D, T_B, E, L_o, G
осень	*Aulacoseira granulata*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Ulnaria ulna*, *Amphora ovalis*, *Navicula radiosa*, *Navicula* sp., *Cymbella tumidula*, *Nitzschia vermicularis*, *N.* cf. *sublinearis*, *Nitzschia* sp., *Unruhdinium kevei*, *Pediastrum* cf. *alternans*	P, D, T_B, L_o, J
2016		
весна	*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *U. danica*, *Closterium ehrenbergii*, *Mougeotia* sp., *Chlamydomonas incerta*	T_B, D, P, T, X2
лето	*Dolichospermum spiroides*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Navicula radiosa*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Dinobryon divergens*, *Gymnodinium* sp., *Unruhdinium kevei*, *Peridiniopsis* sp., *Trachelomonas ornata*, *Staurastrum tetracerum*, *Pandorina morum*, *Goniochloris fallax*	H1, C, P, T_B, E, Y, L_o, W2, N, G
осень	*Planktothrix agardhii*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Asterionella formosa*, *Cymatopleura solea*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Nitzschia holsatica*, *Dinobryon divergens*, *Unruhdinium kevei*	S1, T_B, D, C, P, E, L_o
2018		
весна	-	-
лето	*Melosira varians*, *Cryptomonas* sp., *Cyclotella meneghiniana*, *Chrysococcus biporus*, *Aulacoseira granulata*, *A. subarctica, Amphora ovalis*, *Trachelomonas intermedia*	T_B, Y, B, X3, P, C, W2
осень	*Navicula radiosa*, *Aulacoseira granulata*, *A. subarctica*, *Chlamydomonas* spp., *Trachelomonas volvocina*	T_B, B, P, X2, W2
Р. Вишня		
1995		
весна	*Closterium moniliferum, Euglena viridis, Stephanodiscus* sp.	P, W1, C
лето	*Closterium moniliferum, Surirella* sp., *Surirella capronii, Trachelomonas volvocina, Ulnaria ulna*, *Nitzschia acicularis, Pinnularia interrupta, Peridinium cinctum, Gymnodinium* sp.	P, T_B, W2, D, L_o, Y
осень	*Navicula* sp., *Pinnularia* sp., *Stauroneis anceps, Ulnaria ulna*, *Cryptomonas marssonii*, *Stephanodiscus* sp.	T_B, D, Y, C
2000		

Таблица 5.2.2. (окончание)

весна	*Pinnularia* sp., *Eunotia lunaris, Chlamydomonas* sp., *Navicula* sp., *Peridinium bipes, Gymnodinium* sp.	T_B, X2, L_o, Y
лето	*Amphora ovalis, Navicula* sp., *Peridinium sp., Gymnodinium* sp., *Phacus skujae*, *Closterium kuetzingii*, *Ulnaria ulna*	T_B, L_o, Y, W1, P, D
осень	*Spirogyra* sp., *Tabellaria flocculosa, Navicula* sp., *Navicula radiosa*	T, T_B, N
2001		
весна	*Eunotia lunaris, Peridinium cinctum, Trachelomonas oblonga*	T_B, L_o, W2
лето	*Eunotia lunaris, Navicula cryptocephala, Pinnularia* sp., *Mougeotia* sp., *Cyclotella meneghiniana*, *Euglena* sp., *Trachelomonas cervicula, Trachelomonas volvocina, Nitzschia acicularis, Spirogyra* sp., *Mougeotia* sp.	T_B, T, C, W1, W2, D
осень	*Tabellaria flocculosa, Cymbopleura naviculiformis, Uroglenopsis europaea, Euglena spiroides, Navicula cryptocephala, Navicula radiosa, Surirella* sp., *Mougeotia* sp., *Chrysococcus rufescens*	N, T_B, W1, T, X3
2002		
весна	*Tabellaria flocculosa*, *Diatoma* sp., *Meridion circulare* var. *constrictum*, *Chlamydomonas* sp., *Closterium* sp., *Ulothrix zonata*, *Mougeotia* sp.	N, X2, P, MP, T
лето	*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Pinnularia* sp., *Surirella linearis*, *Neidium affine*, *Gomphonema acuminatum*, *Navicula cryptocephala*, *Cymbella* sp., *Phacus caudatus*, *Trachelomonas intermedia*, *T. volvocina*, *Closterium* sp., *Mougeotia* sp., *Cosmarium undulatum*	T_B, D, W1, W2, P, T, N
осень	*Navicula cryptocephala*, *Planothidium* sp., *Trachelomonas intermedia*, *T. volvocina*	T_B, W2
2016		
весна	*Stauroneis anceps*, *Chlamydomonas* sp., *Closterium ehrenberhii*, *Closterium* sp.	T_B, X2, P
лето	*Melosira varians*, *Stauroneis gracilis*, *Navicula radiosa*, *N. cryptocephala*, *Gymnodinium* sp., *Euglena viridis*, *Phacus orbicularis var. orbicularis*, *Trachelomonas curta* f. *curta*, *T. granulosa*, *T. volvocina*, *Closterium ehrenberhii*, *Spirogyra* sp.	T_B, Y, W1, W2, P
осень	*Oscillatoria acutissima*, *Ulnaria ulna*, *Placoneis placentula*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia* cf. *microstauron*, *Mallomonas* sp., *Euglena viridis*, *Euglena* sp., *Closterium* sp.	T_C, D, T_B, T_D, E, W1, P

Таким образом, изученные водные объекты характеризовались разнообразием состава доминирующих видов альгоценозов, а по вкладу в формирование общей альгофлоры имели особенности, вероятно связанные с характером и процессами, происходящими на водосборной территории. Среди отделов выделялись диатомовые (44.2% от общего состава доминирующих таксонов), эвгленовые (14.7%), при равном вкладе зеленых, охрофитовых и харофитовых (по 9.5%) групп водорослей.

Согласно функциональной классификации в исследуемых водотоках выделено более 20 функциональных групп фитопланктона, из которых доминирующей во все годы исследования выступала группа T_B (основной представитель среди центрических диатомей – *Melosira varians*, а также крупноклеточные пеннатные диатомовые водоросли разных родов). В

современный период в р. Керженец отмечено доминирование в летних ценозах групп L_0 и Y, включающих представителей фитофлагеллят лимнического комплекса (*Gymnodinium* spp., *Peridiniopsis* spp. *Unruhdinium kevei*). В р. Ветлуге в летний период впервые отмечено развитие гетероцитных цианопрокариот (*Dolichospermum spiroides*) группы H_1, толерантных к низкому содержанию азота и углерода и чувствительных к перемешиванию воды. Гидрохимические и гидрологические характеристики способствовали возрастанию в р. Вишне в летних ценозах доли эвгленид, при лидировании диатомей и зеленых водорослей весной и осенью.

5.3. Оценка некоторых показателей видовой структуры фитопланктона исследованных рек

Сведения о структуре и динамике фитопланктонных сообществ, выраженные в показателях видового богатства и разнообразия, характера доминирования и размерной структуры сообществ, позволяют проследить отклик фитопланктонного сообщества на изменение факторов окружающей среды (Старцева, 2002). Для оценки структуры сообществ фитопланктона традиционно используются индекс разнообразия Шеннона, индекс Пиелу, характеризующий степень участия видов (меру выровненности) и индексы доминирования Симпсона (Мэгарран, 1992). Размерная структура сообществ фитопланктона ($W_{ср.}$, $V_{ср.}$) закономерно отражает связь видового и функционального критериев разнообразия и меняется при изменении трофического статуса вод (Reynolds, 1984; Трифонова, 1990; Охапкин, 1997).

Основные показатели видовой структуры фитопланктонных сообществ исследованных водотоков имели схожие особенности сезонной и межгодовой динамики, проявляющиеся в возрастании ценотического разнообразия, при изменении размерной структуры сообществ в сторону возрастания мелкоразмерной фракции водорослей (таблица 5.3.1.). Поскольку численность фитопланктона выражалась не как число особей видов, а как численность их клеток, то для анализа изменений показателей разнообразия в сезонном и многолетнем аспектах в основном использовались индексы, рассчитанные по биомассе видов, что реальнее отражало их вклад в структуру альгоценозов (Корнева, 2015). Показатели разнообразия фитопланктона изученных рек, рассчитанные как по численности (H_N), так и по биомассе (H_B), имели высокие значения корреляции с удельным видовым богатством (r=0.73 и r=0.65), выравненностью (r=0.87) и доминированием (r=-0.89) и слабую связь с показателями размерной структуры ($V_{ср}$ и $W_{ср}$) альгоценозов (r=-0.23 и r=-0.43) (рисунок 5.3.1.). В отличие от водохранилищ Волжского каскада (Корнева, 2015) в исследованных реках прослеживалась более тесная связь индекса разнообразия и

удельного видового богатства, что вероятно связано с формированием более разнообразных условий обитания для фитопланктона и влиянием факторов цветности и кислотности, определяющих развитие некоторых групп водорослей.

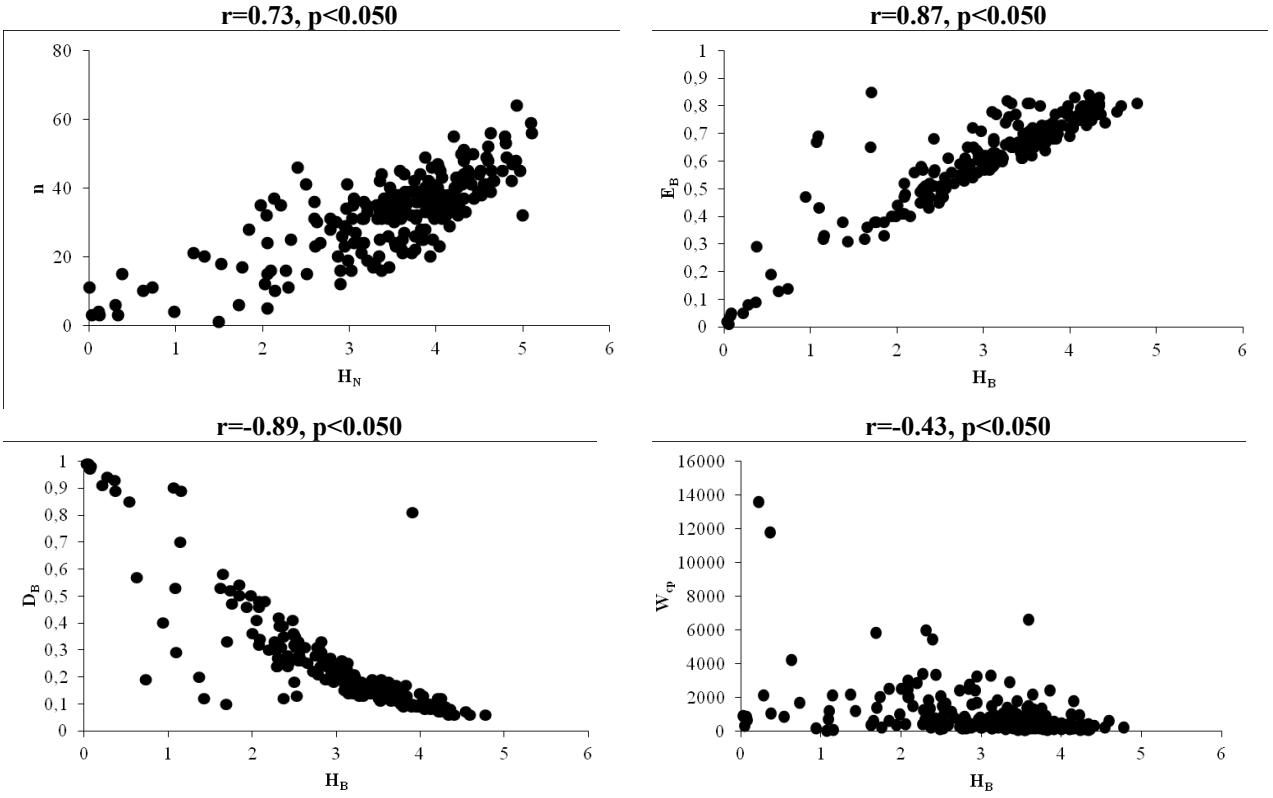


Рисунок 5.3.1. Связь ценотического разнообразия (H_N, H_B) с числом видов (n), выравненностью (E_B), доминированием (D_B) и средним ценотическим объемом клетки ($W_{ср.}$)

В исследуемых водотоках коэффициент корреляции (r) между H_N и H_B изменялся от 0.24 до 0.91, что показывает синхронный характер сезонных изменений и отражает размерное постоянство доминантных форм водорослей. В сравнении с озерами левобережья р. Волги (Воденеева, 2006), фитопланктонные сообщества рек характеризовались более широким разбросом и высокими среднегодовыми значениями видового разнообразия (индекс H_B в разные годы варьировал от 1.32 до 3.84 бит/г) (таблица 5.3.1.).

Среднемноголетние значения ценотических индексов фитопланктона, возрастали по мере увеличения протяженности рек (H_N от 3.14 в р. Вишне до 3.87 в р. Ветлуге, H_B от 2.72 до 3.49 соответственно).

Таблица 5.3.1.

Основные показатели видовой структуры альгоценозов исследованных водотоков (M±m)

Водоток	**Год наблюдения**	**H_N**	**H_B**	**$V_{цен.}$**	**$W_{ср.}$**	**D_N**	**D_B**	**E_N**	**E_B**
Ветлуга	1987	2.77±0.51	2.42±0.48	627.23±103.52	1040.63±146.97	0.34±0.1	0.45±0.1	0.67±0.1	0.56±0.09
	2003	2.85±0.25	2.57±0.41	767. 3±93.52	1140.21±139.1	0.12±0.03	0.14±0,02	0.77±0.07	0.72±0.07
	2004	2.79±0.28	2.61±0.39	561.5±99.5	1010.34±153.1	0.1±0.02	0.16±0.02	0.8±0.07	0.66±0.09
	2010	3.7±0.13	3.73±0.11	144.18±23.05	735.83±122.65	0.13±0.01	0.12±0.01	0.72±0.02	0.72±0.02
	2014	4.45±0.15	3.84±0.11	345.92 ±65.7	1077.8±200.9	0.11±0.02	0.14±0.02	0.79±0.02	0.68±0.02
	2016	3.97±0.11	3.51±0.14	308.9±70.64	1368.04±361.26	0.12±0.02	0.17±0.02	0.75±0.02	0.66±0.02
	2018	3.8±0.11	3.75±0.15	333.07±161.83	799.2±210.53	0.13±0.01	0.13±0.02	0.71±0.02	0.7±0.03
Керженец	1985	2.38±0.18	1.32±0.32	3409.64±1762	2404.02±652.7	0.16±0.03	0.32±0.11	0.55±0.03	0.29±0.07
	1987	1.27±0.32	1.37±0.29	2334±1323.78	1606.84±646.08	0.48±0.11	0.53±0.12	0.35±0.06	0.41±0.06
	1995	2.71±0.22	2.85±0.23	1300.6±515.3	6526.98±2568.8	0.28±0.04	0.24±0.05	0.51±0.03	0.54±0.04
	1997	3.29±0.14	3.33±0.16	2251.7±740.3	8865.5±2849.2	0.19±0.02	0.18±0.03	0.58±0.03	0.59±0.03
	2000	3.41±0.14	2.35±0.26	1770.8±450.1	4691.8±1862.5	0.16±0.01	0.34±0.06	0.75±0.01	0.51±0.05
	2001	2.96±0.32	2.42±0.34	1361.9±457.5	3307.8±1264.5	0.25±0.07	0.33±0.08	0.66±0.06	0.53±0.06
	2002	3.18±0.23	2.29±0.38	1294.06±576.6	4079.5±2234.4	0.21±0.03	0.38±0.08	0.67±0.03	0.47±0.07
	2008	3.07±0.29	2.53±0.27	787.24±195.22	1570.98±213.31	0.25±0.06	0.33±0.07	0.65±0.06	0.53±0.05
	2014	3.62±0.14	2.82±0.16	834.5±155.81	1933±253.88	0.16±0.02	0.27±0.04	0.74±0.02	0.57±0.02
	2016	3.77±0.13	2.89±0.18	565.67±150.4	2336.44±657.65	0.14±0.02	0.26±0.03	0.72±0.02	0.55±0.03
	2017	3.88±0.16	3.29±0.19	1030.74±139.78	3368.98±1060.6	0.12±0.02	0.19±0.03	0.76±0.01	0.65±0.03
	2018	3.64±0.08	3.1±0.11	636.27±195.4	2166.21±545.54	0.13±0.01	0.2±0.02	0.73±0.01	0.62±0.02
	2019	3.65±0.09	3.08±0.12	593.16±107.82	2186.19±346.59	0.14±0.01	0.21±0.02	0.73±0.01	0.61±0.02
Вишня	1995*	2.27±0.30	2.42±0.11	3576.9±1275.5	10099.7±1832.7	0.29±0.11	0.25±0.02	0.63±0.09	0.69±0.03
	1997*	2.65±0.58	3.09±0.19	69803±12306	4890±759	0.32±0.14	0.23±0.05	0.61±0.12	0.73±0.04
	2000	3.19±0.25	2.43±0.33	6185.17±2612.67	5438.21±1783.6	0.17±0.05	0.31±0.08	0.81±0.05	0.62±0.08
	2001	3.13±0.20	2.87±0.13	2068.8±472.6	4113.7±750.2	0.2±0.03	0.2±0.01	0.77±0.04	0.71±0.02
	2002	2.82±0.34	2.65±0.27	1268.58±282.22	2701.50±639.58	0.29±0.07	0.27±0.07	0.66±0.07	0.62±0.06
	2016	3.37±0.25	3.35±0.18	1294.82±210.31	3425.01±454.29	0.23±0.04	0.2±0.03	0.68±0.05	0.68±0.04

Динамика основных показателей видовой структуры фитопланктонных сообществ исследуемых водных объектов с сезонном и межгодовом аспектах приведена на рисунках 5.3.3-5.3.5.

За период с середины 1980-х по 2018 гг. в р. Ветлуге величины индексов Шеннона, рассчитанные по численности фитопланктона, варьировали от 2.77 (1987 г.) до 4.45 (2014 г.) бит/тыс. кл, по биомассе – от 2.42 до 3.84 бит/г. В многолетнем ряду наблюдений показано возрастание (рисунок 5.3.2.) значений индексов Шеннона при снижении коэффициентов корреляции между ними (с r=0.91 в 1987 до r=0.56 в 2016 гг.). Снижение значений коэффициента корреляции наблюдалось в аномально жарком 2010 г. (r=0.30), где отмечено массовое развитие в летних ценозах мелкоклеточных зеленых водорослей (представители порядка *Sphaeropleales*) и цианопрокариот (*Aphanocapsa* spp., *Romeria* sp., *Merismopedia* sp.), характеризующихся высокой численностью, но незначительным вкладом в общую биомассу фитопланктона. В разные годы исследований в р. Ветлуге в сезонном аспекте наблюдалась схожая динамика биоценотических показателей, при максимальных величинах весной-летом (рисунок 5.3.3.), когда биомасса фитопланктона снижалась после весеннего пика развития диатомей и постепенном снижении индексов в осенний период.

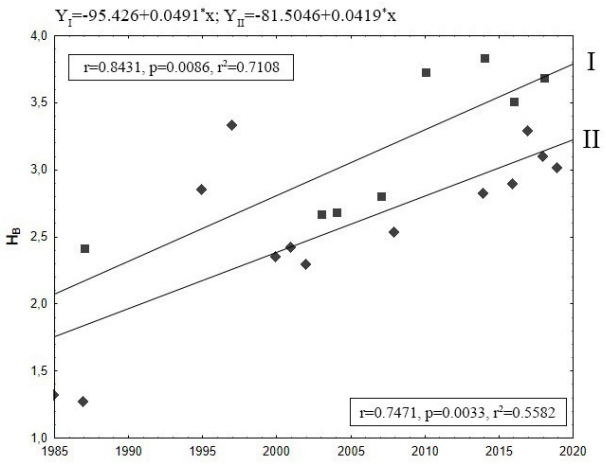


Рисунок 5.3.2. Многолетние изменения показателей ценотического разнообразия H_B фитопланктона р. Ветлуги (I) и р. Керженец (II)

В р. Керженец, так же, как и в р. Ветлуге, наблюдались схожие изменения ценотических показателей развития фитопланктона как в многолетнем, так и в сезонном аспектах (рисунок 5.3.3.).

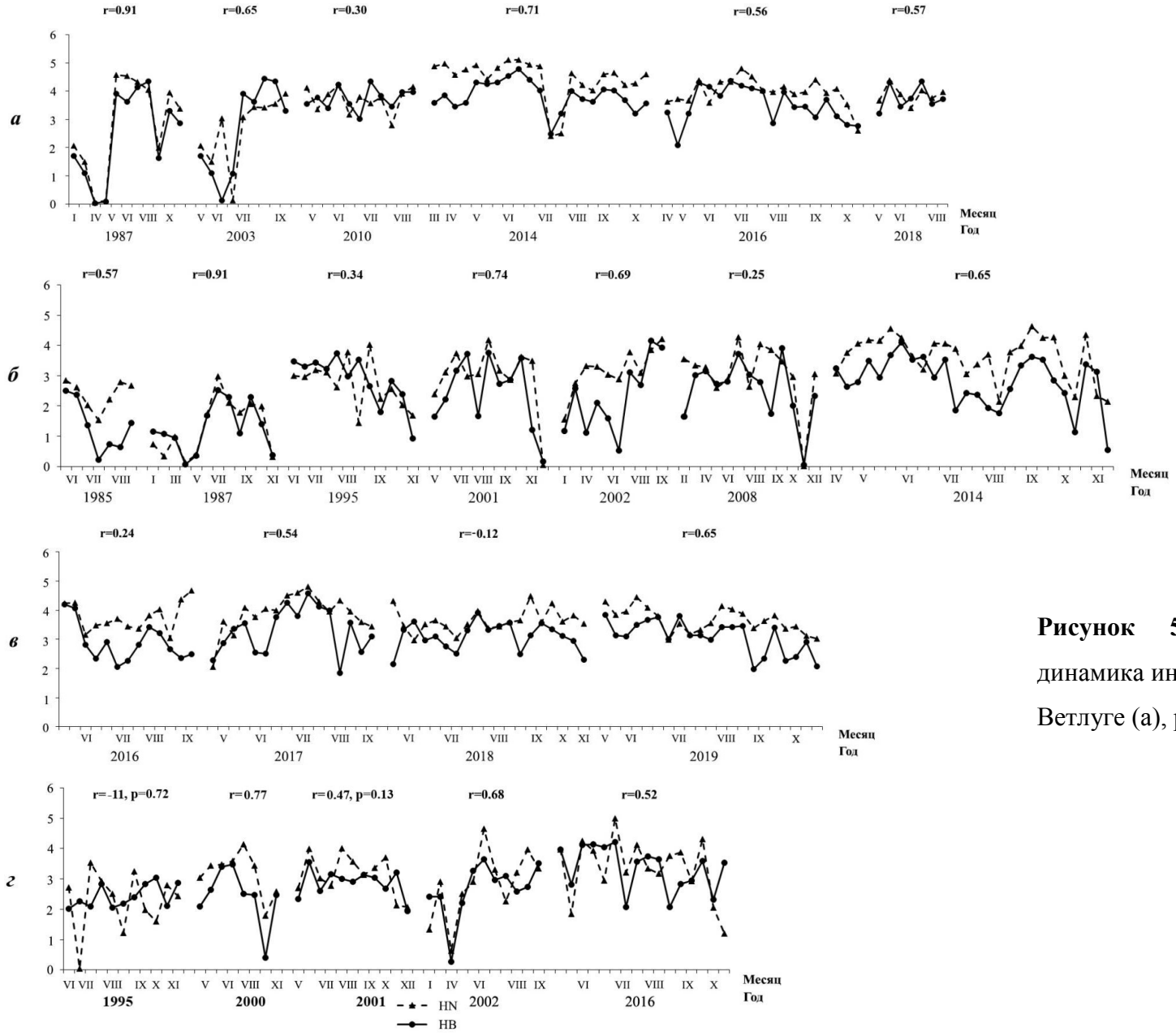


Рисунок 5.3.3. Межгодовая и сезонная динамика индекса Шеннона-Уивера (H_B, H_N) в р. Ветлуге (а), р. Керженец (б, в) и р. Вишня (г)

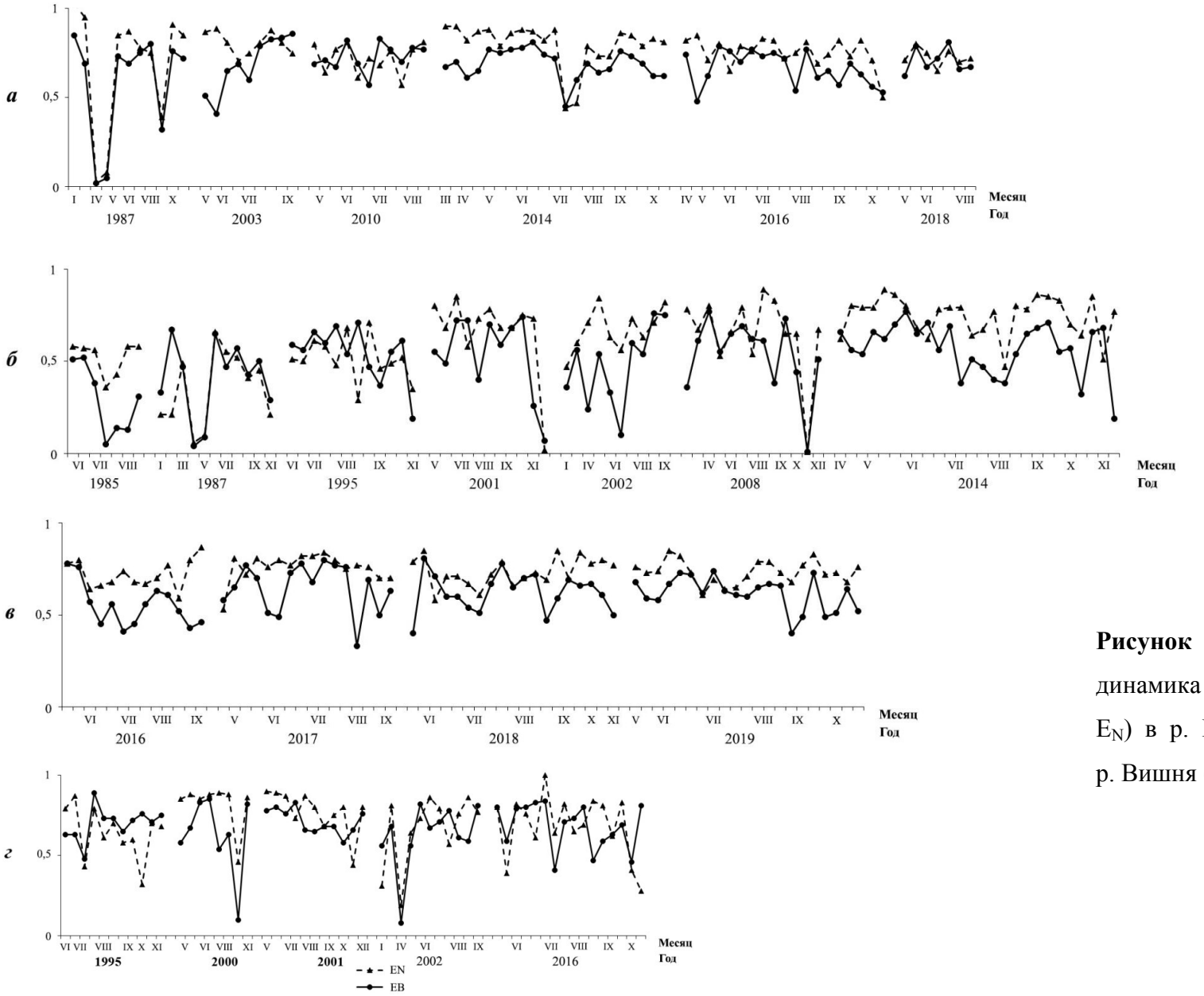


Рисунок 5.3.4. Межгодовая и сезонная динамика индекса выравненности Пиелу (E_B, E_N) в р. Ветлуге (а), р. Керженец (б, в) и р. Вишня (г)

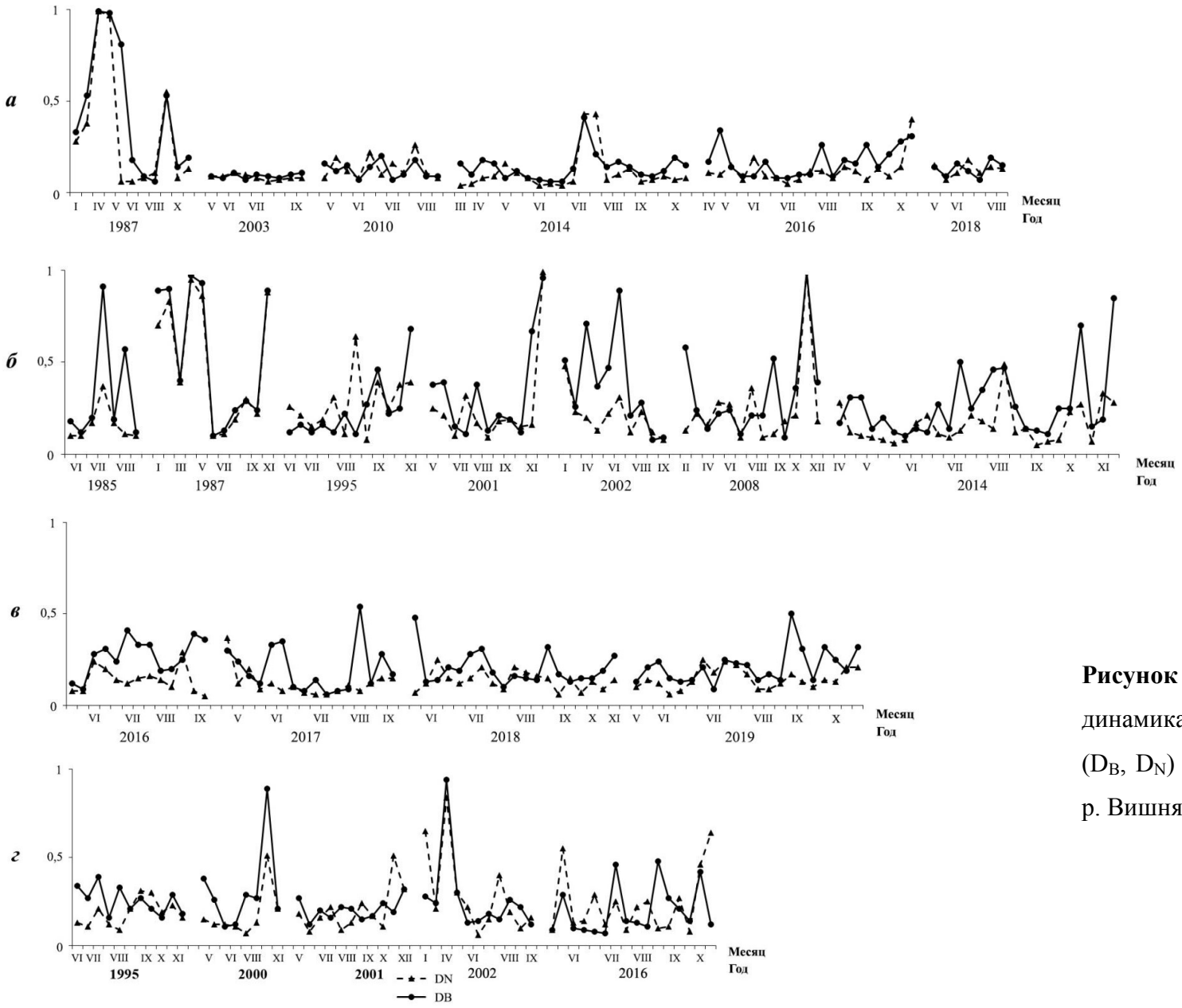


Рисунок 5.3.5. Межгодовая и сезонная динамика индекса доминирования Симпсона (D_B, D_N) в р. Ветлуге (а), р. Керженец (б, в) и р. Вишня (г)

Максимальные значения отмечались в 2017 г. (H_N 3.88±0.16, H_B 3.29±0.19) при формировании полидоминантных сообществ фитопланктона с развитием разных групп зеленых и диатомовых водорослей, а минимальные значения индексов разнообразия характеризовали олигодоминантные альгоценозы середины-конца 1980-х годов, где, как ранее было отмечено (глава 5.1.), массово развивались зеленые (*Thoracomonas irregularis*) в весеннее-летний период и рафидофитовые (*Goniostomum semen*) – летом. В 2018 г. наблюдалась ситуация «дисбаланса» (r=-0.12), при которой весомый вклад в численность и биомассу вносили разные группы водорослей. Доминирующими по численности в большинстве просмотренных проб выступали разные группы зеленых водорослей (представители порядков Sphaeropleales, Chlorellales, реже Desmidiales), а по биомассе – динофитовые (*Gymnodinium* sp., *Unruhdinium kevei*) и диатомовые (*Aulacoseira subarctica*, *Melosira varians*, *Navicula radiosa* и др.) летом и диатомовые (*Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa, Melosira varians, Nitzschia* spp.) – осенью.

В р. Вишня значения ценотических показателей варьировали в разные годы от 2.65±0.58 (1997 г.) до 3.37±0.25 (2016 г.) по численности и от 2.65±0.27 (2002 г.) до 3.35±0.18 (2016 г.) по биомассе (рисунок 5.3.3.). Коэффициент корреляции варьировал в небольших пределах (от r=0.52 до 0.68), отражая постоянство вклада доминирующих групп водорослей в структурные показатели развития фитопланктона. В сезонном аспекте наибольшие значения индексов отмечены летом, когда сообщества были представлены разнообразными видами зеленых, диатомовых и эвгленовых водорослей. Среди эвгленид отмечалось развитие рода *Trachelomanas*, представленного наиболее полиморфными видами.

Для оценки зависимости ценотического разнообразия от состава фитопланктона был проведен анализ его связи с биомассой крупных таксономических групп (отделов). На основании полученных данных установлено, что индекс разнообразия достоверно возрастал по мере роста биомассы зеленых, охрофитовых и эвгленовых в рр. Ветлуга и Керженец и

эвгленовых водорослей – в р. Вишне, и снижался в р. Керженец при увеличении биомассы диатомей (таблица 5.3.2.).

Таблица 5.3.2.

Параметры линейной регрессии между индексом Шеннона (H_B) и биомассой (г/м^3) разных групп водорослей (*p<0.050*)

Река	*Chlorophyta*	*Bacillariophyta*	*Ochrophyta*	*Euglenophyta*	n
Ветлуга	0.55	-	0.47	0.37	68
Керженец	0.56	-0.37	0.35	0.36	113
Вишня	-	-	-	0.47	37

В целом можно отметить, что характер сезонных изменений ценотических показателей структуры фитопланктона в исследованных водотоках имел общие закономерности, а снижение их значений до минимальных демонстрировало формирование моно- или олигодоминантных альгоценозов.

Отношение биомассы фитопланктона к его численности отражает особенности размерной структуры альгоценозов и косвенно может служить показателем типа отбора и направленности его изменений. В малой реке с полигумозными, слабо кислыми водами средний ценотический объем клетки фитопланктера оказался в 1.84 раза больше, чем в средней с более низкими значениями цветности и слабо кислыми-олигонейтральными водами, и в 4.96 раз больше, чем в большой с малоцветными олигонейтральными водами. Это отражает тенденцию смены типа отбора с K-отбора в р. Вишня, в условиях дефицита ресурсов гумозно-ацидных водоемов заповедной территории, к r-отбору в р. Ветлуге. Кроме того, в пятидесятилетнем ряду наблюдений установлена тенденция увеличения доли мелкоклеточных форм водорослей: в р. Керженец – в 3.58 раз, в р. Ветлуга – в 2.5 раза, что отражает совокупное воздействие эвтрофирования и потепления климата, и наряду с другими структурными показателями может служить индикатором происходящих изменений (рисунок 5.3.6.).

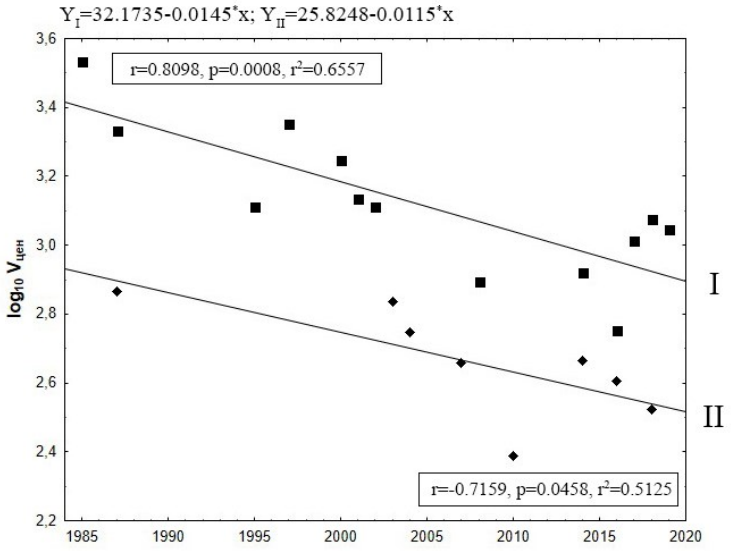


Рисунок 5.3.6. Многолетние изменения среднеценотического объема клеток водорослей фитопланктона р. Керженец (I) и р. Ветлуги (II)

Пространственно-временная динамика показателей размерной структуры фитопланктона в изученных водотоках показана на рисунке 5.3.7. На протяжении ряда исследований для рр. Керженец и Ветлуга отмечалась схожая динамика размерной структуры фитопланктона. Сезонные изменения характеризовались развитием весной и осенью альгоценозов с преимуществом крупноклеточных диатомей (представители родов *Melosira*, *Navicula*, *Nitzschia*) с минимальным вкладом мелкоклеточной фракции фитопланктона. Нанопланктонный компонент (<20 мкм) в сообществах водорослей максимально развивался (как по численности, так и по биомассе) в середине-конце летнего сезона. В течение всего вегетационного периода аномально жаркого 2010 г. в р. Ветлуге доля мелкоклеточных видов в составе фитопланктона была не ниже 40% за счет развития зеленых (представители порядка *Sphaeropleales*) водорослей и цианопрокариот (виды родов *Aphanocapsa*, *Dolichospermum*). В р. Керженец в 2016-2017 гг. в летний период наблюдались флуктуации вклада нанопланктонного компонента (от 10 до 60% структуры фитопланктона), связанные развитием в альгоценозах крупноклеточных динофлагеллят, в том числе и инвазийного вида *Unruhdinium kevei.*

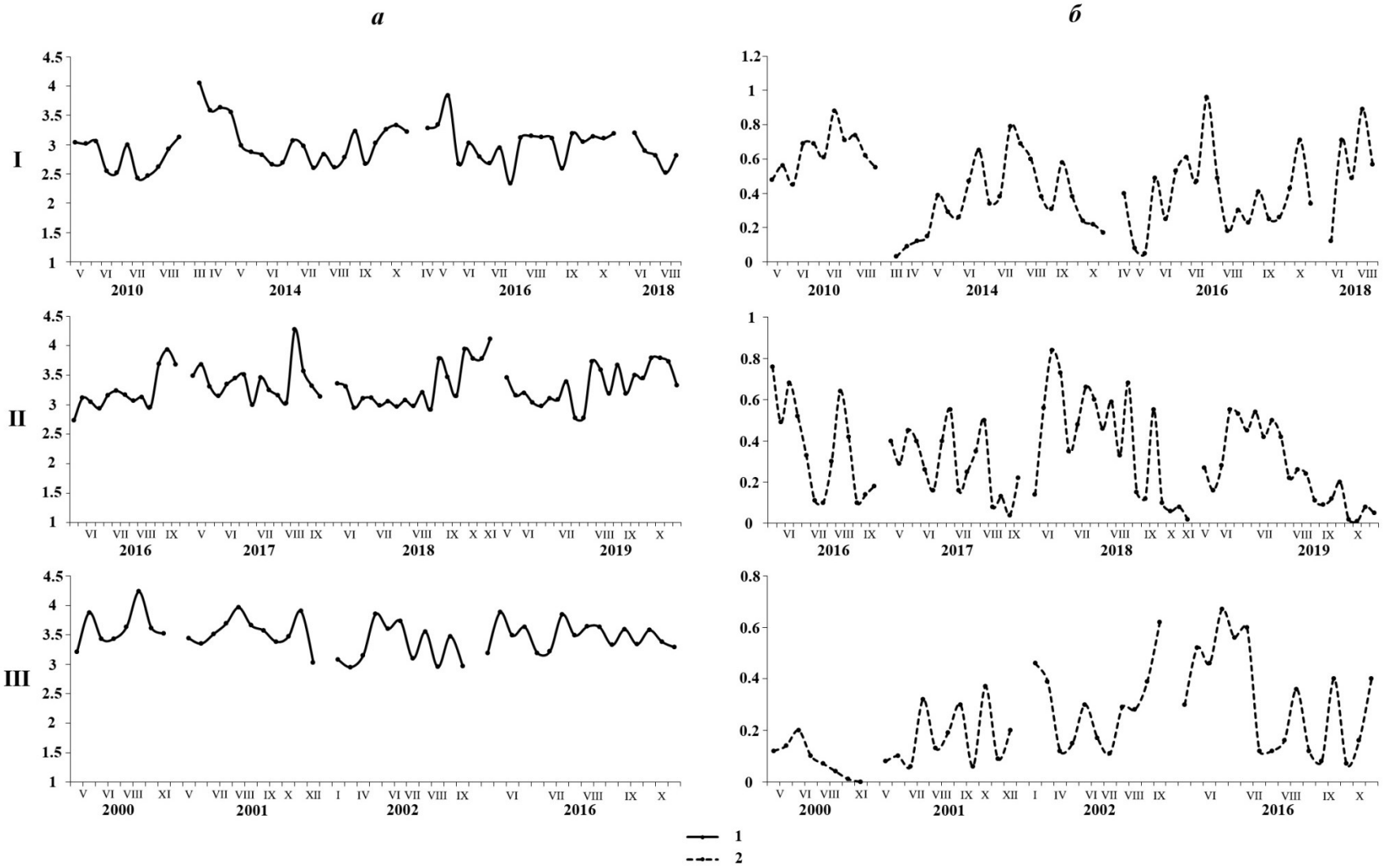


Рисунок 5.3.7. Межгодовая и сезонная динамика размерной структуры фитопланктона рр. Ветлуга (I), Керженец (II) и Вишня (III).
1 – средний арифметический (среднеценотический) объем клетки в пробе ($V_{цен}$, lg мкм^3), 2 – доля нанопланктона в общей биомассе фитопланктона

Фитопланктон р. Вишня во все годы исследований характеризовался постоянством размерной структуры водорослевых сообществ, доля нанопланктонного компонента редко достигала более 40%, что вероятно определялось развитием в течение вегетационного периода крупноклеточных диатомей (весна, осень), эвгленид и зеленых водорослей (летом).

Таким образом, в исследованных речных экосистемах наблюдалось формирование насыщенных видами сообществ, характеризующихся средним уровнем продуктивности (мезотрофия), высокими эквитабельностью и индексом видового разнообразия при незначительных показателях доминирования. На фоне слабо выраженного положительного тренда роста биомассы фитопланктона (глава 5.1) в многолетнем ряду наблюдений скорость ее изменений оказалась заметно ниже, чем таковая в межгодовой динамике видового разнообразия. Это еще раз свидетельствует о преимуществе структурных показателей при мониторинге процессов эвтрофирования и динамики качества вод рек в сравнении с показателями продуктивности альгоценозов (биомасса). Прирост биомассы во временном ряду отстает от реакции размерной структуры сообществ (соотношение крупно- и мелкоклеточных форм водорослей) на динамику средовых факторов в сторону возрастания роли последних, особенно в годы с антициклональным типом погоды. Проявление аналогичных процессов в волжских водохранилищах (Корнева, 2015) позволяет отметить универсальность подобных реакций альгоценозов на эвтрофирование (включая рост температуры воды как фактора последнего) и относительную независимость их от типа водного объекта.

Глава 6. Пространственное распределение фитопланктона по продольному профилю реки (на примере р. Ветлуги)

Особенности формирования потамопланктона определяются лотическими условиями среды его обитания. Динамика проточного водоема способствует формированию «континуума», выражающееся в последовательной смене одних групп биотопов другими (Vannote et al., 1980; Протасов, 2008; Габышев, 2015). Закономерная смена биотопов от истока к устью в основном определяется гидрологическим режимом (скорость течения, расход воды), морфометрией (характер русла, грунтов, степень развития поймы и рельеф бассейна) водотока, температурой и прозрачностью воды (Габышев, 2015).

В период исследования (июль 2018 г. – начало августа 2019 г.) в фитопланктоне реки выявлено 268 видов водорослей (281 таксон рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из 8 отделов, 14 классов, 34 порядков, 122 родов (таблица 6.1.), при общем видовом богатстве 488 видов (543 ввт) (см. главу 4).

Таблица 6.1.

Систематический состав фитопланктона р. Ветлуга в 2018-2019 гг.

Отдел	**Число**					**% от общего числа видов (268)**
	классов	**порядков**	**родов**	**видов**	**Видов и разновидностей**	
Cyanopro-karyota	1	4	8	9	9	3.3
Euglenophyta	1	1	5	10	17	3.7
Dinophyta	1	3	3	4	4	1.5
Cryptophyta	1	1	2	4	4	1.5
Ochrophyta [*Chrysophyta*+ *Xanthophyta*+ *Raphidophyta*]	4	5	10	25	27	9.3
Bacillariophyta	3	14	43	109	113	40.7
Chlorophyta	2	4	46	100	112	37.3
Charophyta	1	2	5	7	7	2.7
Всего	14	34	122	268	281	100.0

По видовому богатству преобладали представители отдела Bacillariophyta (40.7% от общего числа видов), Chlorophyta (37.3%), Ochrophyta (9.3%) с

незначительной долей Euglenophyta (3.7%), на долю других отделов приходилось менее 10% состава. Соотношение таксономических групп в летний сезон мало отличалось от такового, полученного по результатам многолетних исследований (см. главу 4). Основу списка видов на 87.3 % составляли диатомовые, зеленые и охрофитовые водоросли.

Число видов водорослей на разных станциях варьировало от 52 (в устье, станция 15) до 84 (станция 11) при удельном видовом богатстве 55.5±2.68 в 2018 г. и 44.4±1.6 в 2019 г. и в целом имело тенденцию к возрастанию от верхнего участка реки к среднему и снижению в устье (рисунок 6.1.).

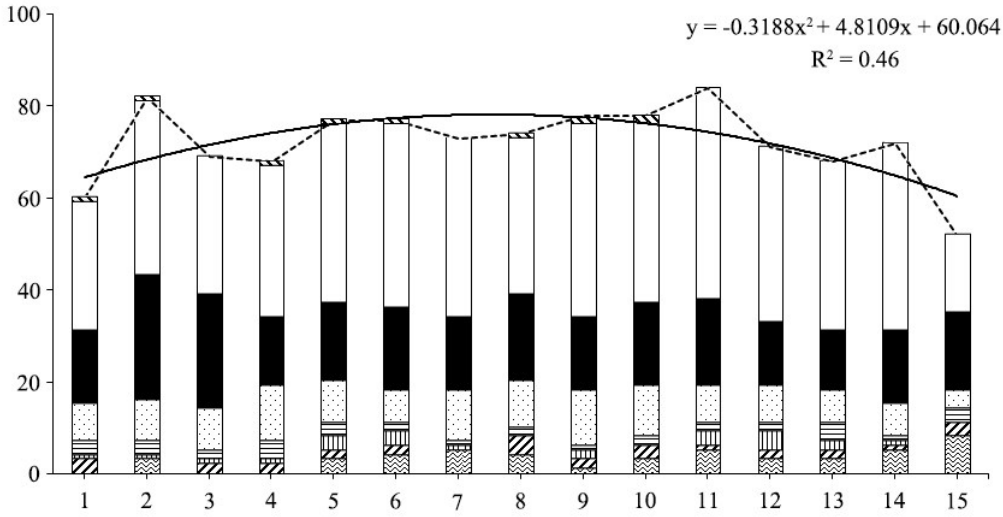


Рисунок 6.1. Динамика удельного видового богатства фитопланктона р. Ветлуги и его таксономической структуры (по оси абсцисс – станции отбора проб, по оси ординат – число таксонов). *Условные обозначения те же, что и на рисунке 5.1.2.*

Согласно концепции речного континуума в соответствии с градиентом условий среды от верховья к устью формируются сообщества, отражающие характер стока на вышерасположенном участке и ситуацию на водосборе (Reynolds, 1988). В изученном водотоке наибольшее число таксонов отмечено в среднем течении реки. Число видов на данном участке (на станциях 5-14) варьировало незначительно (при среднем значении 76) и имело сходное соотношение отделов. В устьевом участке реки отмечено уменьшение видового богатства фитопланктона (52 вида), что вероятно связано с воздействием

волжских вод и упрощением таксономической структуры фитопланктона с формированием монодоминантных сообществ.

На всех исследованных станциях по числу видов преобладали зеленые водоросли, где их доля достигала 54%. На станции, расположенной в устье реки (станция 15), зеленые водоросли находились почти в равном соотношении с диатомеями. Разнообразие цианопрокариот возрастало в нижнем участке реки, при максимальных значениях в устье. Наибольшее видовое богатство эвгленовых и динофитовых водорослей отмечено на наиболее антропогенно загрязненных участках реки, в районе пос. Ветлужский, Красные Баки (согласно данным Ежегодника (Качества вод … 2019) в пределах станций отмечено загрязнение органическими веществами (по ХПК) 27.4-37.4 мг/л, аммонийным азотом 1-2 ПДК, соединениями железа), что соответствует литературным данным по экологии выявленных групп водорослей (Попова, Сафонова, 1966; Трифонова, 1990; Охапкин, 1997). Видовое богатство золотистых и криптофитовых водорослей было наибольшим в верхнем течении реки и имело тенденцию к снижению в устье.

Кластерный анализ с использованием индекса Сёренсена (K_s) позволил выделить несколько участков, условно соответствующих верхнему, среднему течениям реки и устью (рисунок 6.2.), каждый из которых имел свои особенности.

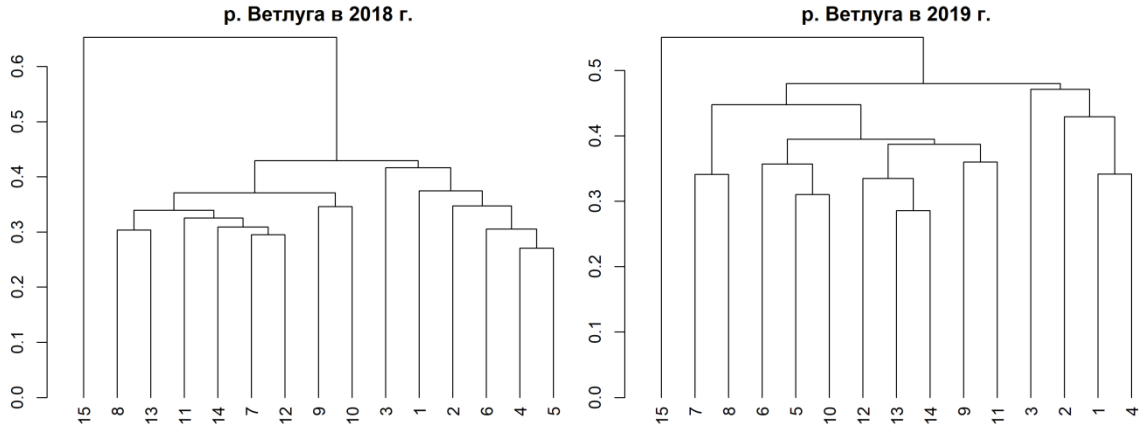
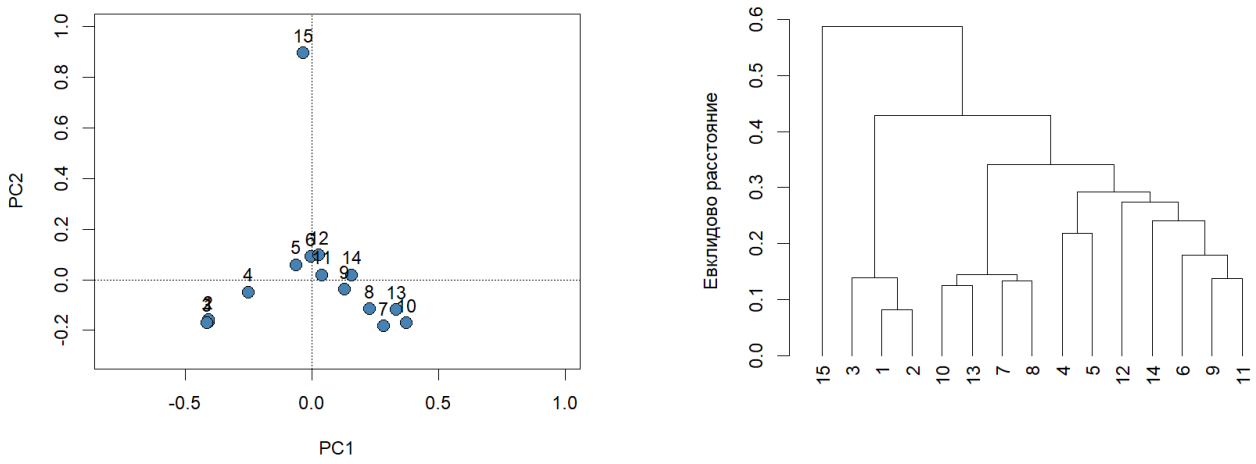


Рисунок 6.2. Дендрограммы сходства видового состава фитопланктона р. Ветлуги в 2018 и 2019 гг. По оси ординат – расстояние объединения (1-K_s), по оси абсцисс – станции отбора проб

В составе фитопланктона верхнего участка р. Ветлуги выявлено 82 вида (86 внутривидовых таксонов), принадлежащих 8 отделам. По числу видов преобладали зеленые (46.3% от общего числа видов) и диатомовые (32.9%) водоросли при участии охрофитовых (10.9%). Беден состав криптофитовых (3.6%), цианопрокариот (3%) и динофлагеллят (1.2%). В планктоне среднего участка выявлено 102 вида (113 видовых и внутривидовых таксонов) из 8 отделов. Так же как и в верховье, по числу видов преобладали зеленые (54.7%) и диатомовые (22.6%) водоросли. В отличие от вышележащего участка здесь более разнообразно представлены охрофитовые (15.4%), цианопрокариоты (6.4%) и динофитовые (3.8%) водоросли. В устье (станция 15) существенно возрастает богатство цианопрокариот (до 15.4%). Беден состав охрофитовых (до 9.7%), криптофит (до 5.8%) и динофлягеллят (до 5.6%). Из эвгленид в планктоне отмечены только 3 вида. Флористическое разнообразие доминирующего диатомово-зеленого комплекса в верховье реки дополняли охрофитовые водоросли, на плесовых участках и в низовье реки – цианопрокариоты.

Анализ пространственной организации видовой структуры фитопланктона р. Ветлуги в 2018 и 2019 гг. проведенный с помощью метода главных компонент (*PCA*) и кластерного анализа, позволили установить на акватории р. Ветлуги наличие отдельных участков, отличающихся по видовому составу и показателям количественного развития (рисунок 6.3.). Полученные результаты не согласуется с концепцией речного континуума, основанной на идее формирования переходных сообществ гидробионтов от истока к устью, а говорят о дискретном характере их становления. Вероятно наличие большего числа станций отбора проб фитопланктона позволит пересмотреть полученные результаты. Пространственное размещение сообществ фитопланктона р. Ветлуги в 2019 г. в целом соответствовало результатам, полученным в 2018 г.



а **б**

Рисунок. 6.3. Ординационная диаграмма (PCA) (а) и дендрограмма сходства (б) видовой структуры фитопланктона в 2018 г. PC1 – первая главная компонента, PC2 – вторая главная компонента, 1-15 – станции отбора проб

По мнению некоторых исследователей (Габышев, 2015) еще одним из способов оценки континуальности речных сообществ фитопланктона является применения критерия хи-квадрат (χ^2). Благодаря данному критерию можно попарно сравнивать структуру альгоценозов разных участков рек, представленную как число таксонов и численность таксономических групп фитопланктона (Габышев, 2015).

Для расчёта критерия χ^2 составлена таблица частот (таблица 6.2.), в которой отражена информация о количестве встреч исследуемых объектов в разных группах.

Таблица 6.2.

Число видов ведущих отделов фитопланктона участков р. Ветлуги 2018 г. (фактические частоты)

Отделы	**Верхнее**	**Среднее**	**Устье**	**Сумма фактических частот**
Bacillariophyta	22	29	13	**64**
Chlorophyta	44	67	8	**119**
Ochrophyta	12	17	3	**22**
Другие отделы	12	16	10	**38**
Сумма	**90**	**129**	**34**	**253**

Зная N (N=253) и суммы по отдельным участкам реки (90, 128 и 34) определили доли по отношению к общей сумме частот, которые занимают сравниваемые участки: p_1=90/253=0.35, p_2=129/253=0.51, p_3=34/253=0.13. Исходя из найденных значений p_1, p_2 и p_3 определяем теоретические частоты для каждой строки таблицы в отдельности (таблица 6.3.).

Таблица 6.3.

Теоретические частоты ведущих отделов фитопланктона участков р. Ветлуги в 2018 г.

Отделы	**Верхнее**	**Среднее**	**Устье**	**Сумма теоретических частот**
Bacillariophyta	22,4	32,64	8,32	**64**
Chlorophyta	41,65	60,69	15,47	**119**
Ochrophyta	7,35	10,71	2,73	**21**
Другие отделы	13,3	19,38	4,94	**38**
Сумма	**90**	**129**	**34**	**253**

После определения теоретических частот необходимо оценить насколько фактические частоты отличаются от их теоретического представления (Габышев, 2015). Перед расчетом уровня значимости рассчитали число степеней свободы *df*=3. При сравнении верхнего и среднего участков реки значение χ^2=8.55 оказалось больше критического (при *df*=3 критическое значение для уровня значимости 5% будет равно 7.81, а для 1% – 11.34 (Ракицкий, 1973)). Поскольку полученный результат выше пороговых значений, следует сделать вывод сделать вывод о статистической значимости различий флористической структуры рассматриваемых участков р. Ветлуги и отсутствии выраженного континуума. Анализ результатов расчета критерия хи-квадрат для таксономической структуры фитопланктона разных участков реки представлены в таблице 6.4.

Таблица 6.4.

Результаты расчета критерия хи-квадрат для флористической структуры участков р. Ветлуги (число степеней свободы *df=3*)

Участки р. Ветлуги	Верхний	Средний	Устье
Верхний	-	8.55	14.82
Средний		-	16.96
Устье			-

Согласно имеющимся данным, закономерности пространственного распределения фитопланктона по руслу реки не подчиняются концепции речного континуума. Вероятно факторами, нарушающими данную закономерность, выступают имеющиеся по продольному профилю реки неоднородные биотопические участки, связанные с формирующимися плесами и перекатами, влияние многочисленных боковых притоков, антропогенное влияние населенных пунктов и предприятий, в пределах которых были расположены некоторые станции отбора проб. В зависимости от условий, формирующихся на разных по течению реки станциях, наблюдается смена доминантов от характерных для рек левобережья *Melosira varians*, видов родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella* при участии харофитовых водорослей (*Cosmarium punctulatum* var. *punctulatum*) (Воденеева, 2007; Кулизин и др., 2021) на станциях в верховьях реки к *Aulacoseira subarctica* и *A. granulata* типичных доминантов волжских вод (Охапкин, 1997; Корнева, 2015).

Динамика количественных показателей развития фитопланктона по течению реки представлена на рисунке 6.4. Численность фитопланктона варьировала от 3.92 до 24.74 млн кл/л в 2018 г. и от 0.78 до 15.35 млн кл/л в 2019 г., а биомасса – от 0.87 до 6.83 г/м^3 в 2018 г. и от 0.39 до 3.18 г/м^3 в 2019 г. в основном за счет развития диатомовых и зеленых водорослей. Численность фитопланктона в 2018 г. характеризовалась несколькими подъемами (до 15 млн кл/л в верхнем участке и 18-22 млн кл/л в среднем) за счет развития мелкоклеточных зеленых водорослей, цианопрокариот и в меньшей степени диатомей. В устье преимущество имели цианопрокариоты (до 80% от общей численности), при этом значения численности слабо отличались от подъемов данного показателя на других участках реки. В 2019 г. максимум численности установлен на станции 13 (в среднем участке в 64 км от устья реки). По числу клеток преобладали те же группы водорослей, что и в 2018 г., но их абсолютные значения были в 1.5 раза меньше, чем в 2018 г., что вероятно связано с большей водностью и более низкими температурами воды (значения температуры в 2019 г. варьировали от 15 до 19°С, в 2018 г. – 24-25°С).

Биомасса фитопланктона в 2018 г. достигала наибольших значений в верхнем участке реки (станции 1-4) за счет привноса в планктон крупноклеточных бентосных диатомей (*Navicula radiosa*, *Nitzschia vermicularis*, *Surirella capronii*) (рисунок 6.4.). Ниже по течению (станции 5-14) она колебалась в пределах от 2 до 3.5 г/м^3 с господством диатомовых (*Aulacoseira subarctica, A. granulata, Surirella* sp.), зеленых и харофитовых водорослей. Второй заметный подъем биомассы отмечался в устье (до 6.86 г/м^3), где наряду с диатомеями развивались цианобактерии (до 2 г/м^3), представленные видами рода *Dolichospermum*, характерными для озерного района Чебоксарского водохранилища. В отличие от 2018 г. в 2019 г. наблюдался постепенный рост значений биомассы от верхнего участка к устью с максимумами на станциях 12-13 за счет вегетации диатомовых водорослей. При этом заметно изменялся их состав вниз по течению реки. *Melosira varians*, *Cyclotella* sp. sp. и *Ulnaria ulna*, доминирующие в альгоценозах в верхнем участке реки, сменялись на *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata* в сопутствии *Ulnaria ulna*, формировавшие высокие значения биомассы (до показателей массового развития). В устье реки отмечено снижение развития данных видов диатомей (до 1.5 г/м^3). Вероятно снижение количественных показателей развития альгоценозов определялось сменой гидрологических условий с реофильных на лимнофильные.

Показано, что по биомассе диатомовые водоросли доминировали на всех станциях по течению р. Ветлуги, с наибольшими значениями в верховье и на перекатах. Однако по численности, в среднем и нижнем течениях реки, наряду с диатомеями, важную структуроформирующую роль играли мелкоклеточные зеленые водоросли (представители порядков Chlorellales и Sphaeropleales) и цианопрокариоты.

Количественные показатели развития фитопланктона в верхнем участке реки (ст. 1-4) достигали 15.28 млн кл/л и 6.12 г/м^3 (в 2018 г.), 1.21 млн кл/л и 1.08 г/м^3 (в 2019 г.). По численности основу фитопланктона в разные годы составляли зеленые (до 85.6% общей численности) и диатомовые (до 38.6%) водоросли. На долю других групп приходилось менее 10%. В планктоне отмечено преобладание

представителей бентоса (*Surirella capronii, Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Nitzschia vermicularis*), доля которых в общей биомассе достигала 83%, при участии планктонных видов (*Cyclotella meneghiniana, Chlamydomonas* spp., *Gymnodinium* sp.). Показатели количественного развития сообществ фитопланктона р. Ветлуги в разные годы исследований приведены в таблице 6.5.

Таблица 6.5.

Показатели количественного развития сообществ фитопланктона разных участков р. Ветлуги в 2018-2019 гг.

Показатель	Верхнее течение	Среднее течение	Устье
2018 г.			
Число видов	52	63	31
N, млн кл/л	7.24±2.69	14.41±1.94	19.48
B, г/м^3	2.9±1.2	2.69±0.18	6.83
2019 г.			
Число видов	50	58	40
N, млн кл/л	1.57±0.51	6.9±1.33	7.98
B, г/м^3	0.82±0.15	1.88±0.25	2.02

Уровень количественного развития в среднем течении реки ниже, чем в верховье в 2018 г. (до 3.15 г/м^3 и 24.74 млн кл/л) и выше в 2019 г. (до 2.39 г/м^3 и 6.38 млн кл/л). Доминантами по численности выступали мелкоклеточные цианопрокариоты (до 41.1%), зеленые (до 39.9%) и диатомовые (до 22.9%) водоросли в 2018 г., диатомовые (до 38.6%) и зеленые (до 31.4%) в 2019 г. По биомассе соотношение групп в разные годы исследования менялось на противоположное, с доминированием Bacillariophyta (до 65.1%) и Chlorophyta (до 41.5%).

Состав структурообразующих видов значительно расширялся как за счет развития бентосных видов (*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Surirella* sp., *Plagiotropis lepidoptera*), так и истинно планктонных (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata*, *A. subarctica*, *Coelastrum astroideum*, *Pandorina morum*, *Chlamydomonas* spp., *Unruhdinium kevei*, *Dinobryon divergens, D. elegans*) водорослей, доля которых достигала 53% (таблица 6.6.).

В зоне слияния ветлужских и волжских вод (станция 15) по численности преобладали цианопрокариоты *Dolichospermum spiroides*, *Microcystis aeruginosa*

(до 78.2% от общей численности), при господстве по биомассе диатомей *Cyclotella meneghiniana*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata* (до 61.1%).

Таблица 6.6.

Доминирующие (по биомассе) таксоны фитопланктона исследованных участков р. Ветлуги

Год	Верхний участок	Средний участок	Устье
2018	*Cosmarium punctulatum* var. *punctulatum, Gymnodinium* sp., *Navicula radiosa*, *Nitzschia vermicularis, Surirella capronii, Euglena* sp.	*Cosmarium punctulatum* var. *punctulatum, Surirella* sp., *Aulacoseira subarctica, A. granulata, Unruhdinium kevei, Dinobryon divergens, D. elegans*	*Aulacoseira subarctica*, *A. granulata, Plagiotropis lepidoptera, Dolichospermum spiroides*
2019	*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Cyclotella meneghiniana, Surirella* sp.,	*Melosira varians, Cyclotella meneghiniana, Ulnaria acus, Aulacoseira subarctica, A. granulata, Asterionella formosa, Coelastrum astroideum, Plagiotropis lepidoptera, Navicula radiosa*	*Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Cyclotella meneghiniana, Aphanocapsa incerta, Microcystis aeruginosa*

Зависимость количественных показателей развития фитопланктона от факторов окружающей среды оценена методом регрессионного анализа. В пространственном аспекте отмечено снижение вклада крупноклеточных форм водорослей и возрастание роли мелкоклеточных, на что существенное влияние оказывала прозрачность воды (r=-0.56, $p<0.05$; r=59, $p<0.05$ соответственно). Среди мелкоклеточных форм высока доля колониальных и ценобиальных водорослей, при заметной корреляции с показателями прозрачности (r=0.64, $p<0.05$) и электропроводности (r=0.74, $p<0.05$) воды. В 2019 г. отмечена положительная корреляция доли жгутиковых форм водорослей с pH воды (r=0.64, $p<0.05$).

Для крупных таксономических групп (отделов) водорослей показана связь биомассы цианопрокариот с температурой (r=0.64, $p<0.05$), pH (r=0.91, $p<0.05$) и электропроводностью (r=0.94, $p<0.05$) воды. Схожая зависимость отмечена и для криптомонад (r=0.94, $p<0.05$), однако на значение биомассы данной группы влияла еще и прозрачность воды (r=0.57, $p<0.05$).

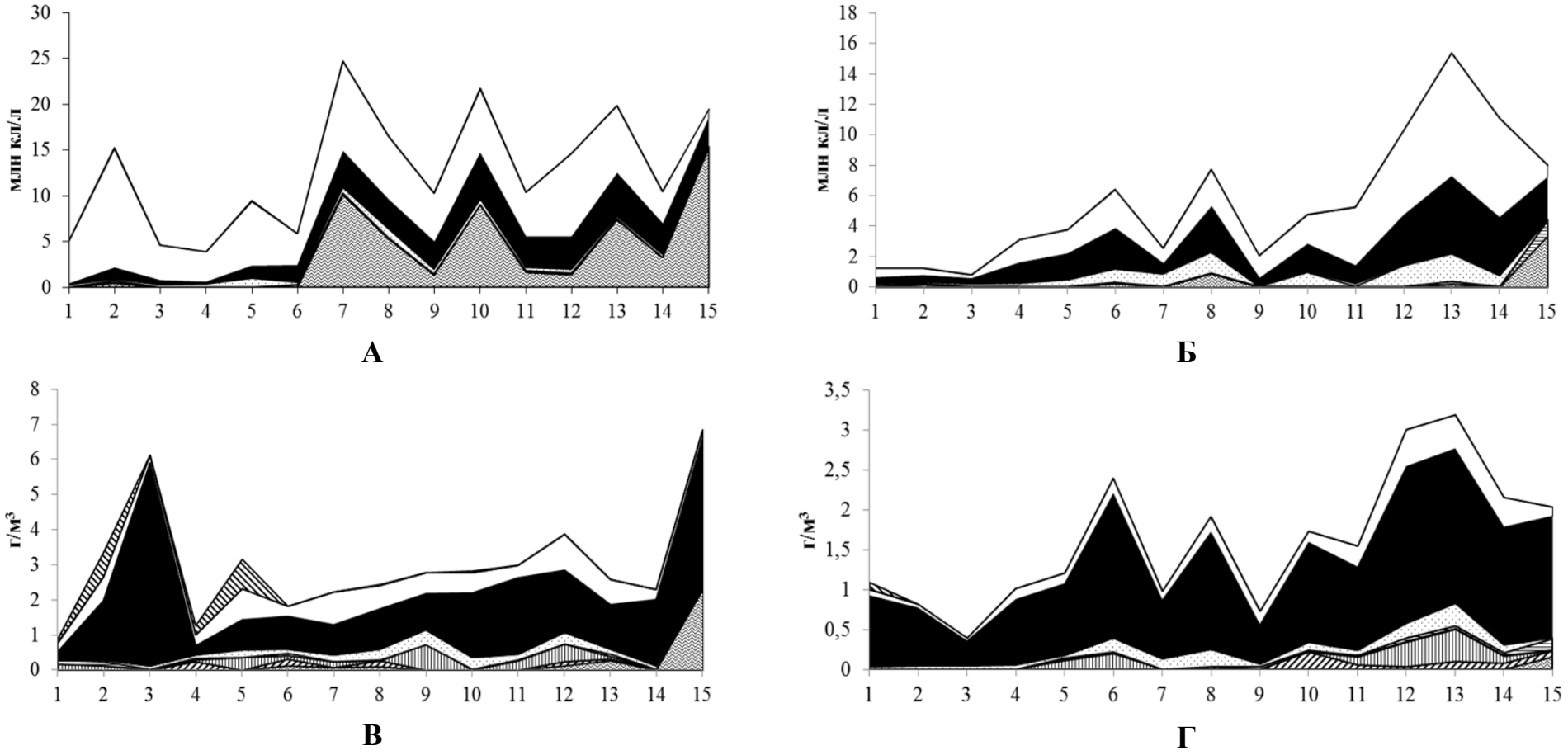
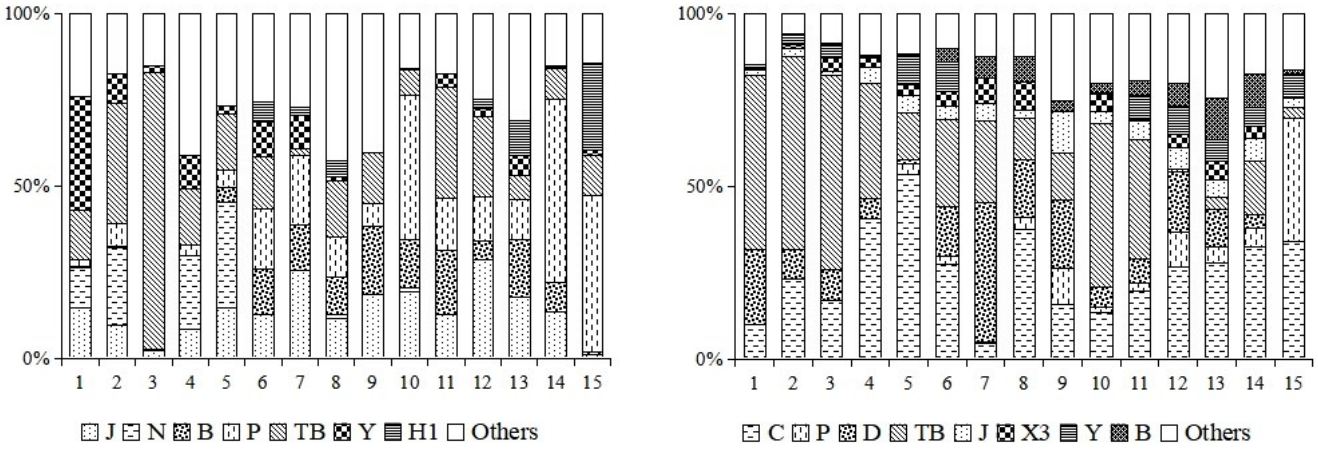


Рисунок 6.4. Пространственное распределение численности (А,Б) и биомассы (В,Г) фитопланктона р. Ветлуги в 2018 (А,В) и в 2019 (Б,Г) гг. *Условные обозначения те же, что и на рисунке 5.1.2., глава 5.1.*

Использование функционального подхода позволило выявить в фитопланктоне р. Ветлуги 22 функциональные группы, среди которых постоянными и ведущими выступали кодоны P, T_B. Пространственное распределение функциональных групп по продольному профилю реки представлено на рисунке 6.5.



а б

Рисунок 6.5. Пространственное распределение функциональных групп (FGs) фитопланктона по продольному профилю р. Ветлуги в 2018 (а) и 2019 (б) гг.

В верхнем течении реки доминирующими группами выступают T_B, D, представленные диатомеями, часто попадающими в толщу воды из бентоса в условиях повышенной динамики вод. В среднем течении реки набор функциональных групп оказался более разнообразным. Снижался вклад в формировании сообществ бентосных диатомей, при развитии более лимнофильного планктона, представленного группами P (водоросли эвтрофных вод, устойчивые к средней освещенности и недостатку углерода), B (мезотрофные водотоки с видами чувствительными к перемешиванию вод), Y (жгутиковые формы с широким спектром обитания), W_1 и W_2 (водоросли водоемов, богатых органикой). В устье отмечалось развитие представителей кодона P, при значительном участии H_1 в 2018 г. (водоросли, толерантные к низкому содержанию азота и углерода, чувствительные к перемешиванию воды).

Значения индексов видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности (H_N) и биомассе (H_B) фитопланктона, варьировали от 2.77 до 4.91 (H_N), от 1.92 до 4.85 (H_B) в 2018 г. и от 3.23 до 4.48 (H_N), от 3.02 до 4.34 (H_B) в

2019 г. (рисунок 6.6.). Средние значения индексов в период исследования составляли 4.18±0.14 (H_N) и 3.09±0.19 (H_B) в 2018 г. и 4.15±0.07 (H_N) и 3.98±0.10 (H_B) в 2019 г. Изменения индексов Шеннона от верховья к устью были относительно синхронными. Коэффициент корреляции (r) между H_N и H_B составлял 0.44 в 2018 г и 0.48 в 2019 г. Данные значения коэффициента корреляции показывают почти равное соотношение вклада численности и биомассы одного и того же таксона в общие показатели обилия. Максимальные величины H_B в период наблюдений отмечены в среднем течении реки на станции 8, где преобладали диатомовые и зеленые водоросли, при участии эвгленид. Сообщества водорослей среднего течения реки характеризовались как полидоминантные с максимальным видовым разнообразием.

Минимальные значения H_B выявлены на станции 3 в 2018 г. в верхнем течении и на станция 15, расположенной в устьевом участке реки (1.92 – ст. 3, 3.09 – ст. 15 в 2018 г. и 3.23 в 2019 г.), с формированием монодоминантных сообществ, с преимущественным развитием крупноклеточных пеннатных на станции 3, центрических диатомовых водорослей и цианопрокариот в устье. Средний за период исследования индекс Шеннона был высоким за счет смены доминантных форм по течению реки, что показывает формирование в реке сбалансированных и богатых в видовом отношении сообществ.

Значения индексов сапробности, рассчитанных по численности (S_N) и биомассе (S_B) фитопланктона варьировали незначительно, соответствуя на всем протяжении реки уровню умеренно загрязненных вод (III класс качества вод). Индексы сапробности верхнего участка реки, рассчитанные по численности и биомассе фитопланктона, составляли – 2.1±0.03 (S_B), 2.16±0.04 (S_N), среднего – 1.92±0.03 (S_B), 1.92±0.02 (S_N) и в устье – 2.04±0.05 (S_B), 1.99±0.03 (S_N), что соответствовало β-мезосапробной зоне самоочищения (рисунок 6.6.).

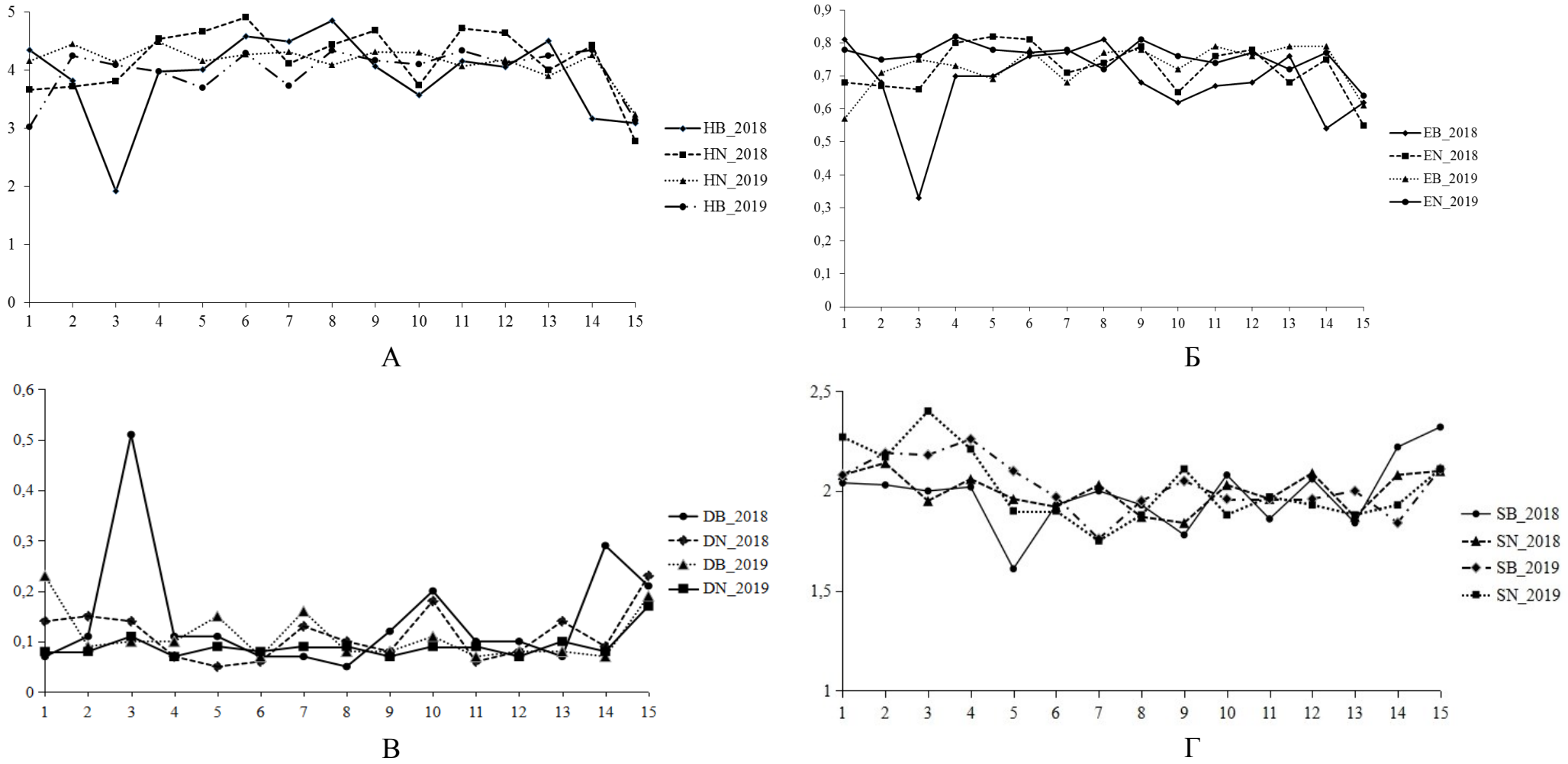


Рисунок 6.6. Динамика индексов Шеннона – H (А), Пиелу – E (Б), доминирования Симпсона – D (В) и сапробности – S (Г), рассчитанных по численности (H_N, E_N, D_N, S_N) и биомассе (H_B, E_B, D_B, S_B) фитопланктона по течению р. Ветлуги в 2018-2019 гг.

Таким образом, анализ результатов исследования пространственного распределения и характеристик видовой структуры фитопланктона р. Ветлуги позволил выявить следующие особенности. Биоразнообразие фитопланктона исследуемой реки возрастало от истока к среднему течению, что вероятно связано с обогащением видового состава водорослей за счёт биотопической неоднородности водосборной территории и влиянием боковой приточности и снижалось в устье в зоне контакта с волжскими водами. В исследованном водотоке состав водорослей планктона в пространственном распределении не однороден. В верховье реки наблюдалось обогащение водной толщи бентосными и эпифитными видами водорослей, в устье отмечено явление «подпора», следствием которого является повышение количественных значений развития фитопланктона и смена видового состава и набора доминантов.

Количественные показатели развития возрастали от истока к устью, а индексы биоразнообразия (H_B, H_N) имели тенденцию к увеличению в среднем течении реки и снижению в устье.

Глава 7. Инвазийные виды водорослей в фитопланктоне исследованных рек

Перемещение живых организмов как в пределах определенных территорий, так и между странами и континентами Земного шара происходило во все времена. В конце XIX – начале XX века этот процесс существенно усилился, в связи с ростом антропогенного влияния на окружающую среду и глобальными изменениями климата (Дгебуадзе, 2014; Панов, 2002). Распространение и развитие инвазийных видов в новых местообитаниях в настоящее время рассматривается как глобальная экологическая проблема, приводящая к «флористическому загрязнению территории» (Чичев, 1988).

В настоящее время отмечается, что вероятными причинами экспансии чужеродных видов водорослей в бассейне р. Волги являются гидростроительство и изменение климата, которые привели к трансформации гидрологического и гидрохимического режима, изменениям температуры воды, прозрачности, цветности, потоков биогенов и минеральных веществ (Корнева, 2007; Корнева, 2014). Согласно мнению исследователей (Padisak, Reynolds, 1998; Корнева, 2014), изменение концентрации и соотношения компонентного состава водных масс может служить пусковым механизмом для проникновения инвазийных видов.

Постепенное внедрение и адаптация солоновато-водных организмов в пресные водоемы происходит интенсивнее там, где имеются пространственно-временные градиенты солености. Изменения стока р. Волги привели к увеличению минерализации, содержания ионов щелочных и щелочноземельных металлов, сульфатов, хлоридов и трофического статуса водохранилищ и водотоков (Волга и ее жизнь, 1978; Корнева, 2007; Корнева, 2015). Повышение уровня минерализации и содержания биогенных элементов являются важными факторами на первоначальных этапах расселения инвазийных видов, так как наибольшего обилия они достигали в более минерализованных водах Средней и Нижней Волги (Корнева, 2009).

В распространении инвазийных водорослей в бассейне Волги исследователи выделяют 2 периода: 60-е и 80-е годы XX века. Первый период ознаменован завершением строительства водохранилищ Волжско-Камского каскада и появлением первых вселенцев – *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge и представителей рода *Thalassiosira* с их последующим распространением. Второй период связан с заполнением последнего в каскаде Чебоксарского водохранилища (1981 г.) и проникновением диатомовой водоросли *Actinocyclus normanii* (W. Greg.) Hust. (Корнева, 2007, 2009).

В пределах бассейна Волги среди инвазийных видов планктонных водорослей из отдела *Cyanophyta* отмечены *Raphidiopsis raciborskii* (Wołosz.) Aguilera, Berrendero Gómez, Kaštovský, Echenique et Salerno (syn. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju) (Куйбышевское водохранилище и Нижняя Волга), *Anabaena bergii* Ostenf. (водохранилища Средней и Нижней Волги). Данные представители цианопрокариот из водоемов тропических и субтропических широт получили распространение в странах Западной Европы, откуда впоследствии постепенно распространяются в бореальную область умеренной зоны (Бабаназарова и др., 2011; Корнева, 2014; Sidelev et al., 2020). Среди представителей диатомовых водорослей как инвазийные отмечены *Skeletonema subsalsum*, *Actinocyclus normanii*, *Thalassiosira incerta* I.V. Makarova (отмечена во всех водохранилищах волжского каскада) (Генкал, Охапкин, 2013; Okhapkin et al., 2014), *Thalassiosira lacustris* (Grunow) Hasle (syn.: *T. bramaputrae* (Ehrenb.) Håk. et Locker, *Coscinodiscus lacustris* Grunow), *T. faurii* (Gasse) Hasle, *T. pseudonana* Hasle et Heimdal., *T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle (syn.: *T. fluviatilis* Hust.) *T. proschkinae* I.V. Makarova (Корнева, 2014). Из охрофитовых (класс Raphidophyceae) водорослей широкое распространение получил *Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing, который проник на территорию бывшего СССР из Европы (Корнева, 2014). Наибольшего развития он достигает в хорошо прогреваемых стратифицированных озерах, с высокой цветностью воды (Воякина, 2007; Корнева, 2014; Hagman et al., 2015). Из пресноводных динофлагеллят в последние десятилетие широкое распространение

получил *Unruhdinium kevei* (Grigorszky & F. Vasas) Gottschling. Данный вид впервые описан из притоков р. Тиса (Венгрия) по данным 1986-1995 г. В этот же период времени наблюдалось распространение данного представителя во многих странах Европы (Grigorszky et al., 2001). Согласно Л.Г. Корневой, в 1989 г. *U. kevei* был обнаружен в реках Молога и Вочкома, впадающих в Моложский плес Рыбинского водохранилища, и в прибрежном мелководье Моложского плеса (Корнева, 2014, 2015).

С использованием разных подходов (световая и электронная микроскопия, молекулярно-генетические исследования) в составе фитопланктона изученных рек (рр. Керженец и Ветлуга) выявлены инвазийные виды водорослей из 3-х отделов, большая часть которых относится к Bacillariophyta (*Thalassiosira incerta*, *T. faurii*, *Skeletonema subsalsum*, *Plagiotropis lepidoptera* (W. Greg.) Kuntze). Так же обнаружены виды из группы Dinophyta (*Unruhdinium kevei*) и Ochrophyta, Raphidophyceae (*Gonyostomum semen*).

Являясь типичным обитателем бореальных озер, *Gonyostomum semen* за последние несколько десятилетий серьезно расширил свой ареал в Европе с возрастанием количественных характеристик развития (Hagman et al., 2020). В ряде публикаций было показано, что возрастание среднегодовых значений температуры и, как следствие, продолжительности вегетационного периода, цветность воды, содержание фосфора и общего органического углерода являются основными факторами, определяющими высокую скорость распространения данного вида (Rengefors et al., 2012; Hagman et al., 2015; Hagman et al., 2020). *G. semen* начал активно расселяться по водотокам и водоемам Европы с конца 1970-х годов (Корнева, 2014), а в последнее время отмечалось расширение ареала данного вида, особенно на территории Швеции, Норвегии и Финляндии (Hagman et al., 2015). Использование молекулярно-генетического анализа (изучение митохондриального маркера cox1) с целью выяснения возможных путей расселения *G. semen* показало, что имеются отчетливые различия между европейскими, американскими и японскими штаммами. Низкое разнообразие и слабая географическая разобщенность внутри североевропейских штаммов

подтверждают имеющиеся предположения о недавнем вселении *G. semen* в водоемы и водотоки Европы (Lebret et al., 2015).

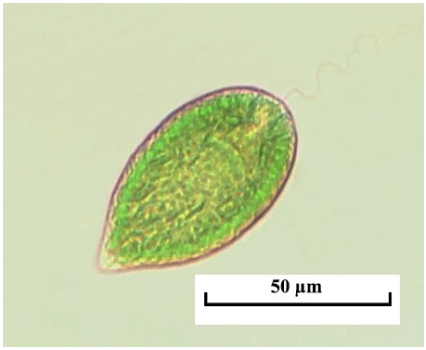


Рисунок 7.1. *Goniostomum semen* в планктоне р. Керженец по данным световой микроскопии

Данные, основанные на морфологических критериях определения вида, свидетельствуют о появлении *G. semen* в р. Керженец еще в середине 1980-х гг., когда отмечалась вспышка развития данного вида (до 6.0 г/м^3) (Ветрова, Охапкин, 1990).

Данный вид имеет крупные (до 100 мкм дл., 20-39 мкм шир., 13-15 мкм толщ.) обратнояйцевидные дорсовентральные клетки (рисунок 7.1.), слабо метаболичные, сзади клиновидно суженные, реже слегка оттянутые. Жгутики разной длины, выходят спереди, плавательный почти равен длине тела, направленный вперед, рулевой более короткий, расположенный в продольной бороздке, обычно прижат к телу. Перипласт нежный, гладкий с многочисленными трихоцистами. Хлоропласты многочисленные, светло-зеленые, часто расположены по периферии клетки (Матвиенко, Литвиненко, 1977).

Проведенный молекулярно-генетический анализ отдельных клеток (scRNA-seq), идентифицированных на основе морфологических признаков, из планктонных проб 2021 г., показал, что образцы NN53 и NN54 из р. Керженец близко связанны и находятся в одной кладе со штаммами, собранными на территории Европы (инвентарные номера GenBank: KP200849, MK775679, AB512123). Это позволило достоверно подтвердить находку *G. semen* в исследуемой реке и отметить вероятный путь его проникновения (рисунок 7.2.).

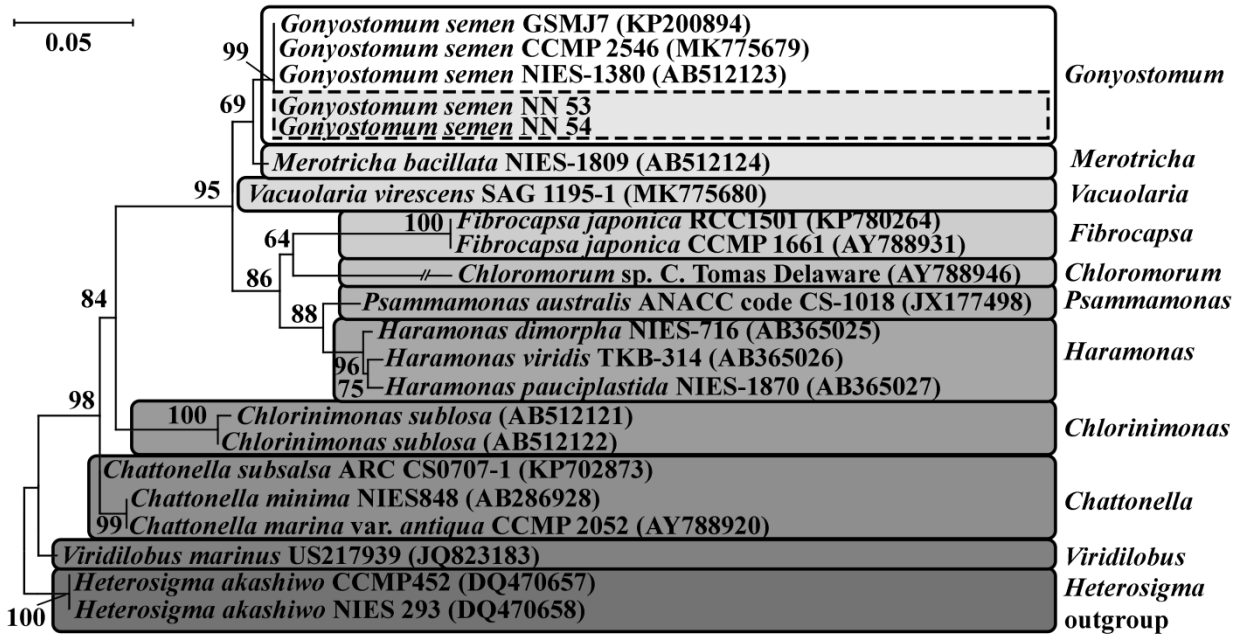


Рисунок 7.2. Фрагмент филогенетического древа представителей семейства *Vacuolariaceae* (штаммы *Gonyostomum semen* из р. Керженец NN53 и NN54 выделены пунктирной линией), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 18S rDNA. Длина выравнивания – 407 п.н. В качестве внешней группы выбраны виды из разных родов семейства *Vacuolariaceae*. Для всех представителей указан номер штамма, номер доступа к последовательностям в GenBank. Числа в узлах ветвей соответствуют значениям бутстреп-анализа. Древо построено на основе модели HKY+G

В современный период *G. semen* регулярно встречается в составе летних ценозов (июль-август), но значимых показателей развития не выявлено. Развитие данного вида вероятно недооценено в связи с быстрым разрушением клеток в фиксированном материале.

Постепенное проникновение и развитие *Skeletonema subsalsum* в водохранилища р. Волги зафиксировано в 1960-1970-х гг. (Генкал, Кузьмин, 1980). Данный вид имеет цилиндрический панцирь, до 18 мкм высотой и диаметром створки до 10.5 мкм. На поверхности панциря имеются многочисленные соединительные ободки с лигулой, покрытой продольными и поперечными ребрами (Куликовский и др., 2016).

Создание Чебоксарского водохранилища способствовало росту ее встречаемости (до 0.74±0.04) и максимальных показателей биомассы (до 2-10 г/м^3 на отдельных станциях) (Охапкин и др., 2016). В р. Ветлуге данный вид был обнаружен в летний сезон 2016 г., значения биомассы которого достигали 8% от общей (0.05 г/м^3) при средних показателях 0.04±0.01 г/м^3. В последние годы отмечены лишь единичные находки *S. subsalsum* в планктонных пробах. Находки *Skeletonema subsalsum* в планктонных пробах подтверждены данными световой и электронной микроскопии (рисунок 7.3.).

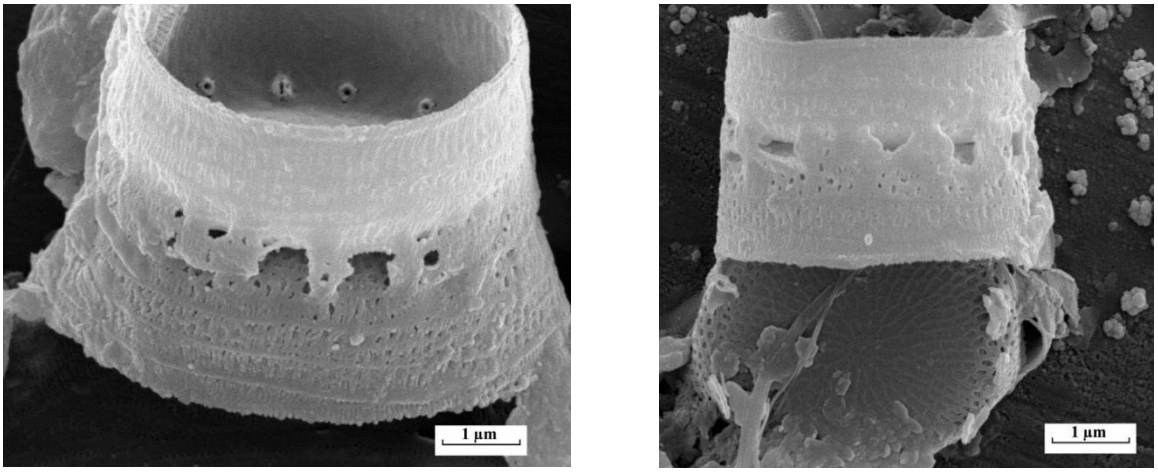


Рисунок 7.3. *Skeletonema subsalsum* в планктоне р. Ветлуги по данным электронной микроскопии (СЭМ)

В результате диатомового анализа в р. Керженец было обнаружено присутствие *Thalassiosira incerta* (рисунок 7.4.). Клетки имеют цилиндрический панцирь, до 18 мкм высотой и до 34 мкм в диаметре. Ареолы располагаются в тангенциальных и радиальных рядах, в центре створки до 19, а по краям – до 20 в 10 мкм. В центре створки расположены 3-6 выростов (Генкал и др., 2020).

В волжских водохранилищах *T. incerta* присутствует с конца 1960-х гг., как вселенец с Каспия (Макарова, 1988; Корнева, 2014). В настоящее время данный вид является постоянным компонентом фитопланктона ряда крупных притоков р. Волги (Okhapkin et al., 2016). В р. Керженец значимых показателей развития *T. incerta* не выявлено, так как обнаружены лишь немногочисленные створки в постоянных препаратах.

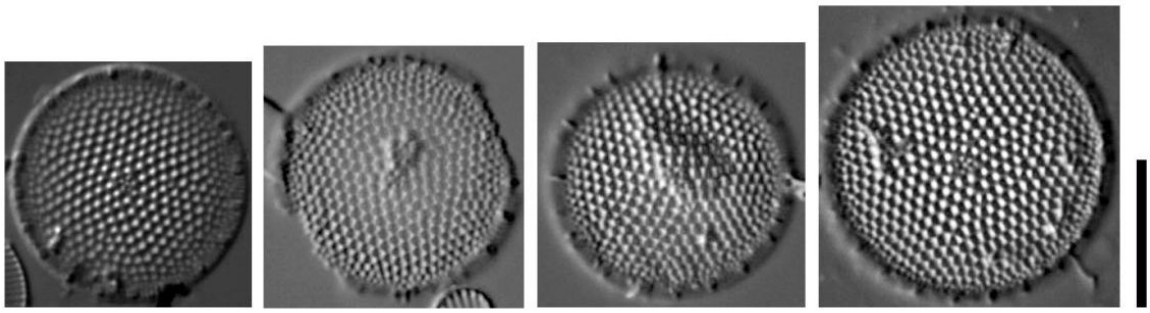


Рисунок 7.4. Инвазийный вид *Thalassiosira incerta* в фитопланктоне р. Керженец (размер линейки 10 мкм)

Результаты электронной микроскопии позволили выявить в составе фитопланктона центрическую диатомею *Thalassiosira faurii* (глава 4, рисунок 4.4.). В связи со сложной структурой панциря и наличием ряда признаков на уровне электронной микроскопии (наличие центральных и краевых выростов, двугубых выростов) идентификация вида в световой микроскоп и выделение его в составе ценоза не представляется возможным.

Первые сведения о появлении и натурализации *Unruhdinium kevei* (ранее *Peridiniopsis kevei*) в р. Керженец датируются 2006 г. – в р. Ветлуге после аномально жаркого 2010 г., а в р. Вишне – в 2016 г., где отмечены немногочисленные клетки в составе летнего планктона. *U. kevei* имеет ромбовидные клетки, овальные или сильно сжатые в поперечном сечении. Поясок нисходящий, делящий клетку на две конусообразные половины. Клетка с толстым панцирем. Гиповальва несколько короче эпивальвы, его первая антапикальная пластинка имеет шип, длина которого варьирует от 3 до 5 мкм. На вершине эпивальвы находится апикальная пора, прикрываемая выростом третьей апикальной пластинки. Размеры: 31–47 мкм дл., 25–37 мкм шир., 18–25 мкм толщ. (Крахмальный, 2001; 2011; Grigorszky et al., 2001) (рисунок 7.5.).

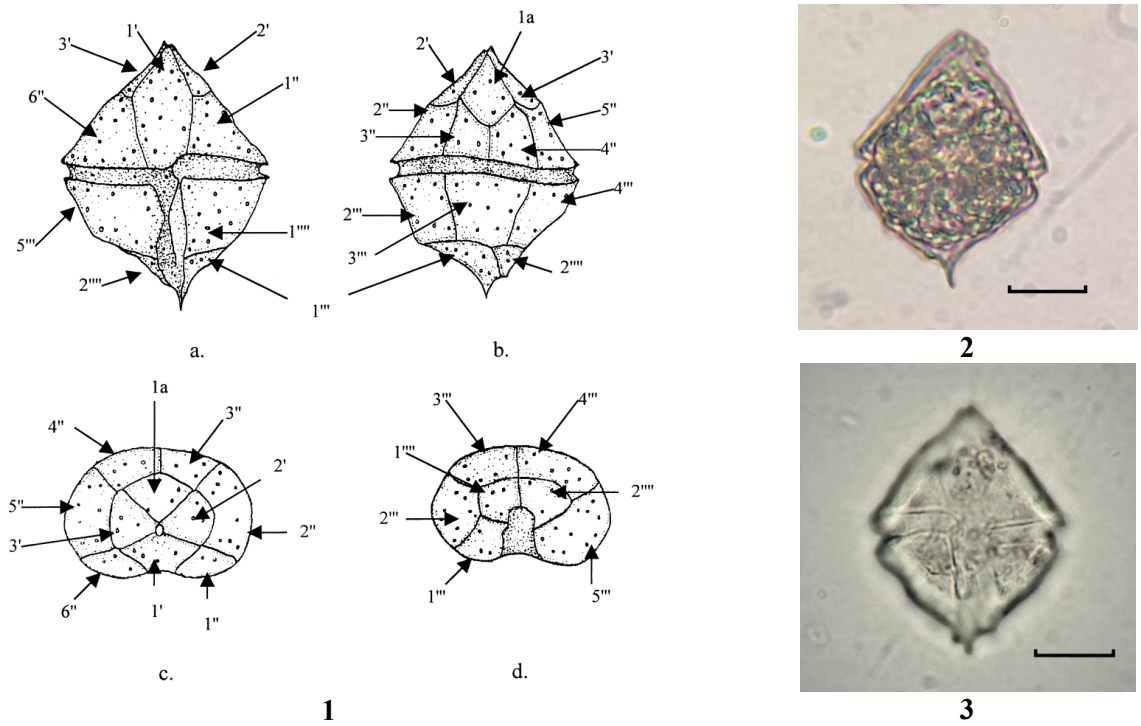


Рисунок 7.5. *Unruhdinium kevei*: 1 – схемы расположения щитков панциря, используемые для идентификации вида в световом микроскопе (a. – вид с брюшной стороны, b. – вид со спинной стороны, c. – вид сверху, d. – вид снизу) (по: Grigorszky et al., 2001); 2 – внешний вид клетки *U. kevei* в в планктоне р. Керженец (фиксированный материал); 3 – очищенный от содержимого панцирь. Размер линейки 10 мкм

Использование технологии scRNA-seq так же, как и для *G. semen*, показало, что полученная последовательность 18S рДНК для образца NN55 сгруппировалась с последовательностями других видов рода *Unruhdinium* (*U. jiulongense*, *U. niei*, *U. penardii*, *U. penardii* var. *robustum*, *U. minimum*) и образовала одну кладу с высокой степенью поддержки (ML>98%) со штаммами *Unruhdinium kevei* (номера в GenBank MZ540858, MZ540861) (рисунок 7.6.). Это генетически подтверждает принадлежность инвазийного вида, определенного на основе морфологии панциря, к *U. kevei*.

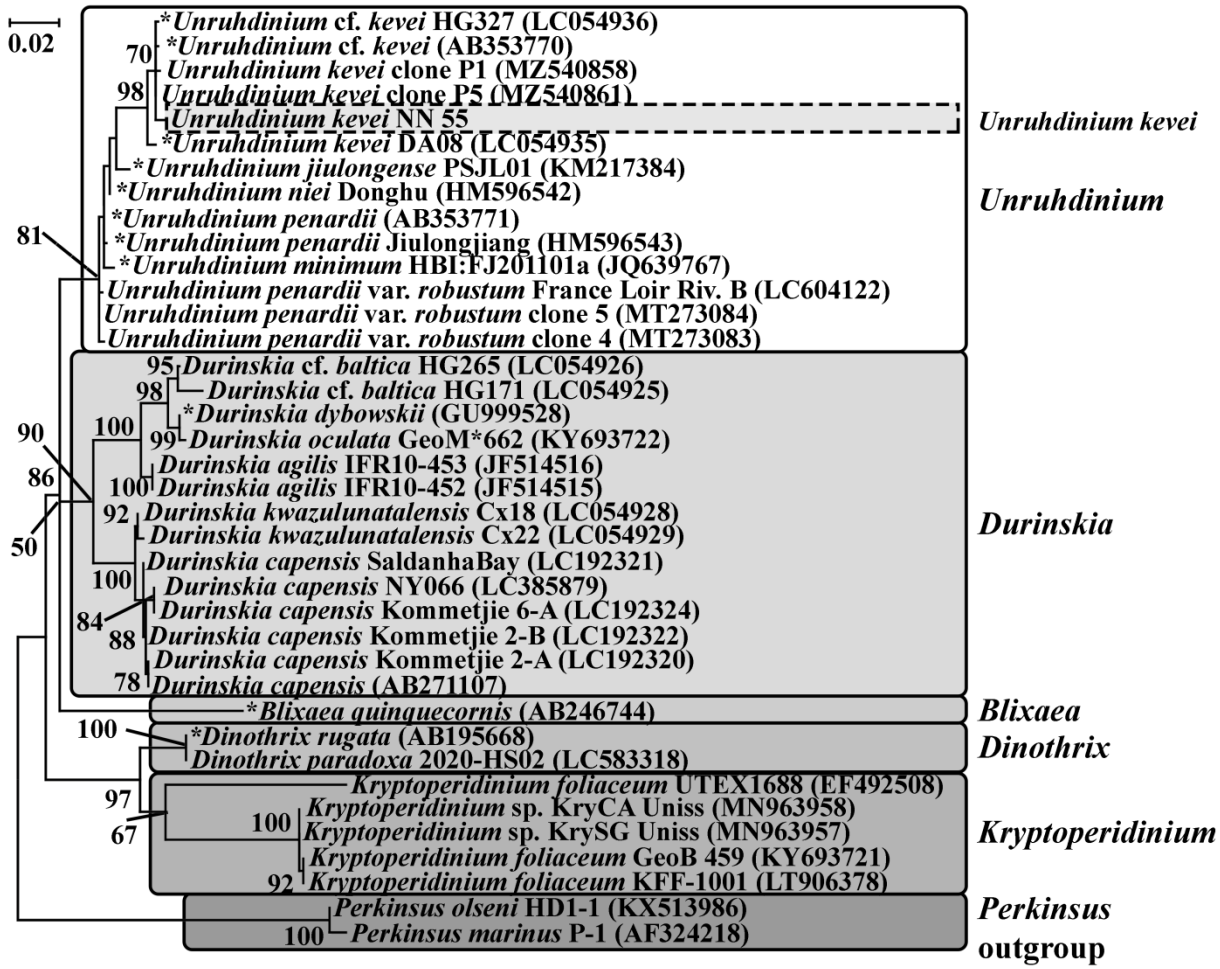


Рисунок 7.6. Фрагмент филогенетического древа представителей семейства *Kryptoperidiniaceae* (штаммы *Unruhdinium kevei* из р. Керженец NN55 выделены пунктирной линией), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 18S рДНК. Длина выравнивания – 943 п.н. В качестве внешней группы выбраны виды из разных родов семейства *Kryptoperidiniaceae*. Для всех представителей указан номер штамма, номер доступа к последовательностям в GenBank. Числа в узлах ветвей соответствуют значениям бутстреп-анализа. Древо построено на основе модели K2+G+I

* - несоответствие названия вида по используемой систематике и названия вида в GenBank.

В последнее годы (2014-2019 гг.) в р. Керженец показано возрастание участия в формировании альгоценозов динофитовых водорослей (до 1.86 г/м^3 – 69% от общей биомассы) (рисунок 7.7.). Среди доминантов из динофлагеллят отмечались виды родов *Gymnodinium* (до 23% от общей биомассы) и *Unruhdinium kevei* (до 25%).

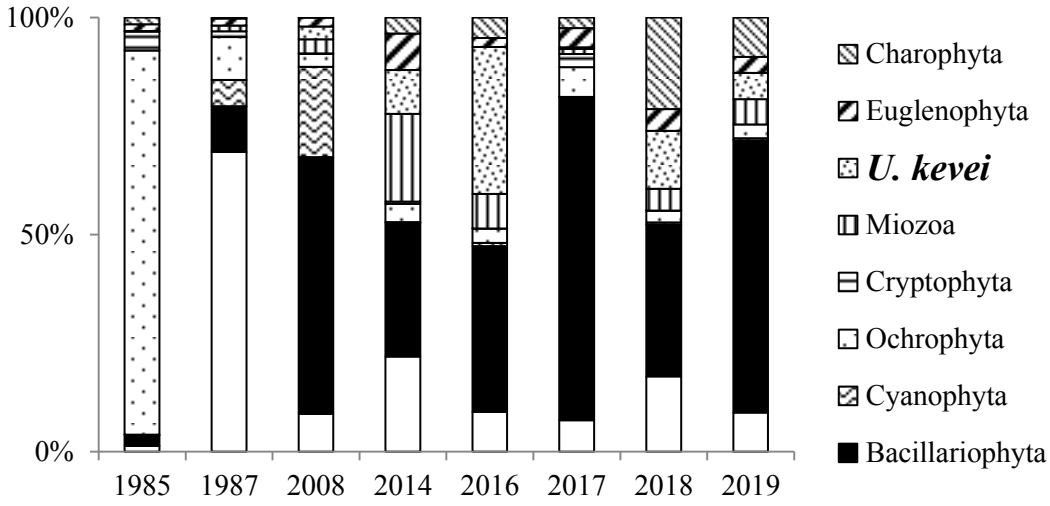


Рисунок 7.7. Вклад отдельных систематических групп и *Unruhdinium kevei* в биомассу фитопланктона р. Керженец в разные годы исследований

В исследуемых водотоках временной диапазон встречаемости *U. kevei* (рисунок 7.8.) охватывает период с поздней весны (апрель-май) до начала осени (сентябрь-начало октября). *U. kevei*, максимальное развитие которого наблюдалось в конце июля и на протяжении августа 2008 г., совместно с другими представителями динофлагеллят, входил в состав доминантов потамофитопланктона. При этом его численность изменялась от 8 до 144 тыс. кл./л, а биомасса – от 0.09 (8% от общей биомассы) до 0.7 г/м^3 (34%). В 2014 г. численность вида варьировала от 6 тыс. кл./л до 120 тыс. кл./л. Пик развития *U. kevei* приходился на август, когда его биомасса достигала максимальных величин и составляла 1.28 г/м^3 (66.5% от общей). В 2016 г. также отмечалось развитие данного вида с показателями численности в пределах, колеблющихся от 5 до 30 тыс. кл./л. и биомассы – от 0.03 (5% от общей биомассы) до 0.58 г/м^3 (55%) (рисунок 7.8., таблица 7.1.).

В 2017 г. развития *U. kevei* не наблюдалось, в фитопланктоне отмечены лишь единичные клетки, что вероятно связано с климатическими особенностями, определяющими водный режим исследованных водотоков. В последние годы данный вид также входил в состав доминирующих комплексов с показателями количественного развития от 0.067 до 0.367 г/м^3 (до 31%) в 2018 г. и от 0.027 до 0.676 г/м^3 (до 31%) в 2019 г. (таблица 7.1.).

В р. Ветлуге, в отличие от р. Керженец, количественные показатели развития *U. kevei* характеризовались меньшими значениями (таблица 7.1.). В 2010 и 2014 гг. отмечены лишь единичные находки данного вида в летних пробах. Максимальные показатели биомассы выявлены в летний период 2016 г. и составляли 0.74 г/м^3 (26%) (рисунок 7.8е).

Таблица 7.1.

Численность (N, млн кл/л), доля от общей численности ($N/N_{общ.}$ %), биомасса (B, г/м^3) и доля от общей биомассы ($B/B_{общ.}$, %) *Unruhdinium kevei* в фитопланктоне исследованных водотоков

Река, год исследования	**N, млн. кл/л**	**$N/N_{общ.}$,%**	**B, г/м^3**	**$B/B_{общ.}$, %**
Ветлуга, 2010	0.02	0.31	0.44	32.8
Ветлуга, 2014	0.02	2	0.31	12.4
Ветлуга, 2016	0.021±0.01	1	0.31±0.11	29.7
Керженец, 2008	0.07±0.06	1.1	0.39±0.3	15.1
Керженец, 2014	0.048±0.01	1.1	0.46±0.11	26.2
Керженец, 2016	0.04±0.01	1.1	0.56±0.15	39.7
Керженец, 2017	0.01	0.5	0.057	2.1
Керженец, 2018	0.02±0.01	0.46	0.30±0.07	24.8
Керженец, 2019	0.02±0.01	0.7	0.22±0.06	12.4
Вишня, 2016	0.001	0.5	0.01	3.5

В р. Вишне в настоящий период наблюдается постепенное внедрение *U. kevei* в состав планктонных ценозов, однако значимых показателей развития не зарегистрировано, так как обнаружены лишь единичные клетки в осенних пробах. Максимальные значения биомассы достигали 0.01 г/м^3 (3.5%) (таблица 7.1.).

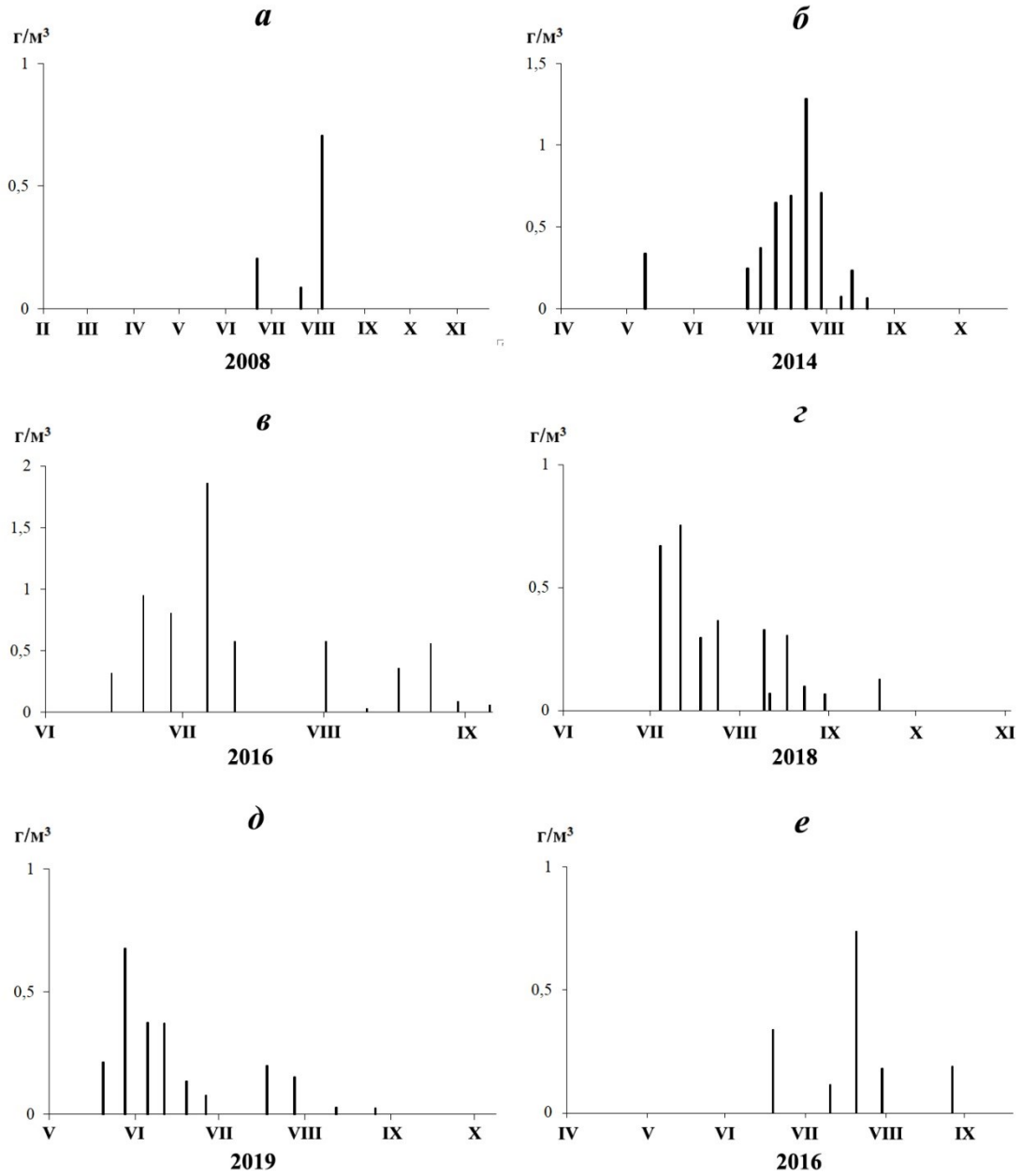


Рисунок 7.8. Сезонная динамика биомассы *Unruhdinium kevei* в р. Керженец (а-д) в 2008-2019 гг. и в р. Ветлуге (е) в 2016 г.

Литературные данные (Корнева, 2014, 2015; Grigorszky et al., 2001; Воденеева и др., 2016; Сахарова, 2017) и результаты собственных наблюдений показали, что *U. kevei* распространен в водотоках и водоемах различного трофического статуса (от олиго- до эвтрофных), в широком диапазоне концентраций общего азота и фосфора, но в относительно узком диапозоне температуры и pH. Наибольшие показатели развития отмечались летом или ранней осенью при температуре воды 15-26°C, что могло вызывать «цветение» воды. Также высокие показатели

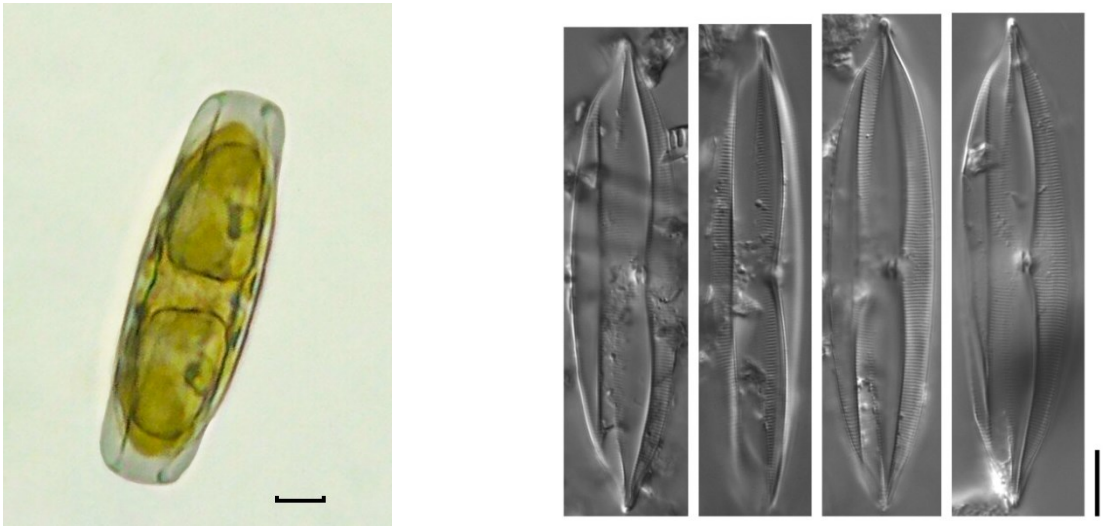
развития вида обнаружены в местах гнездования птиц, где биомасса *U. kevei* достигала 2.44 г/м^3 (Корнева, 2015). Развитие данного вида показало значимую положительную корреляцию с температурой воды и отрицательную с ее уровнем (таблица 7.2.).

Таблица 7.2.

Значимые ($p \leq 0.05$) коэффициенты корреляции Спирмена (R_s) показателей развития *U. kevei* и некоторых факторов среды для р. Керженец

Параметры	Уровень	Температура	pH	Электропроводность	Цветность
Биомасса *U. kevei*	-0.79	0.59	0.75	0.61	0.64
Доля в биомассе *U. kevei*	-0.83	0.52	0.75	0.59	0.61

В исследуемых водотоках (рр. Ветлуга и Керженец) впервые зарегистрировано появление и вегетация представителя бентосных альгоценозов – *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (Cl.) Reim. (рисунок 7.9.), где он встречался на протяжении всего вегетационного периода (апрель-октябрь), преимущественно при максимальном прогревании вод (R_s=0.51, $p \leq 0.05$).



а б

Рисунок 7.9. Инвазийный вид *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* в фитопланктоне р. Ветлуги: а – из планктонной пробы, б – очищенная створка. Размер линейки 10 мкм

В целом, общая морфология панцирей *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*, обнаруженных в р. Ветлуге, хорошо согласуется с ранее описанными

в литературе данными (Cleve, 1894; Patrick & Reimer, 1975; Czarnecki, Wee, 1984). Клетки одиночные. Панцирь с пояска удлиненно прямоугольный, диагонально симметричного строения, без вставочных ободков. Створки узкоэллиптические, с более или менее выпуклыми боками и острыми концами. Поперечные штрихи нежно пунктирные, составляющие их точки в продольных, более или менее прямых рядах. Осевое поле незаметное, среднее поле небольшое, округлое или поперек расширенное (Забелина и др., 1951; Прошкина-Лавренко, 1963). Штрихов 17-19 в 10 мкм. Размеры панциря существенно отличаются от типовых образцов и составляют 68.3±3.3 мкм дл., 19.5±1.7 мкм шир., 18.2±1.6 мкм выс. Изучение размерных характеристик *P. lepidoptera* var. *proboscidea* показало, что в течение вегетационного периода наблюдалось закономерное изменение размерных характеристик створок, с максимальными средними показателями длины створки в июне (71.9) и октябре (71.3 мкм), при минимальных значениях весной (57-59.1 мкм) (рисунок 7.10.). Схожая динамика размерных характеристик отмечена для ширины и высоты панциря.

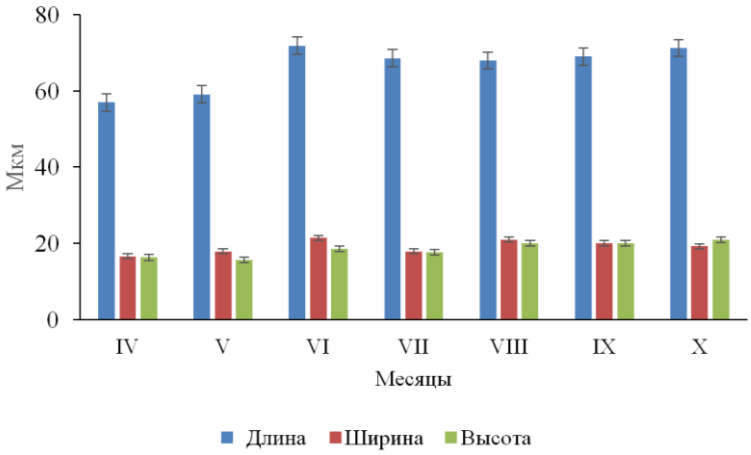


Рисунок 7.10. Сезонная динамика средних размеров *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*, M ± m

Электронно-микроскопические исследования позволили детально изучить структуру створки. На рисунке 7.11. показаны основные морфологические особенности панциря *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea.* Створки линейно-ланцетные, с немного вытянутыми концами. Поверхность створки прерывается на протяжении продольной оси ярко выраженным, относительно прямым

возвышением, которое постепенно поднимается от центра створки к ее полярным узелкам (рисунок 7.11.а). Поверхность створки имеет выраженную продольную складку, по длине которой штрихи проходят без каких-либо изменений. Продольная складка сливается с поясковым ободком до того, как она достигает вершины створки.

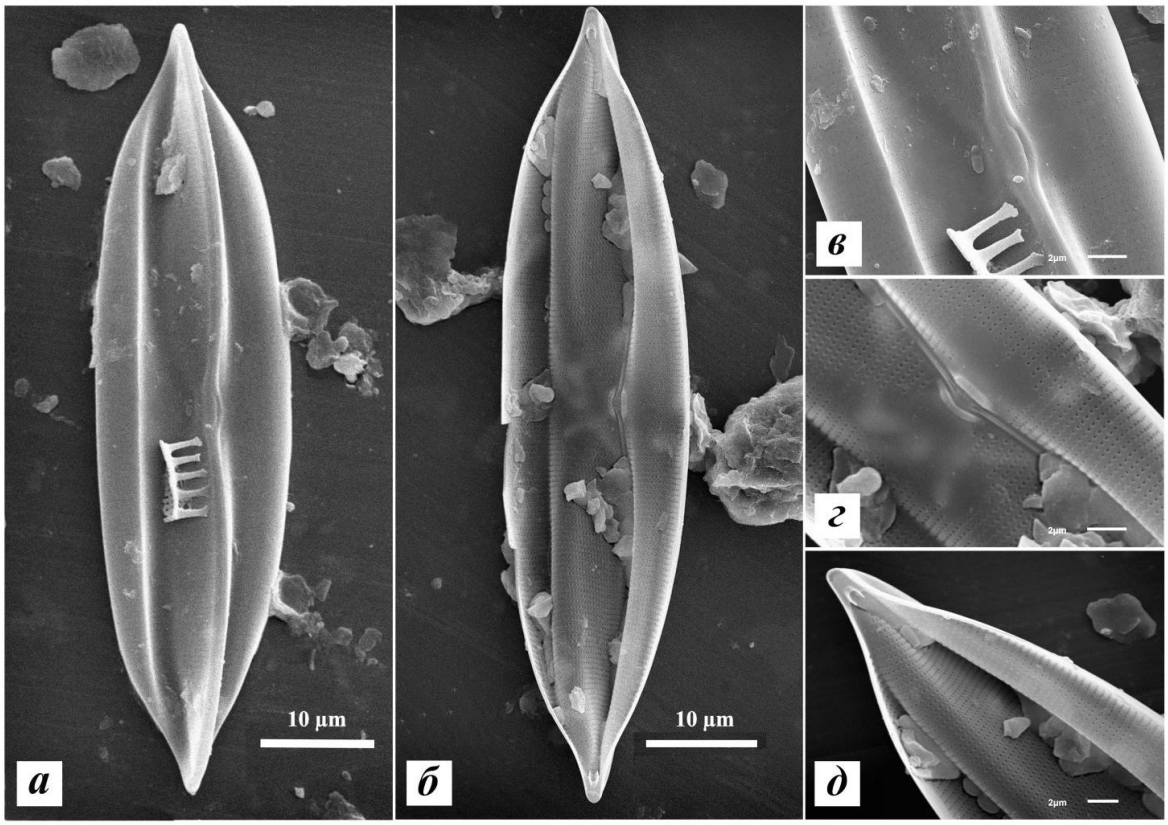


Рисунок 7.11. Морфологические особенности *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*, согласно данным электронной микроскопии СЭМ: *а*, *в* – створка с внешней стороны (*в* – центральная часть створки с фасцией и продольными серповидными утолщениями), *б, г, д* – створка с внутренней стороны (*г* – центральная часть створки с двумя приподнятыми губовидными выростами, *д* – дистальный конец, заканчивающийся ярко выраженной хеликтоглоссой)

Ареолы имеют вытянутые в продольном направлении щелевидные наружные поры (рисунок 7.11.в) и небольшие, более округлые, внутренние отверстия (рисунок 7.11.г). С внутренней стороны расстояния между штрихами примерно в два раза шире штрихов. Центральный шов расширяется в удлиненные наружные центральные поры (рисунок 7.11.в). Дистальные концы шва односторонне

загибаются и расширяются, образуя продолговатые поры. Внутренняя щель шва выходит между двумя приподнятыми губами (рисунок 7.11.г).

Род *Plagiotropis* беден видами, которые во многих случаях изучены на основе морфологии створки (Cleve, 1894; Patrick & Reimer, 1975; Czarnecki, Wee, 1984) и требуют молекулярно-генетических подтверждений. Проведенный молекулярно-генетический анализ (scRNA-seq) на основе фрагментов генов 18S рДНК и *rbcL* позволил лишь показать положение данного вида (NN51, NN52) на филогенетическом древе, среди неидентифицированых морских представителей рода *Plagiotropis* (номера в GenBank: MH063495, MH063128, MG587954-MG587955) (рисунок 7.12.). Внутри клады, объединяющей представителей семейства Plagiotropidaceae, наблюдался слабый уровень поддержки с другими видами, что может говорить о полифилетичности данного рода.

Согласно литературным данным, представители рода *Plagiotropis* часто встречаются в составе альгоценозов морских (Балашова и др., 2016), солоноватоводных и высокоминерализованных (Лилицкая, Царенко, 2012) водных объектов, преимущественно развиваясь в микрофитобентосе. В настоящее время данный вид рассматривается в качестве вселенца Каспийского моря (Карпинский, 2009), что вероятно является спорным, так как находки вида были обнаружены в Каспии еще в 1938 г. (Киселев, 1938; Караева, 1972). А.И. Прошкина-Лавренко (1963) отмечала, что виды рода *Plagiotropis (Tropidoneis)* часто встречаются вдоль всего побережья Европы от Северного до Средиземного морей.

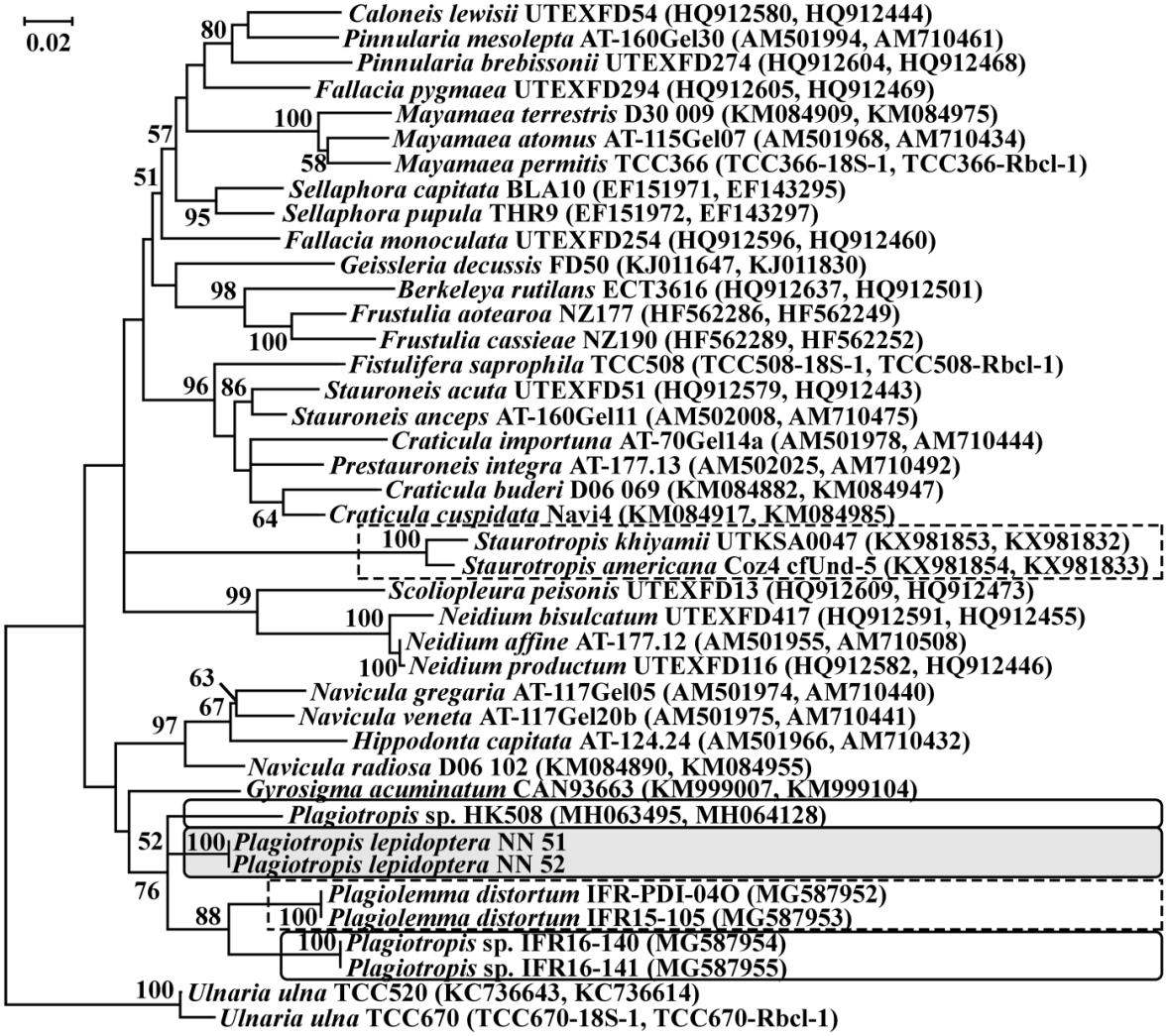


Рисунок 7.12. Фрагмент филогенетического древа представителей порядка *Naviculales* (штаммы *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* из р. Ветлуги обозначены как NN51 и NN52), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 18S rDNA и *rbc*L. Длина выравнивания 1222 п.н. В качестве внешней группы выбраны виды из разных родов порядка *Naviculales*. Для всех представителей указан номер штамма и номер доступа к последовательностям в GenBank. Числа в узлах ветвей соответствуют значениям бутстреп-анализа. Древо построено на основе модели GTR+G+I

В р. Ветлуге в разные годы исследований данный таксон входил в состав доминирующих комплексов реки, наряду с другими диатомовыми водорослями, во второй половине летнего сезона. Максимальная численность и биомасса в 2014 г. составляли 20 тыс. кл/л (4.7%) и 0.43 г/м^3 (34.3%), а в 2016 г. – 40 тыс. кл/л

(0.3%) и 1.2 г/м^3 (42.4%). В р. Керженец отмечены лишь единичные находки *P. lepidoptera* var. *proboscidea* (таблица 7.3., рисунок 7.13.).

Таблица 7.3.

Численность (N, млн кл/л), доля от общей численности ($N/N_{общ.}$ %), биомасса (B, г/м^3) и доля от общей биомассы ($B/B_{общ.}$, %) *Plagiotropis lepidoptera* в фитопланктоне исследованных водотоков

Река, год исследования	**N, млн. кл/л**	**$N/N_{общ.}$ %**	**B, г/м^3**	**$B/B_{общ.}$, %**
Ветлуга, 2014	0.01±0.01	0.2	0.22±0.10	14.6
Ветлуга, 2016	0.02±0.01	0.4	0.46±0.19	44.1
Керженец, 2019	0.004	0.3	0.069	6.4

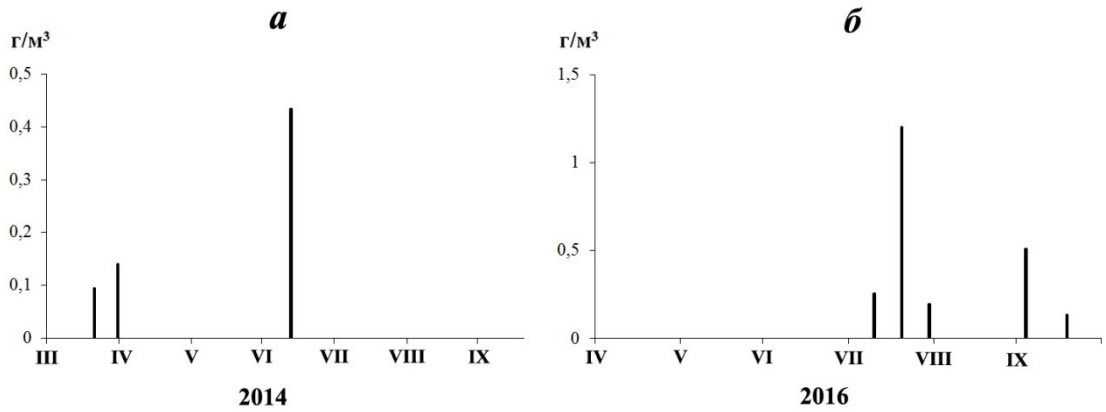


Рисунок 7.13. Сезонная динамика биомассы *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* в р. Ветлуге в 2014 и 2016 гг.

Таким образом, распространение и последующее развитие комплекса инвазийных видов водорослей с преимуществом Bacillariophyta вероятно свидетельствуют об изменении гидролого-климатического режима, трофии и ионного состава вод. Находки *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга), *Gonyostomum semen* (р. Керженец), *Unruhdinium kevei* (все исследованные реки), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (рр. Керженец и Ветлуга), *Thalassiosira faurii*, *T. incerta* (р. Керженец), демонстрируют активные процессы экспансии чужеродных видов водорослей в притоки Чебоксарского водохранилища. Сведения о распространении *U. kevei*, *T. incerta*, *S. subsalsum* и *G. semen* в реках Европы и водохранилищах Волги приводятся в литературе с середины XX в,

данные о развитии *P. lepidoptera* var. *proboscidea* представляют собой первые находки представителя бентосных альгоценозов в водоемах бассейна р. Волги.

Анализ сезонного и межгодового развития фитопланктона показал, что *Unruhdinium kevei* и *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* способны активно развиваться и перестраивать структуру аборигенных сообществ, входя в состав доминирующих комплексов. Вероятно, климатические аномалии 2010 г. послужили пусковым механизмом для быстрого развития данных видов в планктоне и бентосе изученных рек. Отмечено, что *Unruhdinium kevei* встречается во всех исследованных водотоках, характеризующихся разными показателями цветности, pH, минерализации, трофии, что свидетельствует о его широкой экологической пластичности. Наибольшие показатели развития *U. kevei* отмечены в р. Керженец (до 66.5% от общей биомассы) в летнюю межень, при максимальном прогревании вод и пониженном уровневом режиме. Сведения об экологии *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* в литературе не многочисленны. Известно, что виды рода *Plagiotropis* принимают участие в формировании сообществ микрофитобентоса морских, солоноватоводных и высокоминерализованных водных объектов.

В связи с тем, что большинство выявленных инвазийных видов сложно культивируется, а их клетки в фиксированных планктонных пробах быстро разрушаются, использование молекулярно-генетических подходов (scRNA-seq) для их выявления показало свою актуальность. Это позволяет подтвердить современными методами достоверность их идентификации и сделать предположения о возможных путях их распространения. Достоверные сведения о последующей судьбе инвазийных видов, их роли в водоемах-реципиентах и их экологии могут быть получены при условии организации длительных наблюдений – экологического и флористического мониторинга, что определяет актуальность будущих исследований.

Глава 8. Оценка качества воды исследованных рек с использованием различных подходов

Водная экосистема, как природный объект, является единством взаимосвязанных среды и обитающей в ней биоты. На формирование данных экосистем влияют множество процессов природного и антропогенного характеров, происходящих на территории водосбора. Использование химического анализа может лишь косвенно указывать на факторы, влияющие на развитие экосистем. Так, по количеству азота и фосфора можно судить о трофической базе для развития биоты (Баринова, 2006). Для достоверной оценки качества вод необходимо знание как гидрохимических, так и биологических характеристик исследуемых водотоков и водоемов. Исследование фитопланктона имеет важное значение в биомониторинге, который наряду с другими методами используется для контроля качества вод (Пономарева, 2014). Индекс сапробности, рассмотренный в трудах Pantle, Buck (Pantle, Buck, 1955), Sládeček (Sládeček, 1963) и Zelinka, Marvan (Zelinka, Marvan, 1968), показывает степень органического загрязнения вод в виде числовых значений, что может быть использовано в сравнительном аспекте, при проведении сезонных и многолетних мониторинговых наблюдений (Семенченко, Разлуцкий, 2011). Ранее отмечалось (Кулизин и др., 2020), что индекс сапробности весьма информативен при проведении долгосрочных исследований, что позволило выявить негативные изменения качества вод р. Волги с начала XX века по настоящее время (Охапкин, 1997; Охапкин, 1998). Однако в некоторых случаях, данный показатель не отражал реального состояния вод, которые испытывали загрязнение не только легко минерализуемыми органическими веществами, но и тяжелыми металлами, нефтепродуктами и рядом других соединений (Старцева, 2002).

Более половины обнаруженных видов водорослей из общего списка (до 69.3%) являлись показателями органического загрязнения среды. Среди водорослей преобладают индикаторы β-мезосапробной степени органического загрязнения (до 29.2%), достаточно разнообразны представители более чистых

вод – олигосапробы, о-β- и β-о-мезосапробы – (до 28.8%) соответственно, а показатели большей степени органического загрязнения (α-мезосапробов, α-β- и β-α-мезосапробов) составляли всего 16.7 %.

Средние значения индексов сапробности р. Керженец, рассчитанные по численности (от 1.82±0.04 в 2016 г. до 2.6±0.02 в 2014 г.) и биомассе (от 1.92±0.06 в 2018 г. до 2.04±0.04 в 2019 г.) фитопланктона, в разные годы исследований менялись незначительно, соответствуя уровню умеренно загрязненных вод, однако в сезонном аспекте они варьировали, отражая процессы загрязнения и самоочищения, протекающих в исследованных водотоках (рисунок 8.1.). Динамика индексов сапробности, рассчитанных по численности (SN) и по биомассе (SB), фитопланктона р. Керженец в разные годы исследований представлена на рисунке 8.1., в таблице 1, Приложение. В целом, значения индексов сапробности на протяжении ряда лет были невысокими. В сезонном аспекте можно отметить повышение показателей сапробности весной, при максимальном поступлении органических веществ с водосборной территории. В этот период наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона, связанное с развитием диатомовых *Melosira varians*, *Navicula radiosa*, *Surirella robusta* и зеленых водорослей (*Pandorina morum*, виды рода *Chlamydomonas*), являющихся большей частью β-мезосапробами. В начале летнего сезона значения индексов сапробности снижались, что, вероятно, связано с активацией процессов самоочищения вод. Основу биомассы в данный период также определяла центрическая диатомовая водоросль *Melosira varians*, при содоминировании пеннатных форм, относящихся также к β-мезосапробам. В конце летнего периода и осенью наблюдалась стабилизация индексов сапробности по численности и биомассе в пределах от 1.6 до 2.2. В р. Ветлуге во все сезоны вегетационного периода разных лет исследований варьирование показателей происходило в пределах III класса вод (умеренно загрязненные) за счет присутствия в водах β-мезосапробов: *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Pinnularia viridis*, *Pandorina morum*, видов рода *Chlamydomonas*, *Dolichospermum spiroides* и др. В 2010 г. повышение значений индексов сапробности отмечалось в весенний (1.78±0.01 – SB, 2.08±0.01

– SN) и летний (1.88±0.07 – SB, 1.72±0.04 – SN) сезоны, когда было зафиксировано развитие зеленых (*Pteromonas angulosa*, индикационное значение 2.3), эвгленовых (весна) и синезеленых водорослей (лето). В 2014 и 2016 гг. максимальные значения индексов (2.14 – SB, 1.96 – SN в 2014 г.; 2.36 – SB, 2.15 – SN в 2016 г.) отмечались осенью, что связано с развитием α-мезосапроба *Stephanodiscus hantzschii*, который является показателем органического загрязнения и эвтрофирования водотока (индикационное значение 2.7). В летний период 2018 г. значения индексов также соответствовали III классу качества вод.

Сапробиологический анализ показал, что во все периоды исследований качество воды в р. Вишне также соответствовало уровню умеренно загрязненных вод. Колебания значений индексов сапробности в пределах III класса вод происходило за счет развития диатомовых водорослей *Navicula radiosa*, *N. cryptocephala*, *Ulnaria ulna*, *Melosira varians* (весенний и осенний сезоны) и эвгленид – *Euglena viridis*, виды рода *Trachelomonas*, большинство которых являются β-мезосапробами (рисунок 8.1., таблица 1, Приложение). В целом можно отметить, что сезонная динамика индексов сапробности исследуемых рек была характерна для левобережных волжских притоков, протекающих в условиях заболоченного водосбора (Охапкин, 1997). Воды изученных рек относились к III классу чистоты (умеренно загрязненные). Более высокими значениями индексов сапробности характеризовались воды р. Вишня. Это обусловлено высокой долей эвгленовых водорослей, приспособленных к обитанию в условиях высокой цветности и содержания органических веществ.

Применение функциональной классификации пресноводных водорослей для оценки качества вод по индексу сообщества Q показало, что величина данного индекса в р. Керженец изменялась в пределах от 2.33±0.15 в 2014 до 3.84±0.13 в 2017 и соответствовала в отдельные годы «умеренному» и «хорошему» классу вод (рисунок 8.2., таблица 1, Приложение). Связанный с Q показатель экологического состояния вод EQR оценивал качество вод р. Керженец как «низкое» (2008 г.), «плохое» (2014 г.), «умеренное» (2016, 2018 гг.) и «хорошее» (2017, 2019 гг.) (рисунок 8.3.). В 2008 г. основным компонентом потамопланктона

весной и осенью выступала *Melosira varians* (кодон T_B), которая является показателем истинно лотических условий и характеризуется высоким значение фактора F (F=5). В современный период (начиная с 2014 г.) в формировании летних альгоценозов отмечено увеличение доли фитофлагеллят групп W_2 и L_0 (*Gymnodinium sp., Unruhdinium kevei*). Вероятно, это связано с изменением уровневого режима, снижением степени турбулентности и постепенной сменой лотических условий на лимнические, что и отражается на значениях индексов Q (1.91±0.13 в 2014 г., 2.86±0.14 в 2016 г.) и EQR (0.37±0.02 в 2014 г., 0.57±0.02 в 2016 г.).

В р. Ветлуге средние за вегетационный период значения индекса Q варьировали от 2.58±0.15 в 2010 г. до 3.15±0.2 в 2016 г., а индекса EQR – от 0.51±0.03 до 0.63±0.03 соответственно (рисунок 8.2., таблица 1, Приложение). Качество вод по индексу Q, оценивалось как «умеренное» (2010 г.) и «хорошее» (2014, 2016, 2018 гг.), а по EQR, - как «низкое» (2010 г.) и «умеренное» (2014, 2016, 2018 гг.). В сезонном аспекте низкие значения индексов Q и EQR отмечались в летний период за счет развития в качестве доминантов цианопрокариот (*Dolichospermum spiroides, D. affine*) и динофлагеллят (*Gymnodinium sp*., *Unruhdinium kevei*) с низкими значениями F фактора.

В р. Вишне существенных изменений в экологическом состоянии водотока в разные годы исследований не отмечено. Индекс Q варьировал от 3.43±0.19 до 4.07±0.19, а индекс EQR – от 0.68±0.03 до 0.79±0.03 (рисунок 8.2.-8.3., таблица 1, Приложение). Качество вод по индексу Q, в среднем за вегетационный период, оценивалось как «хорошее» за счет присутствия лотических видов в планктоне, а по EQR, - как «хорошее» в 2002 г. и «умеренное» в 2016 г.

Использование разных биоиндикационных показателей индексов сапробности, Q, а также показателя экологического качества EQR выявило их некое несоответствие друг другу и результатам гидрохимического анализа (таблица 1, Приложение).

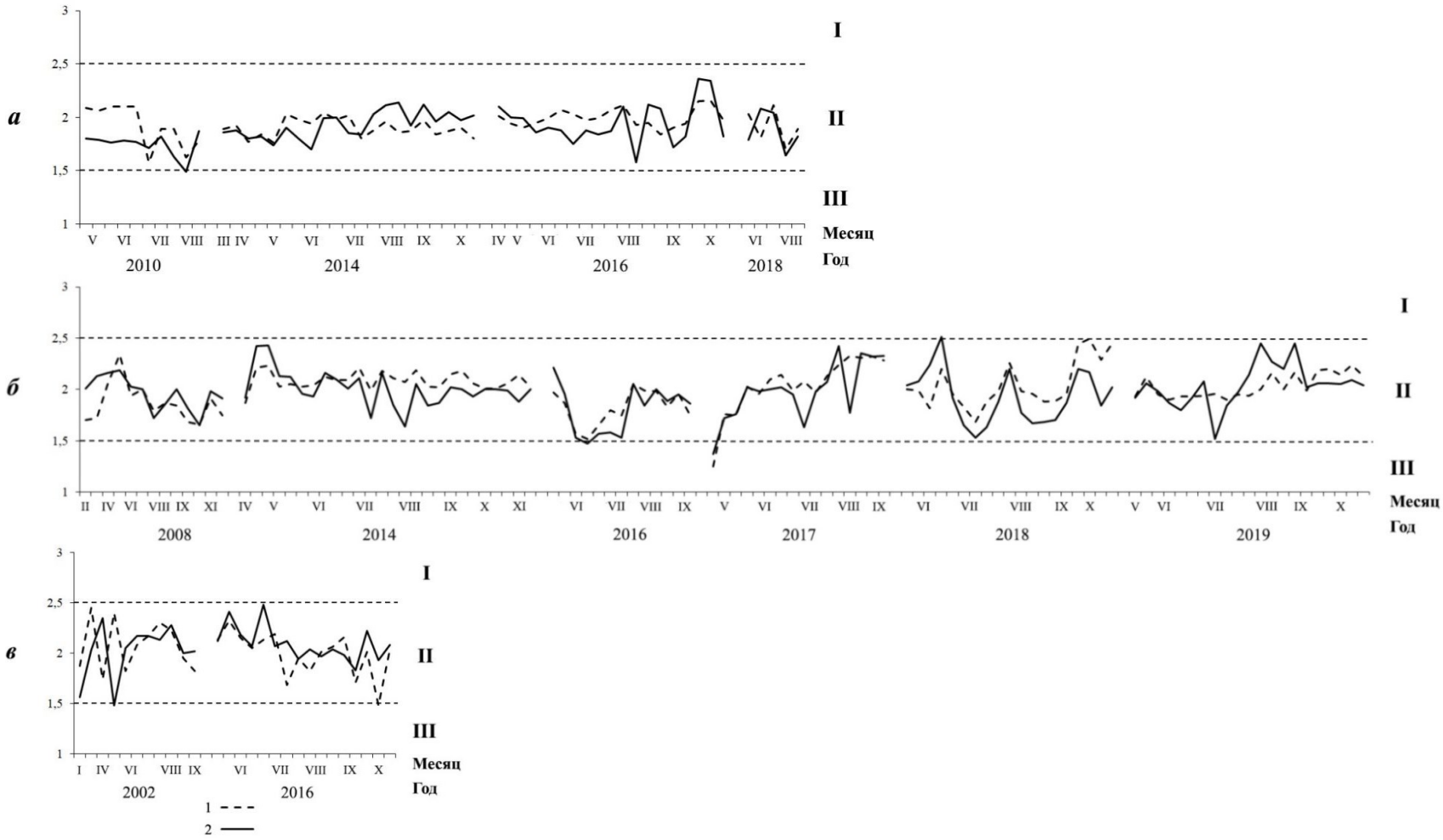


Рисунок 8.1. Динамика индекса сапробности, рассчитанного по численности SN (1) и биомассе SB (2) фитопланктона р. Ветлуга (а), р. Керженец (б) и р. Вишня (в) в разные годы исследований. Условные обозначения: I – загрязненная (IV класс), II – умеренно загрязненная (III класс), III – чистая (II класс)

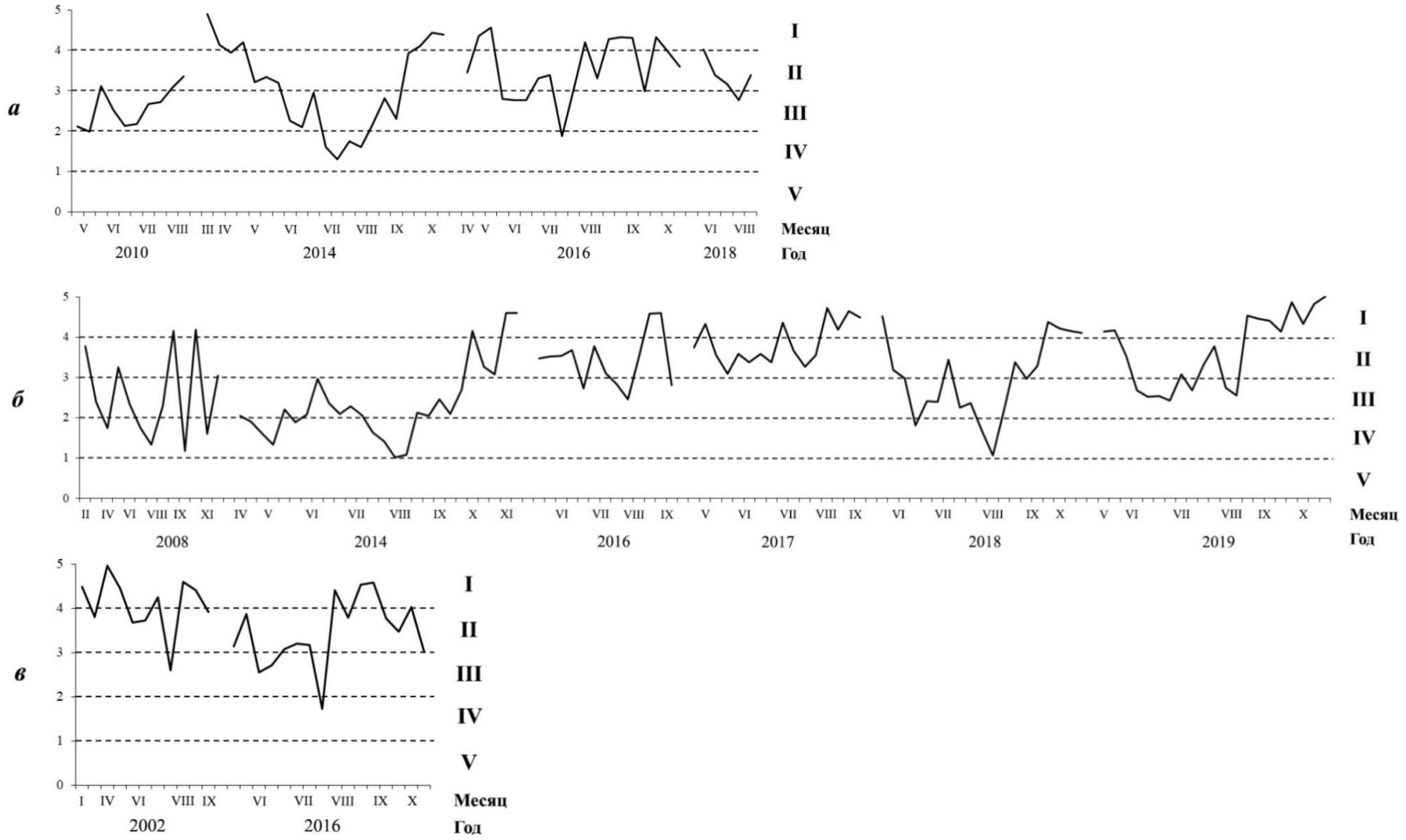


Рисунок 8.2. Динамика индекса Q, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона р. Ветлуга (а), р. Керженец (б) и р. Вишня (в) в разные годы исследований. Условные обозначения: I – высокое, II – хорошее, III – умеренное, IV – низкое, V – плохое качество вод

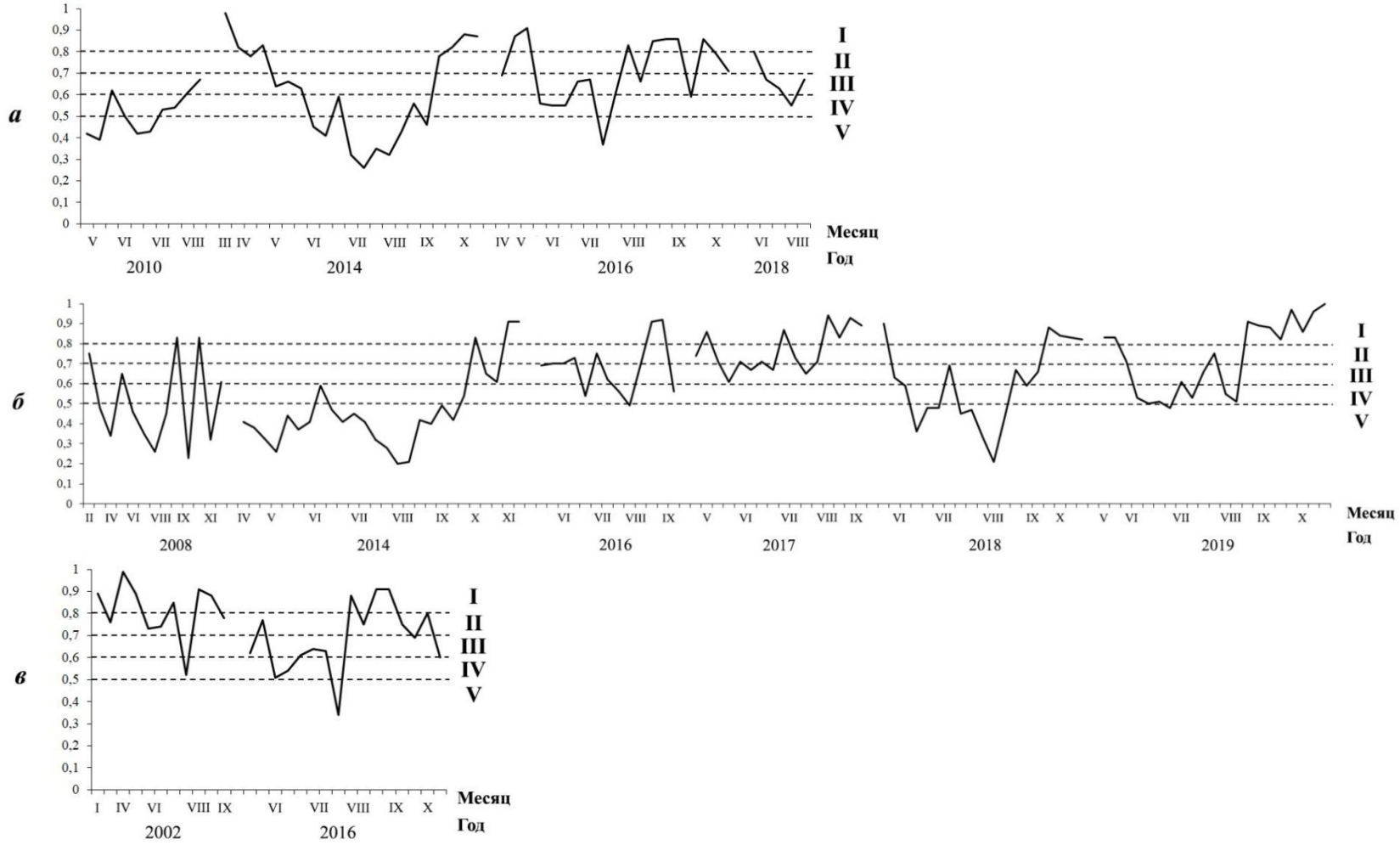


Рисунок 8.3. Динамика индекса EQR, рассчитанного по функциональным группам фитопланктона р. Ветлуга (а), р. Керженец (б) и р. Вишня (в) в разные годы исследований. Условные обозначения: I – высокое, II – хорошее, III – умеренное, IV – низкое, V – плохое качество вод

Использование системы сапробности в ряде случаев не отразило значимых различий в оценке качества вод, как между сезонами вегетационного периода, так и между разными годами, что ранее было показано и для рек правобережья Волги (Воденеева и др., 2019).

В отличие от индекса сапробности, показатели Q и EQR отразили воздействие суммы компонентов среды, определяющей качество вод, и позволили выявить отличия одной реки от другой, характеризующихся различием морфометрии, гидродинамики, особенностями физико-географических характеристик их водных бассейнов. Отсутствие достоверных связей между индексами сапробности и индексами экологического состояния свидетельствует о том, что индексы Q и EQR характеризуют влияние большего числа факторов, определяющих состояние водных экосистем, включая, в том числе и органическое загрязнение, роль которого в общей сумме факторов, менее выражена.

Индекс сообщества Q оказался более чувствительным и информативным показателем по сравнению с показателем сапробности, однако качество воды по индексу Q, на наш взгляд, оказалось несколько завышенным. В связи с этим система биоиндикации и определение экологического состояния водных объектов требует адаптации к условиям региона и его специфике (Кулизин и др., 2020).

Применение комплексного подхода на основе разных индексов позволило получить более подробную информацию об экологическом состоянии водотоков и качестве их вод. Использование индексов Q и EQR не заменяет традиционный показатель сапробности, а скорее его дополняет, отражая различные аспекты качественных изменений, происходящих на водосборе.

Заключение

Представленный в настоящей диссертационной работе материал обобщает проведенные многолетние исследования видового состава и структуры фитопланктона трех различных по протяженности левобережных Волжских притоков. Анализ литературных данных и собственные наблюдения позволили показать, что флористический состав рек разных подзон бореальной зоны характеризовался схожим набором доминирующих групп, при их разном соотношении. Отмечено, что состав альгофлоры изученных водотоков оказался сравнительно богатым (901 вид и внутривидовой таксон), альгофлора характеризовалась как зелено-диатомово-эвгленовая со значительной долей охрофитовых водорослей. Видовое богатство отдельной взятой реки (Керженец – 628 в.в.т., Ветлуга – 551, Вишня – 298) оказалось в 1.3-2.8 раз ниже совокупного, что отразило своеобразие флорогенеза в каждой из них. Эколого-географическая характеристика структуры альгофлоры продемонстрировала преобладание планктонных, космополитных видов, по отношению к pH и солености вод – индифферентов. Использование данных высокопроизводительного секвенирования суммарной ДНК проб (метабаркодинг) для исследования общего видового состава и трудно идентифицируемых групп водорослей (представители родов *Mallomonas*, *Synura*, *Cryptomonas*) позволило существенно расширить представление о видовом богатстве и показать актуальность проведения дальнейших комплексных флористических исследований с применением современных подходов. Отмечено, что за последние пятьдесят лет состав альгофлоры отдельных водотоков поменялся более чем наполовину, что особенно заметно в группах конъюгат (харовые), криптофитовых, динофлагеллят, охрофитовых и эвгленовых водорослей.

Для количественного развития фитопланктона исследованных рек показано постоянство сезонной динамики структурных показателей с выраженными 1-4 пиками развития. Численность фитопланктона составляли мелкоклеточные зеленые, а биомассу – диатомовые (рр. Керженец и р. Ветлуга) и эвгленовые

(р. Вишня) водоросли. В современный период в р. Керженец отмечалось возрастание ценотической роли динофлагеллят и диатомей, а в р. Ветлуге интенсивное развитие диазотрофных цианопрокариот и динофлагеллят в летних ценозах. Степень развития потамопланктона рек в течение вегетационного периода менялась, соответствуя в р. Керженец и р. Ветлуге уровню мезотрофных, а в р. Вишня – олиготрофных вод.

В исследованных речных экосистемах наблюдалось формирование насыщенных видами сообществ, характеризующихся средним уровнем продуктивности (мезотрофия), высокими эквитабельностью и индексом видового разнообразия при незначительных показателях доминирования. Показано, что прирост биомассы во временном ряду определяется реакцией размерной структуры сообществ на динамику средовых факторов в сторону возрастания роли мелкоклеточных форм водорослей, особенно в годы с антициклональным типом погоды. На фоне слабо выраженного роста биомассы фитопланктона в многолетнем ряду наблюдений отмечалось преимущество структурных показателей при мониторинге процессов эвтрофирования и динамики качества вод водных объектов в сравнении с показателями продуктивности альгоценозов.

Находки *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга), *Goniostomum semen* (р. Керженец), *Unruhdinium kevei* (все исследованные реки), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (рр. Керженец и Ветлуга), *Thalassiosira faurii*, *T. incerta* (р. Керженец), демонстрируют активные процессы экспансии чужеродных видов водорослей не только в водохранилищах Волжского каскада (Корнева, 2014), но и в систему их боковой приточности.

Использование разных биоиндикационных показателей, таких как индекс сапробности, индекс сообщества Q и показатель экологического качества EQR выявило их несоответствие друг другу и результатам гидрохимического анализа. Применение комплексного подхода на основе разных индексов позволило получить более подробную информацию о качестве вод исследованных рек. Использование функционального подхода не заменяет традиционный показатель

сапробности, а скорее его дополняет, отражая различные аспекты качественных изменений, происходящих на водосборе.

Представленные в данной работе результаты, полученные на основе современных методов, позволят внести вклад в решение задач, связанных с актуальными проблемами ботаники и экологии: оценки биоразнообразия с сочетанием классических и современных подходов, многолетней динамике биоценотических показателей, выявления распространения и роли инвазийных видов в гидробиоценозах рек. Важным прикладным аспектом данного исследования является оценка качества вод с применением разных методических подходов, в том числе функциональным подходом, принятым в рамках реализации Водной рамочной директивы Европейского союза.

Выводы

1. Значительное видовое богатство альгофлоры планктона изученных рек (812 видов, 901 вид, разновидность и форма водорослей, включая номенклатурный тип вида; 254 рода, 36 порядков, 15 классов и 8 отделов) определяется заметной биотопической неоднородностью, сезонными, межгодовыми и межводоемными различиями гидрологических и гидрохимических условий флорогенеза, уровня и характера антропогенного воздействия при сохранении особенностей водосбора каждого водного объекта. Основу альгофлоры формируют отделы Bacillariophyta, Chlorophyta, Euglenophyta и Ochrophyta (в сумме 82,4% общего списка). Заметное видовое богатство эвгленовых (13.6%) и золотистых (9.7%) водорослей – характерная черта состава фитопланктона рек исследованной территории. Флористические типы фитопланктона определяли роды Scenedesmus, Trachelomonas, Closterium и Navicula.

2. Применение электронно-микроскопических и молекулярно-генетических методов идентификации (scRNA-seq) и оценки общего видового богатства водорослей (метабаркодинг) позволило уточнить систематическую принадлежность ряда таксонов, выявить новые для района исследований (13 видов диатомей, 10 видов золотистых водорослей, 6 криптофит) и продемонстрировать соответствие (на уровне отделов) результатов морфологического и молекулярно-генетического подходов с констатацией недовыявления богатства трудно определяемых групп водорослей.

3. Со второй половины 20 века по настоящее время в реках левобережного Заволжья установлена смена видового состава фитопланктона, заметнее проявившаяся в отделах Dinophyta, Charophyta и Cryptophyta в р. Ветлуге и Euglenophyta, Charophyta и Ochrophyta в р. Керженец.

4. По численности клеток в реках выделялись зеленые водоросли, биомассу фитопланктона в основном определяли диатомеи. В малой полигумозной олигоацидной реке по обоим показателям обилия доминировали диатомовые.

Сезонная динамика биомассы фитопланктона в 1980-х годах одно-двухвершинная, в настоящее время – многовершинная с подъемами (до 10 г/м^3) как правило, в весенний сезон, ростом во времени количественных показателей в основном после антициклонального 2010 г. за счет мелкоклеточной фракции фитопланктона (главным образом цианопрокариот и мелкоразмерных центрических диатомовых).

5. Средние за вегетационный период значения биомассы альгоценозов варьировали от 0.45±0.13 до 4.51±0.42 г/м^3 (реки Керженец, Ветлуга), чаще соответствуя уровню мезотрофных вод, в р. Вишня (0.15±0.03 – 0.31±0.05 г/м^3) – олиготрофных. Постепенная смена условий формирования стока на фоне потепления климата приводит к четкому проявлению эффекта эвтрофирования и сдвигу трофического статуса водных объектов от олиготрофно-слабо мезотрофного к устойчиво мезотрофному с признаками эвтрофии в аномально теплом 2010 году. Ценотическими признаками эвтрофирования является рост относительной биомассы (до 30% летней) миксотрофных динофлагеллят (р. Керженец), теплолюбивых высокотрофных цианопрокариот (до 63% летней, р. Ветлуга) и вегетация эвгленид (до 80% общей биомассы, р. Вишня).

6. Согласно функциональной классификации фитопланктона выделено 24 функциональных группы с преобладанием кодона Тв (*Melosira varians*). Летом более значимы водоросли группы L_0 (виды родов *Gymnodinium* и *Peridiniopsis*) – представители лимнического комплекса, либо гетероцитные диазотрофные цианопрокариоты (*Dolichospermum spiroides*) группы H_1 толерантные к низкому содержанию азота и углерода и чувствительные к перемешиванию водных масс. Гидрохимические и гидрологические характеристики р. Вишни обусловили возрастание доли эвгленид при лидировании диатомей и зеленых водорослей.

7. На фоне динамики условий формирования стока и потепления климата отмечены сходные тенденции в реакции состава альгофлоры планктона, численности и биомассы сообществ и элементов их видовой структуры в разнотипных водоемах бассейна р. Волги (реки, озера, водохранилища), что

позволило констатировать относительную независимость их отклика на происходящие изменения от типа водного объекта.

8. Изменение гидролого-климатического режима, ионного состава и уровня трофии вод способствовало появлению, распространению и развитию в левобережных притоках р. Волги видов-вселенцев: *Unrihdinium kevei* (все водотоки), *Thalassiosira incerta*, *T. faurii* и *Goniostomum semen* (р. Керженец), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*, *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга). Сведения о нахождении и параметрах вегетации *P. lepidoptera* var. *proboscidea*, рассматриваемого как инвазийный вид Каспийского моря, являются первыми находками представителя бентосных альгоценозов в водоемах бассейна р. Волги.

9. Оценка степени органического загрязнения (сапробности) вод исследованных рек показала их соответствие уровню умеренно загрязненных вод III класса качества. Планктонные индексы Q и EQR оказались более изменчивы как в сезонном, так и в многолетнем аспекте и характеризовали состояние качества вод рек от «низкого» до «высокого» с преобладанием «умеренного» и «хорошего».

Список литературы

1. Абакумов, В.А. Контроль качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям / В.А.Абакумов, Н.П.Бубнова // М.: Гидрометеоиздат. – 1979. – Т. 5. – С. 3.

2. Абросов, В.Н. Зональные типы лимногенеза / В.Н.Абросов. – Л: Наука, 1982. – 144 с.

3. Алёкин, О.А. Основы гидрохимии: монография / О.А.Алёкин. – М.: Гидрометеоиздат, 1970. – 444 с.

4. Алекин, О.А. Основы гидрохимии / О.А.Алекин. – Л.: Гидрометеоиздат, 1953. – 296 с.

5. Алимов, А.Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А.Ф.Алимов, Н.Г.Богуцкая; под ред. А.Ф.Алимова, Н.Г.Богуцкой. – М.- СПб.: Товарищество научных изданий КМК., 2004. – 436с.

6. Алимов, А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф.Алимов. – СПб.: Наука, 2000. – 147 с.

7. Андросова, Е.Я. Фитопланктон / Е.Я.Андросова // Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. – С. 102–110.

8. Аполлов, Б.А. Учение о реках: учебное пособие / Б.А.Аполлов. – М.: МГУ, 1963. – 424 с.

9. Асаул, З.І. Визначник евгленових водоростей Україньскоі РСР / З.І.Асаул. – Київ: – Наук. думка, 1975. – 408 с.

10. Афонина, Е.А. Структура и динамика фитопланктона реки Великой: дис. … канд. биол. наук: 03.02.08 / Афонина Екатерина Александровна. – СПб, 2015. – 168 с.

11. Бабаназарова, О.В. Всплеск развития субтропического потенциально токсического вида *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju в гипертрофном озере Неро (Россия) / О.В.Бабаназарова, Е.М.Александрина, Р.А.Рахмангулов // Тезисы докладов IV Международной научной конференции «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация,

качество воды», 12-17 сентября 2011 г. – к. п. Нарочь, Беларусь, 2011. – С. 48. http://elib.bsu.by/handle/123456789/17937

12. Баженова, О.П. Многолетняя динамика фитопланктона бассейна реки Иртыш: Состояние и тенденции: автореф. дис. …д-ра биол. наук : 03.00.16 / Баженова Ольга Прокопьевна. – Омск, – 2005. – 318 с.

13. Баженова, О.П. Фитопланктон Енисея (видовой состав, структура и продуктивность): автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.18 / Баженова Ольга Прокопьевна. – Минск, – 1992. – 19 с.

14. Баканов, А.И. Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища: коллективная монография / А.И.Баканов, Н.Л.Болотова, А.В.Герман, А.Н.Дзюбан, Н.В.Думнич, Е.А.Заботкина, В.В.Законнов, Л.Г.Корнева, В.И.Козловская, О.И.Козловская, А.Ф.Коновалов, Д.Б.Косолапов, А.В.Крылов, А.С.Литвинов, Н.М.Минеева, В.Г.Папченков, В.Ф.Рощупко, Н.А.Трифонова [под. ред. А.С. Литвинова]. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. – 366 с.

15. Балашова, Н.Б. Диатомовые водоросли бентоса южного побережья Финского залива (заказник “Лебяжий”) / Н.Б.Балашова, Г.А.Киселев, В.А.Степанова, А.В.Тобиас // Вестник СПбГУ. – 2016. – Серия 3. Биология. – № 4: – С. 9–25. https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.401

16. Баринова, С.С. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды / С.С.Баринова, Л.А.Медведева, О.В.Анисимова. – Тель-Авив: Pilies Studio, 2006. – 498 с.

17. Барсукова, Н.Н. Фитопланктон притоков среднего Иртыша как показатель качества воды: дис. … канд. биол. наук: 03.02.08 / Барсукова Наталья Николаевна. – Омск, 2011 г. – 166 с.

18. Барышев, И.А. Макрозообентос рек восточной Фенноскандии: автореф. дис. …д-ра биол. наук : 03.02.10 / Барышев Игорь Александрович. – Петрозаводск, – 2019. – 46 с.

19. Беляева, П.Г. Структура и функционирование альгоценозов водных экосистем Пермского Предуралья: дис. … д-ра биол. наук: 1.5.16. / Беляева Полина Геннадьевна. – Пермь, 2022 г. – 381 с.

20. Беляков, Е.А. Современное состояние и динамика флоры некоторых малых озер Ярославской области / Е.А.Беляков, Е.Г.Сахарова, А.С.Соколова // Трансформация экосистем. – 2020. – №. 4. – С. 95–121.

21. Берсонов, С.А. Водно-энергетический кадастр Карельской АССР / С.А. Берсонов; кол. авт. Академия наук СССР, Карельский филиал. // Кадастр потенциальных запасов водной энергии. – М.; Л.: Издательство Академии наук СССР – 1960. – 407 с.

22. Бессудова, А.Ю. Современное состояние вод нижнего участка реки Енисей / А.Ю.Бессудова, Л.М.Сороковикова, А.Д.Фирсова, И.В.Томберг // География и природные ресурсы. – 2014. – №. 3. – С. 93–99.

23. Бискэ, Г.С. Морены Карелии / Г.С.Бискэ // Труды Карельского филиала АН СССР. – 1959. – №. 11. – С. 305.

24. Большая российская энциклопедия 2004-2017 [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://old.bigenc.ru/geography/text/3660472

25. Васильева, И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей водоемов Якутии / И.И.Васильева – Якутск: Изд-во ЯНЦ СО СССР, 1989. – 48 с.

26. Ветрова, З.И. Представители *Raphidophyta* в водоемах Советского Союза / З.И.Ветрова, А.Г.Охапкин // Ботанический журнал. – 1990. – Т.75. – № 5. – С. 631–636.

27. Ветрова, З.И. Флора водорослей континентальных водоёмов Украинской ССР. Эвгленофитовые водоросли. Вып. I. Ч. I / З.И.Ветрова. – Киев, 1986. – 348 с.

28. Воденеева, Е.Л. Динамика биомассы и доминирующие виды фитопланктона в водных объектах заповедника «Керженский» / Е.Л.Воденеева // Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский». – 2006. – С. 46–57.

29. Воденеева, Е.Л. О развитии инвазийного вида *Peridiniopsis kevei* Grigor. Et Vasas (Dinophyta) в среднем течении р. Керженец (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, П.В.Кулизин, А.Г.Охапкин // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Нижний Новгород. – 2016. – Том 8. – С. 68–75.

30. Воденеева, Е.Л. Оценка качества воды некоторых правобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) с использованием функциональной классификации фитопланктона / Е.Л.Воденеева, К.Е.Коломина, Е.М.Шарагина, П.В.Кулизин, А.Г.Охапкин // Гидробиологический журнал. – 2019. – Т. 55. – № 6. – С. 56–70.

31. Воденеева, Е.Л. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов (на примере водных объектов заповедника «Керженский»): дис. … канд. биол. наук: 03.00.16. / Воденеева Екатерина Леонидовна. – Нижний Новгород, 2006 г. – 165 с.

32. Воденеева, Е.Л. Состав и структура фитопланктона рек юга бореальной зоны в пределах бассейна Средней Волги / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, Н.А.Старцева // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Сборник материалов докладов III Междунар. научн. конф., 24-29 августа 2014 г. ИБВВ им. И.Д. Папанина. – Ярославль: Филигрань. – 2014. – С. 133–134.

33. Воденеева, Е.Л. Состав, структура и распределение фитопланктона высокоминерализованного карстового озера / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, С.И.Генкал, П.В.Кулизин, Е.М.Шарагина, К.О.Скамейкина // Биология внутренних вод. – 2020. – №. 6. – С. 573–582.

34. Воденеева, Е.Л. Эвгленовые водоросли водоемов и водотоков заповедника «Керженский» / Е.Л.Воденеева, Г.А.Юлова, А.Г.Охапкин // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Н. Новгород: Изд-во ННГУ им. Н.И. Лобачевского. – 2007. – № 3. – С. 109–112.

35. Воденичаров, Д.Г. Таксономический состав и таксономическая структура водорослей в экосистемах поверхностных вод и их использование в

биологическом мониторинге / Д.Г.Воденичаров // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тезисы докл. 3-го Междунар. симпоз. (Ташкент, 14-19 окт. 1985 г.). – М, 1985. – С. 100–101.

36. Воденичаров, Д.Г. Таксономическое разнообразие водорослей в экосистемах поверхностных вод и его значение для биологического мониторинга / Д.Г.Воденичаров // Комплексный глобальный мониторинг состояния биосферы: Тр. 3-го Междунар. симпоз. (Ташкент, 14-19 окт. 1985 г.). – Т. 3. – Л, 1986. – С. 203–208.

37. Волга и ее жизнь / Под ред. Н.В.Буторина, Ф.Д.Мордухай-Болтовского. – Л.: Наука, 1978. – 352 с.

38. Волошко, Л.Н. Золотистые водоросли водоемов Севера России / Л.Н.Волошко. – СПб.: Реноме. 2017. – 380 с.

39. Волошко, Л.Н. Золотистые водоросли Севера России: экологические условия обитания / Л.Н.Волошко // Астраханский вестник экологического образования. – 2017. – № 4 (42). – С.45–56.

40. Воронихин, Н.Н. Несколько слов о содержании понятия «фитопланктон пресных вод» / Н.Н.Воронихин // Ботанический журнал. – 1950. – Т. 35. – № 6. – С. 195–198.

41. Воякина, Е.Ю. Фитопланктон внутренних водоемов Валаамского архипелага и прилегающей акватории Ладожского озера: автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.18 / Воякина Екатерина Юрьевна. – СПб, – 2007. – 23 с.

42. Габышев, В.А. Водоросли планктона реки Анабар / В.А.Габышев, О.И.Габышева // Вестник Томского госуниверситета. – 2009. – № 324. – С. 354–358.

43. Габышев, В.А. Структура фитопланктона и физико-химические параметры вод Колымского водохранилища в летний период / В.А.Габышев, О.И.Габышева // Вестник СВНЦ ДВО РАН. – 2013в.– № 2(34).– С. 40–47.

44. Габышев, В.А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.10 / Габышев Виктор Александрович. – М, 2015. – 46 с.

45. Габышев, В.А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири: монография / В.А.Габышев, О.И.Габышева; под. ред. Л.Г.Корневой. – Новосибирск: Изд. АНС «СибАК», 2018. – 414 с.

46. Гвоздецкий, Н.А. Физическая география СССР. Азиатская часть. 4-е изд. / Н.А.Гвоздецкий, Н.И.Михайлов. – М.: Мысль, 1987. – 448 с.

47. Генкал, С.И. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России / С.И.Генкал, М.С.Куликовский, И.В.Кузнецова. – Ярославль: Филигрань, 2020. – 430 с.

48. Генкал, С.И. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация) / С.И.Генкал, А.Г.Охапкин // Гидробиологический журнал. – 2013. – Т. 49. – № 1. – С. 44–49.

49. Генкал, С.И. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов Sceletonema Grev. (Bacillariophyta) / С.И.Генкал, Г.В.Кузьмин // Гидробиологический журнал. – 1980. – Т. XVI. – № 4. – С. 25–30.

50. Гецен, М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера / М.В.Гецен. – Л.: Наука, 1985. – 165 с.

51. Глущенко, Л.А. Эколого-флористическая характеристика и структура фитопланктона водотоков разного порядка в зоне сплошного распространения многолетней мерзлоты (Средняя Сибирь) / Л.А.Глущенко, А.С.Прокушкин // Вестник КрасГУ. – 2005. – №. 7. – С. 169–174.

52. Горбулин, О.С. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов / О.С.Горбулин // Альгология. – 2012. – Т. 22. – № 3. – С. 303–315.

53. Горелышева, З.И. Доминирующий комплекс в фитопланктоне разнотипных озёр Белоруссии / З.И.Горелышева // V Всероссийская конференция по водным растениям Гидроботаника 2000: Тез. докл. – Борок, 2000. – С. 19–20.

54. Государственный водный кадастр. Гидрохимический бюллетень (рукопись). Горький: Верхне-Волжское территориальное управление по гидрометеорологии и контролю природной среды, 1975-1989 гг.

55. Государственный водный кадастр. Ежегодные данные о качестве поверхностных вод суши (рукопись). Горький; Н. Новгород: Верхне-Волжское территориальное управление по гидрометеорологии и контролю природной среды, 1991-2020 гг.

56. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Российской Федерации в 2017 году» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://www.mnr.gov.ru/docs/o_sostoyanii_i_ob_okhrane_okruzhayushchey_sredy_rossiyskoy_federatsii/gosudarstvennyy_doklad_o_sostoyanii_i_ob_okhrane_okruzhayushchey_sredy_rossiyskoy_federatsii_v_2017_/

57. Гусев, Е.С. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения Центральной России (Владимирская область): дис. канд. биол. наук: 03.00.18. / Гусев Евгений Сергеевич. – Борок, 2007. – 165 с.

58. Гусева, К.А. Влияние мутности и цветности на развитие фитопланктона Рыбинского водохранилища / К.А.Гусева // Вопросы гидробиологии. Тез. докл. I съезда Всесоюзн. гидробиол. об-ва, Москва, 1-6 февраля 1965, Москва: Изд-во Наука. –1965. – С. 119.

59. Гусева, Т.В. Гидрохимические показатели состояния окружающей среды: Справочные материалы / Т.В.Гусева, Я.П.Молчанова, Е.Н.Заика, В.Н.Виниченко, Е.М.Аверочкин. – М.: Эколайн, 2000. – 61 с.

60. Давыдова, Н.Н. Диатомовые водоросли – индикаторы природных условий водоёмов в голоцене / Н.Н.Давыдова. – Л.: Наука, 1985. – 244 с.

61. Дгебуадзе, Ю.Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований / Ю.Ю.Дгебуадзе // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. – № 1. – С. 2–8.

62. Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные) / под ред. З.И.Глезер, И.В.Макаровой. – СПб.: Наука, 1992. – Т. 2. – Вып. 2. – 125 с.

63. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / под ред. И.В.Макаровой. – Л.: Наука, 1988. – Т. 2. – Вып. 1. – 116 с.

64. Дубровская, Л.И. Современные тенденции в динамике стока с заболоченных речных водосборов Большого Васюганского болота / Л.И.Дубровская, Д.В.Дроздова // Болота и биосфера: материалы VII Всерос. с международным участием научной школы (13–15 сент. 2010 г., Томск). – Томск: Изд-во Томского гос. пед. ун-та, 2010. – С. 165.

65. Ежегодник 2016. Качество поверхностных вод РФ. / под ред. Е.Е.Лобченко. – Ростов-на-Дону: Росгидромет. Министерство природных ресурсов и экологии РФ, 2017. – 556 с.

66. Есырева, В.И. Влияние лесосплава на развитие водорослей р. Керженец / В.И.Есырева, Г.А.Юлова // Ученые записки. – Вып. 112. – Горький: Изд-во Горьковского ун-та, 1972. – С. 149-155.Уч. зап. / Горьковск. ун-т., 1972. – В. 112. – С. 149–155.

67. Есырева, В.И. Некоторые данные о водорослях р. Ветлуги по наблюдениям 1966 года / В.И.Есырева, Г.А.Юлова // Ученые записки. – Вып. 90. – Горький: Изд-во Горьковского ун-та, 1968. – С. 118–120.

68. Жадин, В.И. Жизнь в реках. Бентос / В.И.Жадин // Жизнь пресных вод СССР. – Т. 3. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 149–183.

69. Заповедные места Нижегородской области. – Нижний Новгород: Волго-Вятское кн. изд-во, 1991. – 191 с.

70. Капустин, Д.А. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина) / Д.А.Капустин // Альгология. – 2013. – Т. 23. – № 1. – С. – 82–95.

71. Караева, Н.И. Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря / Н.И.Караева. – Баку: Элм, 1972. – 258 с.

72. Карпинский, М.Г. Об особенностях вселения морских видов в Каспий / М.Г.Карпинский // Российский журнал биологических инвазий. – 2009. – № 2. – С. 2–8.

73. Качество поверхностных вод Российской Федерации // Информация о наиболее загрязненных водных объектах Российской Федерации (приложение к

Ежегоднику за 2018 г.) / Ред. М.М.Трофимчук. – Ростов-на-Дону: Росгидромет, 2019. – 145 с.

74. Качество поверхностных вод Российской Федерации // Информация о наиболее загрязненных водных объектах Российской Федерации (приложение к Ежегоднику за 2019 г.) / Ред. М.М.Трофимчук. – Ростов-на-Дону: Росгидромет, 2020. – 150 с.

75. Кашулин, Н.А. Современные тенденции изменений пресноводных экосистем Евро-Арктического региона / Н.А.Кашулин, Д.Б.Денисов, С.А.Валькова, О.И.Вандыш, П.М.Терентьев // Труды Кольского научного центра РАН. – 2012. – Т. 1. – №. 2. – С. 7–54.

76. Киселев, И.А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 2, Распределение, сезонная динамика, питание и значение / И.А.Киселев. – Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1980. – 440 с.

77. Китаев, С.П. Экологические основы биопродуктивности озёр разных природных зон / С.П.Китаев. – М.: Наука, 1984. – 207 с.

78. Клоченко, П.Д. Особенности влияния гуминовых кислот на развитие планктонных водорослей / П.Д.Клоченко, В.А.Медведь, Т.А.Васильчук, О.В.Василенко // Гидробиологический журнал. – 2010. – Т. 46 – № 5. – С. 102–110.

79. Козлов, Н.Е. Геология архея Балтийского щита: монография / Н.Е.Козлов, Н.О.Сорохтин, В.Н.Глазнев, Н.Е.Козлова, А.А.Иванов, Н.М.Кудряшов, Е.В.Мартынов, В.А.Тюремнов, А.В.Матюшкин, Л.Г.Осипенко – СПб: Наука, 2006. – 328 с.

80. Комулайнен, С.Ф. Альгологические исследования в озерно-речных системах Севера Европейской части России / С.Ф.Комулайнен // Альгология. – 2007. – Т. 17. – № 2. – С. 220–229.

81. Комулайнен, С.Ф. Альгофлора озер и рек Карелии. Таксономический состав и экология / С.Ф.Комулайнен, Т.А.Чекрыжева, И.Г.Вислянская. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. – 81 с.

82. Комулайнен, С.Ф. Современное состояние реки Сюскюянйоки (бассейн Ладожского озера, республика Карелия) / С.Ф.Комулайнен, П.А.Лозовик, А.Н.Круглова, И.А.Барышев, Ю.Л.Сластина, Н.А.Галибина // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2017. – №. 7. – С. 19–33.

83. Комулайнен, С.Ф. Структура и функционирование сообществ водных организмов в реках южного (Поморского) побережья Белого моря / С.Ф.Комулайнен, А.Н.Круглова, И.А.Барышев // Труды Кольского научного центра РАН. – 2012. – Т. 1. – №. 2. – С. 110–127.

84. Константинов, А.С. Общая гидробиология (4-е изд.) / А.С.Константинов. – М.: Высшая школа, 1986. – 472 с.

85. Кордэ, Н.В. Планктон реки Шексны до образования Рыбинского и Череповецкого водохранилищ / Н.В.Кордэ // Труды Дарвинского государственного заповедника. – 1974. – №. XII. – С. 134.

86. Корнева, Л.Г. Фитопланктон / Л.Г.Корнева // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2002. – С. 90–105.

87. Корнева, Л.Г. Альгофлора планктона водохранилищ волжского бассейна / Л.Г.Корнева // Ботанический журнал. – 2008. – Т. 93. – №. 11. – С. 1673–1690.

88. Корнева, Л.Г. Динамика разнообразия сообществ фитопланктона при эвтрофировании и ацидификации пресных вод / Л.Г.Корнева // Изучение и охрана разнообразия фауны, флоры и основных экосистем Евразии. – 2000. – С. 152–156.

89. Корнева, Л.Г. Инвазии чужеродных видов планктонных водорослей в пресных водах Голарктики (обзор) / Л.Г.Корнева // Российский журнал биологических инвазий. – 2014. –№ 1. – С. 9–37. (Korneva, L.G. Invasions of Alien Species of Planktonic Microalgae into the Fresh Waters of Holarctic (Review) / L.G.Korneva // Russian Journal of Biological Invasions. – 2014. – Vol. 5. – № 2. – P. 65–81.)

90. Корнева, Л.Г. Опыт использования морфофункциональной классификации пресноводных водорослей для оценки динамики и пространственного распределения ассоциаций фитопланктона Рыбинского водохранилища / Л.Г.Корнева, В.В.Соловьева // Ярославский вестник. – 2012. – Т.3. – № 3. – С. 110–114.

91. Корнева, Л.Г. Проникновение и распространение инвазионных видов планктонных водорослей в водохранилищах Волги и их роль в сукцессии фитопланктона / Л.Г.Корнева // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны: Тез. межд. конференции. – Ростов на Дону, 2003. – С. 96–97.

92. Корнева, Л.Г. Пространственно-временное распределение диатомовых водорослей, внедряющихся в водоемы бассейна Волги / Л.Г.Корнева // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: Материалы рос.-амер. симпоз. по инвазийным видам. – Борок, 2003. – С. 58–64.

93. Корнева, Л.Г. Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата / Л.Г.Корнева, В.В.Соловьёва, О.С.Макарова // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2016. – №. 76 (79). – С. 35–45.

94. Корнева, Л.Г. Современные инвазии планктонных диатомовых водорослей в бассейне р. Волги и их причины / Л.Г.Корнева // Биология внутренних вод. – 2007. – № 1. – С. 30–39. (Korneva, L.G. Recent invasion of planktonic diatom algae in the Volga River and their causes / L.G.Korneva // Inland Water Biology. 2007. – № 1. – P. 28–36.).

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

96. Корнева, Л.Г. Фитопланктон как показатель ацидных условий в небольших лесных озерах / Л.Г.Корнева // Структура и функционирование экосистем ацидных озер. – СПб. – 1994. – С. 65–98.

97. Корнева, Л.Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования / Л.Г.Корнева // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. Труды Института биологии внутренних вод РАН. – СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. – Вып. 67/70. – С. 50–113.

98. Корнева, Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. …д-ра биол. наук: 03.00.16 / Корнева Людмила Генриховна. – СПб, – 2009. – 47 с.

99. Корнева, Л.Г. Формирование фитопланктона водоемов бассейна Волги под влиянием природных и антропогенных факторов: дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16. / Корнева Людмила Генриховна. – Санкт-Петербург, 2009 г. – 434 с.

100. Косинская, Е.К. Флора споровых растений СССР. Десмидиевые водоросли. Т. 4. Вып. 1. / Е.К.Косинская / М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 706 с.

101. Крахмальный, А.Ф. Динофитовые водоросли Украины (иллюстрированный определитель) / А.Ф.Крахмальный. – Киев: Альтерпрес, 2011. – 444 с.

102. Крахмальный, А.Ф. Новый вид рода *Peridiniopsis* Lemm. (Peridiniales, Dynophyta) / А.Ф.Крахмальный // Альгология. – 2001. – Т. 11. – № 4. – С. 468–473.

103. Крейман, К.Д. Влияние турбулентного перемешивания на фитопланктон / К.Д.Крейман, С.Д.Голосов, Е.П.Сковородова // Водные ресурсы. – 1992. – № 3. – С. 92.

104. Кузнецов, В.А. Признаки дестабилизации экосистемы равнинного водохранилища. / В.А.Кузнецов // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тезисы международной конф. Тольятти: ИЭВБ РАН. – 1993. – С. 26–27.

105. Кузьмин, Г.В. Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС / Г.В.Кузьмин. – Магадан: ИБПС ДВНЦ АН СССР, 1985. – 41 с.

106. Кузьмин, Г.В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей / Г.В.Кузьмин. – Магадан: ДВНЦ АН СССР, 1984. – 48 с.

107. Кузьмин, Г.В. Фитопланктон оз. Белого и р. Шексны / Г.В.Кузьмин // Гидробиологический журнал. – 1966. – Т. 2. – № 5. – С. 73–76.

108. Кузьмин, Г.В. Фитопланктон р. Камы в летнюю межень 1975 г. / Г.В.Кузьмин, А.Г.Охапкин // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. – 1977. – № 36. – С. 45–49.

109. Кузьмин, Г.В. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского: автореф. дис. …канд. биол. наук: 03.00.18 / Кузьмин Герман Вариславович. – Л., – 1971. – 19 с.

110. Кузьмин, Г.В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие / Г.В.Кузьмин // Методика изучения биоценозов внутренних водоёмов. М. – 1975. – С. 73–87.

111. Кулизин, П.В. Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) / П.В.Кулизин, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Принципы экологии. – 2020. – № 2. – С. 48–59. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9582

112. Кулизин, П.В. Фитопланктон некоторых рек юга подзоны хвойно-широколиственных лесов бассейна Средней Волги в многолетнем аспекте / П.В.Кулизин, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10. – № 2. – С. 45–53.

113. Куликова, Т.П. Гидробиологическая характеристика водных экосистем особо охраняемых природных территорий Республики Карелия / Т.П.Куликова, В.И.Кухарев, А.В.Рябинкин, Т.А.Чекрыжева // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. – 2009. – №. 2. – С. 56–70.

114. Куликовский, М.С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот Европейской части России: дис. … канд. биол. наук: 03.00.05. / Куликовский Максим Сергеевич. – Санкт-Петербург, 2007 г. – 301 с.

115. Куликовский, М.С. Определитель диатомовых водорослей России / М.С.Куликовский, А.М.Глущенко, С.И.Генкал, И.В.Кузнецова. – Ярославль: Филигрань, 2016. – 804 с.

116. Лабунская, Е.Н. Современное состояние фитопланктона и качество воды низовий Волги и северного / Е.Н.Лабунская, П.И.Бухарицин // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2010. – № 8. – С. 136–138.

117. Лавренко, Е.М. Геоботаническая карта СССР. Масштаб 1:4000000 / Е.М.Лавренко, В.Б.Сочава [Ред.]. // М.; Л.: ГУГК, 1954.

118. Лазарева, В.И. Органическое вещество и особенности распределения биогенных элементов в болотных озерах, подверженных антропогенному закислению: азот и фосфор / В.И.Лазарева, И.К.Степанова, В.Т.Комов // Биология внутренних вод. – 2000. – № 1. – С. 118–124.

119. Летопись природы (рукопись). Н. Новгород: Керженский заповедник, 1997-2019.

120. Лилицкая, Г.Г. *Bacillariophyta* оз. Донузлав (Крым, Украина) / Г.Г.Лилицкая, П.М.Царенко // Альгология. – 2012. – Т. 22. – № 1. – С. 102–113.

121. Лозовик, П.А. Аллохтонное и автохтонное органическое вещество в поверхностных водах Карелии / П.А.Лозовик, А.К.Морозов, М.Б.Зобков, Т.А.Духовичева, Л.А.Осипова // Водные ресурсы. – 2007. – Т. 34. – №. 2. – С. 225–237.

122. Макарова, И.В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. / И.В.Макарова. – Л.: Наука, 1988. – 116 с.

123. Манкиш, В.Д. Гидрологический и гидрохимический режим реки Керженец и ее притоков в среднем и нижнем течении / В.Д.Манкиш, Н.Г.Баянов // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Нижний Новгород. – 2001. – Т. 1. – С. 79–108.

124. Матвиенко, О.М. Визначник прісноводних водоростей Украіньскоі РСР. Пірофитові водорості – Pyrrophyta / О.М.Матвиенко, Р.М.Литвиненко. – Київ, 1977. – Т. 3. – Ч. 2. – 384 с.

125. Матвиенко, О.М. Визначник прісноводних водоростей Украіньскоі РСР. Жовтозелені водорості – Xanthophyta / О.М.Матвиенко, Т.В.Догадіна. – Київ, 1978. – Т. 10. – 509 с.

126. Матвієнко, О.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР III. Ч. 2 / О.М.Матвієнко, Р.М.Литвиненко. – К.: Наук. думка, 1977. – 386 с.

127. Методика изучения биоценозов внутренних водоёмов / под ред. Ф.Д.Мордухай-Болтовского. – М.: Наука, 1975. – 240 с.

128. Минеева, Н.М. Сравнительный анализ условий функционирования фитопланктона крупных речных систем различных климатических зон на примере Волги и Енисея / Н.М.Минеева, Л.А.Щур // Водные ресурсы. – 2014. – Т. 41. – №. 2. – С. 191. – DOI 10.7868/S0321059614020102.

129. Митропольская, И. В. Структура и динамика фитопланктона Рыбинского водохранилища: дис. … канд. биол. наук: 03.00.18 / Митропольская Ирина Всеволодовна. – М., 2009. – 224 с.

130. Михеева Т.В. Сукцессия видов в фитопланктоне: определяющие факторы / Т.В.Михеева. – Минск: Изд-во БГУ им. В. И. Ленина, 1983. – 72 с.

131. Мошкова, Н.О. Визначник прісноводних водоростей Украіньскоі РСР. Улотриксові водорості – Ulotrichales, Кладофорові водорості – Cladophorales / Н.О.Мошкова. – Київ, 1979. – Т. 6. – 496 с.

132. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э.Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 184 с.

133. Нежиховский, Р.А. Вопросы гидрологии реки Невы и Невской губы / Р.А.Нежиховский. – Л.: Гидрометеоиздат, 1988. – 224 с.

134. Нежиховский, Р.А. Река Нева / Р.А.Нежиховский. – Л.: Гидрометеоиздат, 1973г. – 192 с.

135. Никитин, Б.А. Почвы Горьковской области /Б.А.Никитин, А.М.Панин, Ф.М.Баканина, В.М.Сорочкин, В.Н.Логинова, В.А.Романов, А.И.Сурков, И.Н.Кордунян, В.Я.Фишман, П.Ф.Борисов, Г.М.Суркова, А.А.Григорьев; под ред. Б.А.Никитина. – Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1978. – 192 с.

136. Олссон, Р. Бореальные леса и изменение климата / Р.Олссон // Устойчивое лесопользование. – 2011. – №. 3. – С. 27–38.

137. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып 4. Диатомовые водоросли. / М.М.Забелина, И.А.Киселёв, А.И.Прошкина-Лавренко, В.С.Шешукова. – М.: Сов. наука, 1951. – 619 с.

138. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). Зелёные водоросли. Класс Улотриксовые. Chlorophyta: Ulotrichophyceae, Ulotrichales. / Н.А.Мошкова, М.М.Голлербах. – Л.: Наука, 1986. – 360 с.

139. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 11 (2). Зелёные водоросли. Класс Коньюгаты. Порядок Десмидиевые. Chlorophyta: Conjugatophyceae, Desmidiales (2). / Г.М.Паламарь-Мордвинцева. – Л.: Наука, 1982. – 624 с.

140. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезелёные водоросли / М.М.Голлербах, Е.К.Косинская, В.И.Полянский. – М.: Госиздат, 1953. – 651 с.

141. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли. / А.М.Матвиенко. – М.: Советская наука, 1954. – 188 с.

142. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Жёлтозелёные водоросли. Xanthophyta / Н.Т.Дедусенко-Щёголева, М.М.Голлербах. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1986. – 272 с.

143. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 6. Пирофитовые водоросли / И.А.Киселёв. – М.: Сов. наука, 1954. – 212 с.

144. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. Эвгленовые водоросли. / Т.Г.Попова. – М.: Советская наука, 1955. – 281 с.

145. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. Зелёные водоросли. Класс вольвоксовые (Chlorophyta: Volvocineae). / Н.Т.Дедусенко-Щёголева, А.М.Матвиенко, А.А.Шкорбатов. – М.; Л.: Из - во АН СССР, 1959. – 230 с.

146. Охапкин, А.Г. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа / А.Г.Охапкин // Ботанический журнал. – 1998. – Т. 83. – № 9. – С. 1–13.

147. Охапкин, А.Г. Диатомовые водоросли морского-солоноватоводного комплекса в планктоне некоторых водоемов бассейна Средней Волги / А.Г.Охапкин, С.И.Генкал, Е.Л.Воденеева., О.О.Бондарев, П.В.Кулизин // Морские биологические исследования: перспективы и достижения: в 3-х т.: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19-24 сентября 2016 г.) / под общ. ред. А.В.Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. –Т.2. – С. 116–118.

148. Охапкин, А.Г. Динамика видовой структуры потамофитопланктона в водотоках разного типа / А.Г.Охапкин // Биология внутренних вод. – 2000. – № 1. – С. 53–61.

149. Охапкин, А.Г. Динамика гидрохимического состава вод нижнего течения р. Оки / А.Г.Охапкин, В.А.Максимова, Е.М.Шарагина, Е.Л.Воденеева, Н.В.Андриянова // Вода: химия и экология. – 2015. – №. 5. С. 15–21.

150. Охапкин, А.Г. История и основные проблемы исследований речного фитопланктона / А.Г.Охапкин // Ботанический журнал. – 2000. – Т. 85. – №. 10. – С. 1–14.

151. Охапкин, А.Г. К вопросу о формировании фитопланктона Чебоксарского водохранилища в первый год его существования / А.Г.Охапкин // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. – 1984. – № 64. – С. 11–14.

152. Охапкин, А.Г. Состав и структура фитопланктона оз. Светлояр (Россия) / А.Г.Охапкин, Е.Л.Воденеева, Е.М.Шарагина, П.В.Кулизин // Биология внутренних вод. – 2022. – № 5. – С. 480–492.

153. Охапкин, А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и её притоков): дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16 / Охапкин Александр Геннадьевич. – СПб., 1997. – 280 с.

154. Охапкин, А.Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): автореф.

дис. … д-ра биол. наук: 03.00.16 / Охапкин Александр Геннадьевич. – СПб., 1997. – 48 с.

155. Охапкин, А.Г. Фитопланктон водоемов заповедника «Керженский» (Нижегородская область) / А.Г.Охапкин, Е.Л.Воденеева, Г.А.Юлова // Ботанический журнал. – 2004. – Т. 89. – № 8. – С. 1264–1275.

156. Охапкин, А.Г. Фитопланктон устьев двух левобережных притоков Волги до и после зарегулирования у Чебоксар / А.Г.Охапкин, Г.А.Юлова // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докладов I Всесоюзной конференции. Черкассы, 23-25 сентября 1987 г. Киев: Наукова Думка. – 1987. – С. 130–131.

157. Охапкин, А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища / А.Г.Охапкин. – Тольятти: Институт экологии Волжского бассейна РАН. – 1994. – 275 с.

158. Охапкин, А.Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища на современном этапе его существования / А.Г.Охапкин, Е.М.Шарагина, О.О.Бондарев // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 2. – С. 190–199.

159. Охапкин, А.Г. Характеристика фитопланктона Нижнекамского водохранилища в первый год его существования / А.Г.Охапкин // Круговорот веществ и энергии в водоемах. – Вып. I. Элементы биотического круговорота. – Иркутск, 1981. – С. 105–106.

160. Охапкин, А.Г. Влияние зарегулирования р. Волги у г. Чебоксары на фитопланктон в устьях рек Керженца и Ветлуги / А.Г.Охапкин, Г.А.Юлова // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. – 1980. – № 80. – С. 21–26.

161. Панов, В.Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество / В.Е.Панов // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов. – М. – 2002. – С. 22–40.

162. Панфилов, Д.Н. Воды / Д.Н.Панфилов // Природа горьковской области. Горький: Волго-Вятское кн. изд-во. – 1974. – С. 146–156.

163. Паутова, В.Н. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища / В.Н.Паутова, В.И.Номоконова. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 188 с.

164. Петрова, Н.А. Фитопланктон пелагиали озера / Н.А.Петрова, С.Е.Антонов // Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л. – 1987. – С. 101–111.

165. Пономарева, Ю.А. Структура и динамика потамофитопланктона реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС: дис. … канд. биол. наук: 03.02.10. / Пономарева Юлия Андреевна. – Красноярск, 2014. – 152 с.

166. Попова, Т.Г. Флора споровых растений СССР. Эвгленовые водоросли. Т. VIII. Вып. 1. / Т.Г.Попова. – М.; Л.: Наука, 1966. – 412 с.

167. Приймаченко, А.Д. Современное состояние фитопланктона Енисея и его изменения в результате антропогенного влияния / А.Д.Приймаченко, О.П.Баженова // Водные ресурсы. – 1990. – Т. 17. – №. 3. – С. 104–113.

168. Приймаченко, А.Д. Фитопланктон Волги от Ярославля до Волгограда в первые годы после сооружения Горьковской и Куйбышевской плотин / А.Д.Приймаченко // Растительность волжских водохранилищ. – М.; Л.: Наука, 1966. – С. 33–35.

169. Природа Горьковской области / под ред. Н.В.Кузнецова. – Горький: Волго-Вятское кн. изд-во, 1974. – 417 с.

170. Притоки Онежского озера: сборник статей / Науч. ред. З.С.Кауфман. – Петрозаводск: Карел. науч. центр АН СССР, 1990. – 162 с.

171. Протасов, А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии / А.А.Протасов. – Киев: Академпериодика, 2011. – 704 с.

172. Протасов, А.А. Речной и озерный континуумы: попытка анализа и синтеза / А.А.Протасов // Биология внутренних вод. – 2008. – № 2. – С. 3–11.

173. Прошкина-Лавренко, А.И. Диатомовые водоросли – показатели солёности воды / А.И.Прошкина-Лавренко // Диатомовый сборник. – Л.: Наука, 1953. – Вып. 1. – С. 187–205.

174. Прошкина-Лавренко, А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря / А.И.Прошкина-Лавренко. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР, 1963. – 243 с.

175. Ракицкий, П.Ф. Биологическая статистика. Изд. 3-е, испр. / П.Ф.Ракицкий. – Минск: Вышейш. школа, 1973. – 320 с.

176. Ресурсы поверхностных вод Горьковской области (гидрологическая записка). – Горький: Верхне-Волжский УГКС, 1974. – 295 с.

177. Ресурсы поверхностных вод СССР. Гидрологическая изученность. Том. 10. Верхне-Волжский район / под ред. Н.Д.Шека. – Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – 528 с.

178. Салазкин, А.А. Основные типы озер гумидной зоны СССР и их биолого-продукционная характеристика / А.А.Салазкин // Изв. ГосНИОРХ. – 1976. – Т. 108. – №. 7. – С. 55.

179. Сафонова, Т.А. Водоросли реки Катунь (Горный Алтай, Россия). Разнообразие, таксономическая структура / Т.А.Сафонова // Альгология. – 1996. – Т. 6. – № 1. – С. 42–48.

180. Сахарова, Е.Г. Фитопланктон экотонных зон Рыбинского водохранилища: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.02.10 / Сахарова Екатерина Геннадьевна. – Борок, 2017. – 24 с.

181. Семенова-Тян-Шанская, А.М. Растительность. [Северная Америка] / А.М.Семенова-Тян-Шанская // Физико-географический атлас мира. М: АН СССР, ГУГК, 1964. – 298 с.

182. Семенченко, В.П. Экологическое качество поверхностных вод / В.П.Семенченко, В.И.Разлуцкий. – 2-е изд., испр. – Минск: Беларуская навука, 2011. – 329 с.

183. Середа, Т.Н. Фитопланктон Десны как показатель состояния речной экосистемы: автореф. дис… канд. биол. наук: 03.00.17 / Середа Татьяна Николаевна. – Киев, 2008. – 24 с.

184. Сочава, В.Б. Карта растительности бассейна Амура. Масштаб 1:2500000 / В.Б.Сочава [Ред.] // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). – Л: Наука, 1969.

185. Старцева, Н.А. Состав и структура фитопланктона малых водоемов урбанизированного ландшафта: на примере г. Нижнего Новгорода: дис. … канд. биол. наук: 03.00.16 / Старцева Наталья Александровна. – Нижний Новгород, 2002 г. – 170 с.

186. Стенина, А.С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей реки Кара (Полярный Урал) / А.С.Стенина // Споровые растения Крайнего Севера России. Сыктывкар. – 1993. – №. 135. – С. 12–22.

187. Тарасова, Н.Г. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в августе 2009 г / Н.Г.Тарасова, Т.Н.Буркова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2010. – Т. 12. – №. 1. – С. 174–178.

188. Тарасова, Н.Г. Фитопланктон реки Большая Кокшага: таксономический состав, эколого-географическая характеристика, сезонная динамика / Н.Г.Тарасова // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2008. – Т. 17. – №. 4 (26). – С. 723–734.

189. Тарасова, Н.Г. Фитопланктон реки Илеть: таксономический состав, эколого-географическая характеристика, сезонная динамика / Н.Г.Тарасова // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2008. – Т. 17. – №. 2 (24). – С. 325–339.

190. Токман, Л.В. Фитопланктон среднего течения реки Десны и ее притоков на территории Брянской области: автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Токман Леонид Владимирович. – Брянск, 2009. – 23 с.

191. Толмачев, А.И. Введение в географию растений. / А.И.Толмачев. – Л., 1974. – 344 с.

192. Трифонова, И.С. Видовой состав и биомасса фитопланктона притоков Ладожского озера и реки Невы / И.С.Трифонова, А.Л.Афанасьева, О.А.Павлова // Ботанический журнал. – 2001. – Т. 86. – №. 11. – С. 10–20.

193. Трифонова, И.С. Структура и динамика биомассы фитопланктона / И.С.Трифонова, А.Л.Петрова // Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). – СПб.: Наука, 1994. – С. 80–109.

194. Трифонова, И.С. Характеристика состояния притоков Ладожского озера по фитопланктону / И.С.Трифонова, О.А.Павлова, А.Л.Афанасьева // Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. – 2003. – С. 273–277.

195. Трифонова, И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона / И.С.Трифонова; отв. ред. И.Н.Николаев. – Л.: Наука, 1990. – 184 с.

196. Унифицированные методы исследования качества вод: Атлас сапробных организмов. – М.: СЭВ, 1977. – 227 с.

197. Унифицированные методы исследования качества вод: Методы биологического анализа вод. Ч. 3. – М.: СЭВ, 1975. – 176 с.

198. Фёдоров, В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности / В.Д.Фёдоров. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1979. – 168 с.

199. Фридман, Б.И. Геология и рельеф Керженского заповедника / Б.И.Фридман, О.В.Кораблева // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Нижний Новгород. – 2001. – Т. 1. – С. 7–70.

200. Фролова Г.И. Фитопланктон малых рек Ярославской области: дис. … канд. биол. наук: 03.00.18 / Фролова Галина Ивановна. – Москва, 2004. – 196 с.

201. Фукарек, Ф. Растительный мир Земли: пер. с нем. / Ф.Фукарек, В.Хемпель, Г.Хюбель, Р.Шустер, М.Сукков, под. ред. Ф.Фукарека; перевод и предисл. А.Н.Сладкова. – Москва: Мир, 1982. – Т. 2. – 184 с.

202. Хамет-Ахти, Л. Биотические подразделения бореальной зоны / Л.Хамет-Ахти // Геоботаническое картографирование. – 1976. – №. 1976. – С. 51–57.

203. Харитонычев, А.Т. Природа Нижегородского Поволжья. / А.Т.Харитонычев. – Горький: Волго-Вятское книжное издательство, 1978. – 115 с.

204. Царенко, П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. / П.М.Царенко. – Киев: Наук. думка, 1990. – 208 с.

205. Чекрыжева, Т.А. Антропогенные изменения фитопланктона озер системы реки Кенти (Республика Карелия) / Т.А.Чекрыжева // Водные ресурсы. – 2014. – Т. 41. – №4. – С. 404–411.

206. Чекрыжева, Т.А. Фитопланктон озера Паанаярви и его притоков / Т.А.Чекрыжева // Труды Карельского науч. центра РАН. Серия Б. «Биология». – 2003. – №3. – С. 119–123.

207. Чичев, А.В. «Флористическое загрязнение» Подмосковья / А.В.Чичев // Состояние, перспективы изучения и проблемы охраны природных территорий Московской области. – М., 1988. – С. 69–70.

208. Шарагина, Е.М. Состав и структура альгоценозов устьевого участка правобережного волжского притока р. Кудьмы / Е.М.Шарагина, Е.Л.Воденеева, А.Е.Макарова, О.О.Бондарев, А.Г.Охапкин // Вопросы современной альгологии. – 2022. – № 3 (27). – С. 26–32.

209. Шестеркин, В.П. Гидрохимия малых таежных рек Приамурья. / В.П.Шестеркин // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток, 19-21 марта 2014 года. – Владивосток: Дальнаука, 2014. – Вып. 6. – С. 748–753.

210. Шитиков, В.К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В.К.Шитиков, Г.С.Розенберг, Т.Д.Зинченко. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.

211. Шитиков, В.К. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R / В.К.Шитиков, Г.С.Розенберг. – Тольятти: Кассандра, 2013 – 314 с.

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

213. Штина, Э.А. Изменения фитопланктона реки Вятки за 50 лет / Э.А.Штина // Гидробиологический журнал. – 1992. – Т. 28. – № 1. – С. 12–16.

214. Штина, Э.А. Сезонные изменения фитопланктона р. Камы у г. Оханска по наблюдениям 1939 и 1940 гг. / Э.А.Штина // Изв. Биологического науч.-исслед. ин-та при Персмском гос. ун-те. – 1941. – Т. 12, вып. 2. – С. 35–51.

215. Штина, Э.А. Флора водорослей бассейна реки Вятки: монография / Э.А.Штина. – Киров: Кировская областная типография, 1997. – 96 с.

216. Щур, Л.А. Оценка современного санитарно-экологического состояния воды нижней части р. Ангары (Красноярский край, Россия) по фитопланктону и микрофитоперифитону / Л.А.Щур, В.Н.Лопатин // Альгология. – 2005. – Т. 15.– № 3. – С. 286–301.

217. Экологический мониторинг. Методы биомониторинга. В двух частях. Часть I: учебное пособие / под ред. Д.Б.Гелашвили. – Н.Новгород: Из-во ННГУ, 1995. – 192 с.

218. Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / под ред. С.М.Коновалова, В.Н.Паутовой. – Л.: Наука, 1989. – 302 с.

219. Юлова, Г.А. Водоросли водоемов Керженского заповедника / Г.А.Юлова // Труды Государственного природного заповедника «Керженский». Нижний Новгород. – 2001. – Т. 1. – С. 172–213.

220. Якимов, В.Н. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) / В.Н.Якимов, Г.В.Шурганова, В.В.Черепенников, И.А.Кудрин, М.Ю.Ильин // Биология внутренних вод. – 2016. – №. 2. – С. 94–103.

221. Ярушина, М.И. Флора водорослей водоемов Челябинской области / М.И.Ярушина, Г.В.Танаева, Т.В.Еремкина; ответственный редактор С.И.Генкал. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 307 с.

222. Alverson, A.J. Bridging the Rubicon: phylogenetic analysis reveals repeated colonizations of marine and fresh waters by thalassiosiroid diatoms / A.J.Alverson, R.K.Jansen, E.C.Theriot. // Molecular phylogenetics and evolution. – 2007. – Vol. 45. – № 1. – P. 193–210.

223. Andersen, R.A. (Ed.) Algal Culturing Techniques. / R.A.Andersen. – New York: Elsevier Academic Press, 2005. – 578 p.

224. Arvola, L. Seasonal dynamics of plankton in two boreal rivers in northern Finland / L.Arvola, A.Nurmesniemi // Verhandlungen der international Vereinigung fur

theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen. – 2000. – Vol. 27 – №4. – P. 1928–1932.

225. Asmund, B. Studies on Chrysophyceae from some ponds and lakes in Alaska VIII: *Mallomonas* species examined with the electron microscope II / B.Asmund, E.Takahashi // Hydrobiologia. – 1969. – Vol. 34. – P. 305–321.

226. Basu, B.K. Midsummer plankton development along a large temperate river: the St. Lawrence River / B.K.Basu, J.Kalff, B.Pinel-Alloul // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2000. – Vol. 57. – №. S1. – P. 7–15.

227. Blum, J.L. The ecology of river algae / J.L.Blum //The botanical review. – 1956. – Vol. 22. – P. 291–341.

228. Bock, C. Factors shaping community patterns of protists and bacteria on a European scale / C.Bock, M.Jensen, D.Forster, S.Marks, J.Nuy, R.Psenner, D.Beisser, J.Boenigk // Environmental Microbiology. – 2020. – Vol. 22. – № 6. – P. 2243–2260.

229. Boenigk, J. Geographic distance and mountain ranges structure freshwater protist communities on a European scale / J.Boenigk, S.Wodniok, C.Bock, D.Beisser, C.Hempel, L.Grossmann, A.Lange, M.Jensen // Metabarcoding and Metagenomics. – 2018 – Vol. 2. P. e21519.

230. Borics, G. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers / G.Borics, G.Varbiro, I.Grigorszky, E.Krasznai, S.Szabo, K.Kiss // Archiv fur Hydrobiology (Supplement). – 2007. – Vol. 161. – P. 456–486.

231. Chételat, J. Potamoplankton size structure and taxonomic composition: influence of river size and nutrient concentrations / J.Chételat, F.R.Pick, P.B.Hamilton // Limnology and Oceanography. – 2006. – Vol. 51. – №. 1. – Part 2. – P. 681–689.

232. Contant, J. Phytoplankton communities in temperate rivers: doctoral thesis, Université d'Ottawa/University of Ottawa, Canada. – 2012. – 127 p.

233. Cronber, G. Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes - an effect of acidification? / G.Cronber, G.Lindmark, S.Björk // Hydrobiologia. – 1988. – Vol. 161. – P. 217–236.

234. Descy, J.P. Phytoplankton composition and dynamics in the River Meuse (Belgium) / J.P.Descy // Archiv für Hydrobiologie. Supplementband. Monographische Beiträge. – 1987. – Vol. 78. – №. 2. – P. 225–245.

235. Diatomeenim Sußwasser-Benthos von Mitteleuropa / G.Hofmann, H.Lange-Bertalot, M.Werum; H.Lange-Bertalot (Ed.). – Königstein: Koeltz Scientific Books, 2013. – 908 p.

236. Dokulil, M.T. Cyanobacterial dominance in lakes / M.T.Dokulil, K.Teubner // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 438. – P. 1–12.

237. Downing, J.A. Predicting cyanobacteria dominance in lakes / J.A.Downing, S.B.Watson, E.McCauley // Canadian journal of fisheries and aquatic sciences. – 2001. – Vol. 58. – № 10. – P. 1905–1908.

238. Ecology of European rivers / B.A.Whitton (ed.). – Oxford: Blackwell Scientific, 1984. –644 p.

239. Eloranta, P. The phytoplankton of some subarctic subalpine lakes in Finnish Lapland / P.Eloranta // Mem. Soc. Fauna et Flora Fennica. – 1986. – Vol. 62. – P. 41–57.

240. Findlay, D.L. Climatic influences on algal populations of boreal forest lakes in the Experimental Lakes Area / D.L.Findlay, S.E.M.Kasian, M.P.Stainton, K.Beaty, M.Lyng // Limnology and Oceanography. – 2001. – Vol. 46. № 7 – P. 1784–1793.

241. Fore, L.S. Using diatoms to assess the biological condition of large rivers in Idaho (U.S.A.) / L.S.Fore, C.Grafe. // Freshwater Biology. – 2002. – Vol. 47. – № 10. – P. 2015–2037. doi:10.1046/j.1365-2427.2002.00948.x

242. Gillis, M.D. Monitoring Canada's forests: the national forest inventory / M.D.Gillis, A.Y.Omule, T.Brierley // The Forestry Chronicle. – 2005. – Vol. 81. – №. 2. – P. 214–221.

243. Goldman, C.R. The use of natural phytoplankton populations in bioassay: With 6 figures and 1 table in the text / C.R.Goldman // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen. – 1978. – Vol. 21. – №. 1. – P. 364–371.

244. Goldman, C.R. Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula / C.R.Goldman // Ecological Monographs. – 1960. – Vol. 30. – № 2. – P. 207–230.

245. Grigorszky, I. *Peridiniopsis kevei* sp. nov., a new freshwater dinoflagellate species (Peridiniaceae, Dinophyta) from Hungary / I.Grigorszky, F.Vasas, G.Borics, R.Klee, A.Schmidt, Gy.Borbély // Acta Botanica Hungarica. – 2001. – Vol. 43. – № 1–2. – P. 163–174.

246. Guiry, M.D AlgaeBase [World-wide electronic publication] / M.D.Guiry, G.M.Guiry. – National University of Ireland, Galway, **2021**. – http://www.algaebase.org. (date: 29.07.2021).

247. Hagman, C.H.C. The occurrence and spread of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Norwegian lakes / C.H.C.Hagman, A.Ballot, D.Ø.Hjermann, B.Skjelbred, P.Brettum, R.Ptacnik // Hydrobiologia. – 2015. – Vol. 744. – №. 1. – P. 1–14.

248. Hagman, C.H.C. The success of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in a boreal lake is due to environmental changes rather than a recent invasion / C.H.C.Hagman, T.Rohrlack, G.Riise // Limnologica. – 2020. – Vol. 84. – P. 125818.

249. Hamilton, P.B. Factors contributing to the spatial and temporal variability of phytoplankton communities in the Rideau River (Ontario, Canada) / P.B.Hamilton, I.G.Cowx, M.F.Oleksiak, A.M.Griffiths, M. Grahn, J.R.Stevens, G.R.Carvalho, E.Nicol, C.R.Tyler //River systems. – 2011. – Vol. 19. – № 3. – P. 189–205.

250. Hare, F.K. The boreal bioklimates / F.K.Hare, J.C.Ritchie // Geographical Review. – 1972. – Vol. 62. – P. 333–365. https://doi.org/10.2307/213287

251. Hilliard, D.K. Notes on the phytoplankton of Karluk Lake, Kodiak Island. Alaska / D.K.Hilliard // Can. Field-Nat. – 1959. – Vol. 73. – P. 135–143.

252. Hudon, C. Downstream variations of phytoplankton in the St. Lawrence river (Quebec, Canada) / C.Hudon, S.Paquet, V.Jarry // Hydrobiologia. – 1996. – Vol. 337. – №. 1. – P. 11–26.

253. Hudon, C. Phytoplankton assemblages in the St. Lawrence River, downstream of its confluence with the Ottawa River, Quebec, Canada / C.Hudon //

Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2000. – Vol. 57. – № S1. – P. 16–30.

254. Hynes, H.B.N. The ecology of running waters / H.B.N.Hynes. – Liverpool: Liverpool university press, – 1970. – 555 p.

255. Johansson, C. Attached algal vegetation in running waters of Jämtland, Sweden: Doctoral thesis at Uppsala University / C.Johansson // Acta Phytogeogr. Suec. 71. Uppsala. Svenska Växtgeografiska Sällskapet. – Stockholm: Almqvist & Wiksell International, 1982. – P. 1–80.

256. Johnson, M. NCBI BLAST: a better web interface. / M.Johnson, I.Zaretskaya, Y.Raytselis, Y.Merezhuk, S.McGinnis, T.L.Madden // Nucleic acids research. – 2008. – Vol. 36.– № suppl 2. – P. W5–W9.

257. Kalbe, L. Kieselalgen in Binnengewässern. Diatomeen / L.Kalbe; Unter techn. Mitarb. von Heidrum Narkwardt. – Wittenberg Lutherstadt: Ziemsen, 1973. – 206 p.

258. Kelly, M.G. Use of the trophic diatom index to monitor eutrophication in rivers / M.G.Kelly // Water research. – 1998. – Vol. 32. – №. 1. – P. 236–242.

259. Kofoid, C.A. Plankton studies. IV. The plankton of the Illinois River, 1894-1899, with introductory notes upon the hydrography of the Illinois hver and its Basin. Part I. Quantitative investigations and general results / C.A.Kofoid // Bull. Ill. St. Nat. Hist. – 1903. –Vol. 6. – № 95. – P. 635.

260. Komárek, J. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales / J.Komárek, K.Anagnostidis // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 19/2. – Munchen: Elsevier, 2005. – 759 p.

261. Komárek, J. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous Genera / J.Komárek // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 19/3. – Berlin: Springer, 2013. – 1131 p.

262. Komarek, J. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales / J.Komarek, K.Anagnostidis // Suβwasserflora von Mitteleuropa. – Bd 19/1. – Jena: Gustav Fisher Verlag, 1998. – 548 p.

263. Koutaniemi, L. Physical characteristics and palaeogeography of the Oulanka-Paanajärvi region on the Finnish-Karelian border / L.Koutaniemi // Fennia -

International Journal of Geography. – 1999. – Vol. 177. – № 1. – P. 3–9. Retrieved from https://fennia.journal.fi/article/view/8927

264. Krammer, K. Bacillariophyceae. 1. Teil: Naviculaceae / K.Krammer, H.Lange–Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 2/1.– Jena: Gustav Fisher Verlag, 1986. – 876 p.

265. Krammer, K. Bacillariophyceae. 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae / K.Krammer, H.Lange–Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 2/2. – New York; Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1988. – 596 p.

266. Krammer, K. Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae / K.Krammer, H.Lange–Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 2/3. – Stuttgart; Jena: Gustav Fisher Verlag, 1991a. – 576 p.

267. Krammer, K. Bacillariophyceae. 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Erganzungen zu *Navicula* (Lineolatae) und *Gomphonema* / K.Krammer, H.Lange–Bertalot // Susswasserflora von Mitteleuropa. – Bd 2/3. – Stuttgart; Jena: Gustav Fisher Verlag, 1991b. – 437 p.

268. Kulizin, P.V. Taxonomic Composition and Morphology of Silica-Scaled Chrysophytes of Some Left-Bank Volga Tributaries / P.V.Kulizin, E.S.Gusev, E.L.Vodeneeva, A.G.Okhapkin // Inland Water Biology. – 2021. – Vol. 14. – № 4 – P. 357–367.

269. Kumar, S. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms / S.Kumar, G.Stecher, M.Li, C.Knyaz, K.Tamura //Molecular biology and evolution. – 2018. – Vol. 35. – №. 6. – P. 1547.

270. Lack, T.J. Quantitative studies on the phytoplankton of the Rivers Thames and Kennet at Reading / T.J.Lack //Freshwater Biology. – 1971. – Vol. 1. – №. 2. – P. 213–224.

271. Lebret, K. Phylogeography of the freshwater raphidophyte Gonyostomum semen confirms a recent expansion in northern Europe by a single haplotype / K.Lebret, S.V.Tesson, E.S.Kritzberg, C.Tomas, K.Rengefors // Journal of phycology. – 2015. – Vol. 51. – №. 4. – С. 768–781. doi: 10.1111/jpy.12317

272. Lemmermann, E. Protophyten-plannton von Ceylon / E.Lemmermann //Zoologische Jahrbuecher Abteilung Fuer Systematik, Oekologie und Geographie der Tiere. – 1907. – Vol. 25. – P. 263–268.

273. Lepistö, L. The occurrence of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in Finnish lakes / L.Lepistö, S.Antikainen, J.Kivinen // Hydrobiologia. – 1994. – Vol. 273. – P. 1–8.

274. Lepistö, L. Type-specific and indicator taxa of phytoplankton as a quality criterion for assessing the ecological status of Finnish boreal lakes / L.Lepistö, A.L.Holopainen, H.Vuoristo // Limnologica. – 2004. – Vol. 34. – №. 3. – P. 236–248.

275. Mineeva, N. The Volga River / N.Mineeva, V.Lazareva, A.Litvinov, I.Stepanova, V.Chuiko, V.Papchenkov, L.Korneva, G.Shcherbina, E.Pryanichnikova, S.Perova, Yu.Gerasimov, D.Karabanov, B.Levin, E.Borovikova, I.Voroshilova, A.Tsvetkov, A.Okhapkin, G.Shurganova, S.Dvinskikh, V.Noskov, A.Kitaev, M.Alexevnina, A.Istomina, E.Presnova, E.Seletkova, M.Baklanov, E.Zinov'ev, M.Schletterer [K.Tockner, C.Zarfl, C.Robinson eds.] // Rivers of Europe. 2nd Edition. – Amsterdam: Elsevier Science, 2022. – P. 27–79.

276. Moore, J.W. Distribution and abundance of phytoplankton in 153 lakes, rivers, and pools in the Northwest Territories / J.W.Moore // Canadian Journal of Botany. – 1978. – Vol. 56. – № 15. – P. 1765–1773.

277. Němcová, Y. *Mallomonas pumilio* group (Chrysophyceae/Stramenopiles) – a revision based on the scale/scale-case morphology and analysis of scale shape / Y.Němcová, J.Kreidlová, M.Pusztai, J.Neustupa // Nova Hedwigia, Beiheft. – 2013. – Vol. 142. – P. 27–49.

278. Okhapkin, A.G. To ecology and morphology of *Thalassiosira incerta* Makarova (Bacillariophyta). / A.G.Okhapkin, S.I.Genkal, E.L.Vodeneeva, E.M.Sharagina, O.O.Bondarev // Inland Water Biology. – 2016. – Vol. 9. – № 2. – P. 126–134. https://doi.org/10.1134/S1995082916020139

279. Okhapkin, A.G. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21th century / A.G.Okhapkin, S.I.Genkal, E.M.Sharagina, E.L.Vodeneeva // Inland Water Biology. – 2014. – Vol. 7. – № 4. – P. 357–365.

280. Padisak, J. Intermediate disturbance hypothesis in phytoplankton ecology. / J.Padisak, C.S.Reynolds, U.Sommer (eds.) // Proceedings of the 8th Workshop of the International Association of Phytoplankton Taxonomy and Ecology held in Baja (Hungary), 5–15 July 1991. Developments in Hydrobiology, Vol. 81. (Reprinted from Hydrobiologia, Vol. 249) – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1993 – 199 p.

281. Padisák, J. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes / J.Padisák, C.S.Reynolds // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 384. – № 1. – P. 41–53. https://doi.org/10.1023/A:1003255529403

282. Padisàk, J. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates / J.Padisàk, L.O.Crossetti, L.Naselli-Flores // Hydrobiologia. – 2009. – Vol. 621. – P. 1–19.

283. Padisàk, J. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblages index / J.Padisák, G.Borics, I.Grigorszky, É.Soróczki-Pintér // Hydrobiologia. – 2006. –Vol. 553. – № 1. – P. 1–14.

284. Pantle, R. Die biologishe Uberwachung der Gewasser und die Darstellung der Ergebnisse / R.Pantle, H.Buck // Gas-und Wasserfach. – 1955. – Bd. 96. – H. 18. – S. 640.

285. PCR Protocols: a Guide to Methods and Applications / Edited by M.A.Innis, D.H.Gelfand, J.J.Sninsky,T.J.White. – London: Academic Press, 1990. – 482 p.

286. Poff, N.L.R. The natural flow regime: A paradigm for river conservation and restoration / N.L.R.Poff, J.D.Allan, M.B.Bain, J.R.Karr, K.L.Prestegaard, B.D.Richter, R.E.Sparks, J.C.Stromberg // BioScience. – 1997. – Vol. 47. – №. 11. – P. 769–784.

287. Prepas, E.E. Forest harvest impacts on water quality and aquatic biota on the Boreal Plain: introduction to the TROLS lake program / E.E.Prepas, B.Pinel-Alloul, D.Planas, G.Méthot, S.Paquet, S.Reedyk // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2001. – Vol. 58. – № 2. – P. 421–436.

288. Prepas, E.E. Lime treatment and its effects on the chemistry and biota of hardwater eutrophic lakes / E.E.Prepas, B.Pinel-Alloul, P.A.Chambers, T.P.Murphy, S.Reedyk, G.J.Sandland, M.Serediak // Freshwater Biology. – 2001. – Vol. 46. – № 8. – P. 1049–1060. https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00788.x

289. Prescott, G.W. Ecology of Alaskan freshwater algae V. Limnology and flora of Malikpuk Lake / G.W.Prescott, W.C.Vinyard // Transactions of the American Microscopical Society. – 1965. – Vol. 84. – №. 4. – P. 427–478.

290. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / R Core Team. – 2015. – URL: http://www.R–project.org/.

291. Relexans, J.C. Algal and microbial processes involved in particulate organic matter dynamics in the Loire estuary / J.C.Relexans, M.Meybeck, G.Billen, M.Brugeaille, H.Etcheber, M.Somville // Estuarine Coastal Shelf Science. – 1988. – Vol. 27. – № 6. – P. 625–644.

292. Rengefors, K. Temperature as a driver for the expansion of the microalga *Gonyostomum semen* in Swedish lakes / K.Rengefors, G.A.Weyhenmeyer, I.Bloch // Harmful Algae. – 2012. – Vol. 18. – P. 65–73.

293. Reynolds, C.S. Potamoplankton: Paradigms, paradoxes and prognoses / C.Reynolds; Ed. F.E.Round // Algae and the aquatic environment. – Bristol: Biopress Ltd., 1988. – P. 285–311.

294. Reynolds, C.S. Community organization in the freshwater plankton / C.S.Reynolds // Symp. Br. Ecol. Soc. – 1987. – Vol. 27. – P. 297–325.

295. Reynolds, C.S. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton / C.S.Reynolds; *In*: C.D.Sandgren (ed.) // Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. – 1988. – C. 388–433.

296. Reynolds, C.S. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis / C.S.Reynolds, J.Padisák, U.Sommer // Hydrobiologia. – 1993. – Vol. 249. – №. 1. – C. 183–188.

297. Reynolds, C.S. The ecology of freshwater phytoplankton / C.S.Reynolds. – Cambridge: Cambridge university press, 1984. – 384 p.

298. Reynolds, C.S. The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers / C.S.Reynolds, J.P.Descy //Large Rivers. – 1996. – P. 161–187.

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

300. Rice, C.H. Studies in the Phytoplankton of the River Thames (1928-1932). I / C.H.Rice //Annals of Botany. – 1938. – Vol. 2. – № 7. – P. 539–557.

301. River ecology / B.A.Whitton (ed.). – Berkeley: University of California Press, 1975. – Studies in ecology. Vol. 2. –726 p.

302. Rivers of Europe. 2nd Edition / N.Mineeva, V.Lazareva, A.Litvinov, I.Stepanova, V.Chuiko, V.Papchenkov, L.Korneva, G.Shcherbina, E.Pryanichnikova, S.Perova, Yu.Gerasimov, D.Karabanov, B.Levin, E.Borovikova, I.Voroshilova, A.Tsvetkov, A.Okhapkin, G.Shurganova, S.Dvinskikh, V.Noskov, A.Kitaev, M.Alexevnina, A.Istomina, E.Presnova, E.Seletkova, M.Baklanov, E.Zinov'ev, M.Schletterer [K.Tockner, C.Zarfl, C.Robinson eds.]– Amsterdam: Elsevier Science, 2022. – 922 p.

303. Rivers of North America / A.C.Benke, C.E.Cushing (ed.). – San Diego: Elsevier Science, 2011. – 1168 p.

304. Rojo, C. An elementary, structural analysis of river phytoplankton / C.Rojo, M.A.Cobelas, M.Arauzo // Hydrobiologia. – 1994. – Vol. 289. – №. 1. – P. 43–55.

305. Rowe, J.S. Forest regions of Canada / J.S.Rowe // Ottawa: Canadian Forestry Service Publishing, 1972 – № 1300. – 172 p.

306. Ruse, L. Predicting phytoplankton composition in the River Thames, England / L.Ruse, A.Love // Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management. – 1997. – Vol. 13. – № 2. – P. 171–183.

307. Sæther, O.A. Phytoplankton and zooplankton of some lakes in northeastern Norway / O.A.Sæther // Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie. – 1971. – Vol. 33. – № 1 – P. 200–220.

308. Salmaso, N. Functional classification and their application in phytoplankton ecology / N.Salmaso, L.Naselli-Flores, J.Padisak // Freshwater Biology. – 2015. – Vol. 60. – № 4. – P. 603–619.

309. Sheath, R. Phytoplankton composition of a small subarctic lake in the Northwest Territories, Canada / R.Sheath, M.Munawar // Phycologia. – 1974. – Vol. 13. – №. 2. – P. 149–161.

310. Sidelev, S. Phylogeographic, toxicological and ecological evidence for the global distribution of Raphidiopsis raciborskii and its northernmost presence in Lake Nero, Central Western Russia / S.Sidelev, O.Koksharova, O.Babanazarova, J.Fastner, E.Chernova, E.Gusev // Harmful Algae. – 2020. – Vol. 98. – P. 101889. https://doi.org/10.1016/j.hal.2020.101889

311. Škaloud, P. Toward a revision of the genus *Synura*, section Petersenianae (Synurophyceae, Heterokontophyta): morphological characterization of six pseudo-cryptic species / P.Škaloud, A.Kynčlová, O.Benada, O.Kofroňová, M.Škaloudová // Phycologia. – 2012. – Vol. 51. – P. 303–329.

312. Škaloud, P. www.chrysophytes.eu - a database on distribution and ecology of silica-scaled chrysophytes in Europe / P.Škaloud, M.Škaloudová, M.Pichrtová, Y.Němcová, J.Kreidlová, M.Pusztai // Nova Hedwigia Beih. – 2013. – Vol. 142. – P. 141–146.

313. Sládeček, V. A guide to limnosaprobical organisms / V.Sládeček // Sb. Vysoke skoly chem.-technol. v Praze. Technologie vody. – 1963. – Bd 7. – № 2. – P. 543–612.

314. Sládecek, V. Diatoms as indicators of organic pollution / V.Sládecek // Acta Hydrochimica et Hydrobiologica. – 1986. – Vol. 14. – № 5. – P. 555–566. doi:10.1002/aheh.19860140519

315. Sládecek, V. System of water quality from the biological point of view / V.Sládecek // Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie. – 1973. – Bd. 7. – S. 1–218.

316. Smith, V.H. Phytoplankton response to eutrophication in inland waters / V.H.Smith // Introduction to Applied Phycology. (edited by I.Akatsuka), Amsterdam: SPB Academic, 1990. – P. 231–249.

317. Solomon, S. IPCC (2007): Climate change the physical science basis / S.Solomon // Agu fall meeting abstracts. – 2007. – Vol. 515. – P. U43D-01.

318. Szczepocka, E. The use of benthic diatoms in estimating water quality of variously polluted rivers / E.Szczepocka, B.Szulc // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2009. – Vol. 38. – №. 1. – P. 17–26.

319. Tanković, S.M. Insights into the life strategy of the common marine diatom Chaetoceros peruvianus Brightwell / S.M.Tanković, A.Baričević, I.Ivančić, N.Kužat, N.Medić, E.Pustijanac, T.Novak, B.Gašparović, D.M.Pfannkuchen, M.Pfannkuchen // PloS one. – 2018. – Vol. 13. – №. 9. – P. e0203634.

320. The ecology of river systems / B.R.Davies, K.F.Walker (ed.). – Dordrecht: Springer Science & Business Media, 2013. – Vol. 60. – 793 p.

321. Vodeneeva, E.L. Water Quality Assessment of Some Right-bank Tributaries of the Volga River (the Cheboksary Reservoir Catchment) using Phyutoplankton Functional Classification / E.L.Vodeneeva, K.E.Kolomina, A.G.Okhapkin, E.M.Sharagina, P.V.Kulizin // Hydrobiological Journal. 2020. – Vol. 56. – № 2. – P. 50–62.

322. Wegl, R. Index fur die Limnosaprobitat / R.Wegl // Wasser und Abwasser. – 1983. – Bd. 26. – S. 1–175.

323. White, T.J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. / T.J.White, T.Bruns, S.Lee, J.Taylor // PCR protocols: a guide to methods and applications. – 1990. – Vol. 18. – №. 1. – P. 315–322.

324. Willén, T. Notes on Swedish plankton algae / T.Willén // Nova Hedwigia. – 1963. – Vol. 6. – № 1/2. – P. 39–56.

325. Willén, T. The phytoplankton of Ösbysjön, Djursholm, I. Seasonal and vertical distribution of the species / T.Willén // Oikos. – 1961. – Vol. 12. – Fasc. 1. – P. 36–69.

326. Williams, L.G. Possible relationships between plankton-diatom species numbers and water-quality estimates / L.G.Williams // Ecology. – 1964. – Vol. 45. – №. 4. – P. 809–823.

327. Williams, W.T. The community concept and the phytoplankton / W.T.Williams, J.S.Bunt, R.D.John, D.J.Abel // Marine Ecology Progress Series. – 1981. – P. 115–121.

328. Willis, J.C. The birth and spread of plants / J.C.Willis. – Geneva: Conservatoire et Jardin botanique de la Ville, – 1949. – 561 p.

329. Zacharias, O. Das Potamoplankton / O.Zacharias. – Leipzig: Zoologischer Anzeiger, 1898. – Vol. 21. – P. 41–48.

330. Zelinka, M. Bemerkungen zu neuen Methoden der saprobiologishen Wasserbeurteilung / M.Zelinka, P.Marvan // Verhandlung Int. Vereingung de Limnologie. – 1968. – Bd. 16. – S. 817–822.

331. Zimmermann, J. Barcoding diatoms: evaluation of the V4 subregion on the 18S rRNA gene including new primers and protocols / J.Zimmermann, R.Jahn, B.Gemeinholzer // Organisms Diversity & Evolution. – 2011. – Vol. 11. – № 3. – P. 173–192.

Приложение

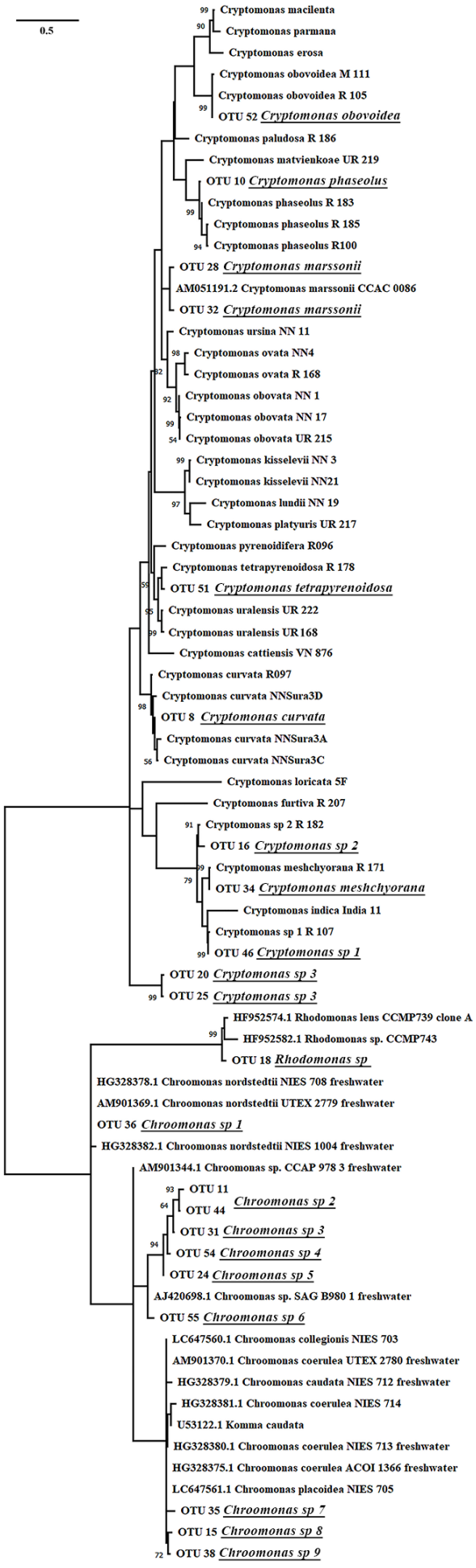


Рисунок 1. Филогенетическое древо рода *Cryptomonas*, основанное на анализе последовательностей региона V9 18S рДНК и ITS1 рДНК методом присоединения ближайших соседей (NJ)

Примечание: дендрограмма построена путем сравнения последовательностей нуклеотидов, цифрами указана достоверность ветвления, установленная путем «bootstrap»-анализа, масштаб – 5 нуктеотидных замен на каждые 100 нуклеотидов. Подчеркнутые таксоны – новые для флоры исследованных рек.
Последовательности из изученных рек обозначены как OTU, другие последовательности в филогенетических деревьях представлены данными из базы данных Genbank и коллекции культур.

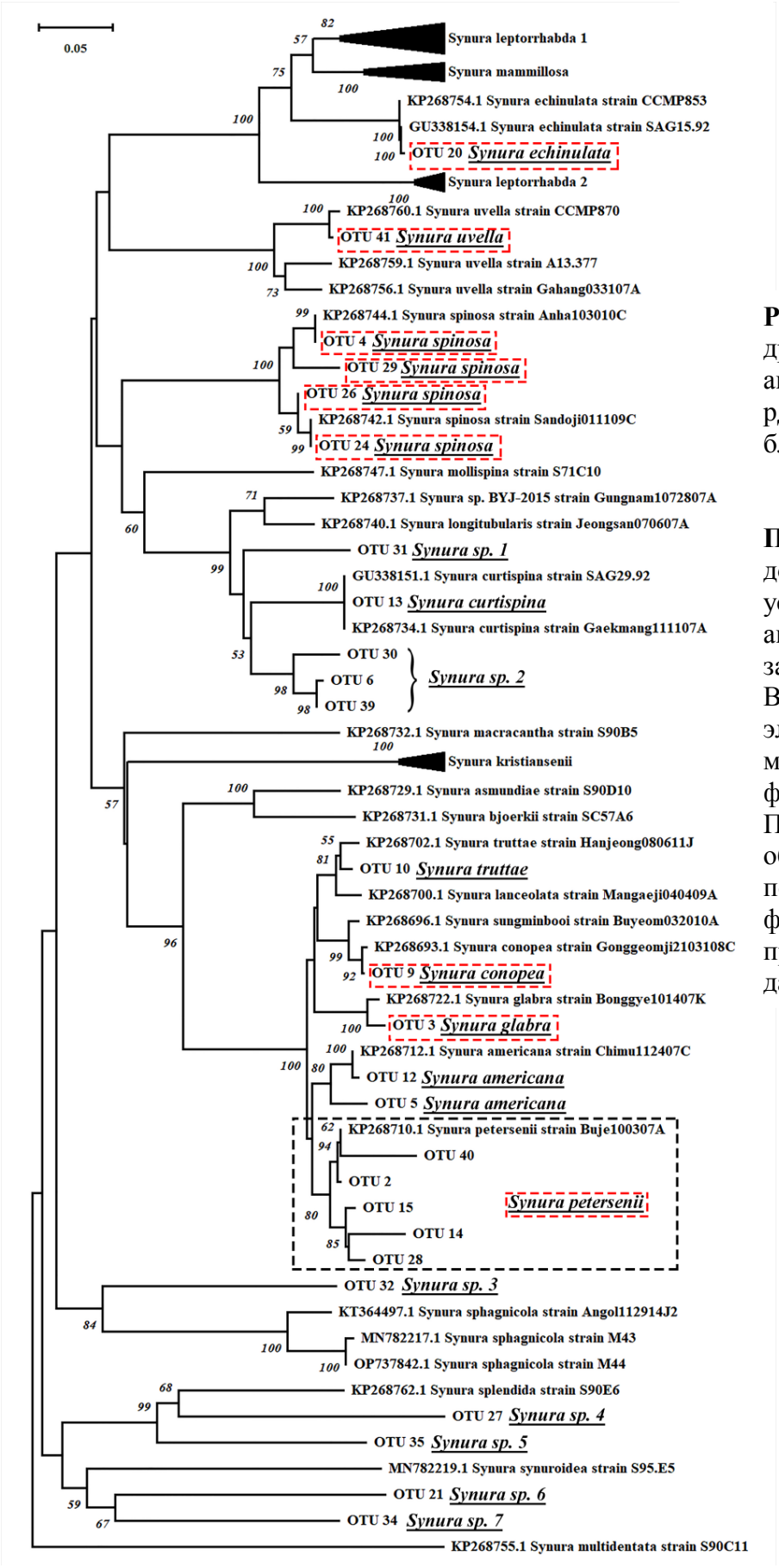


Рисунок 2. Филогенетическое древо рода *Synura*, основанное на анализе последовательностей ITS1 рДНК методом присоединения ближайших соседей (NJ)

Примечание: Числа в узлах – достоверность ветвления, установленная путем «bootstrap»-анализа, масштаб – 5 нуктеотидных замен на каждые 100 нуклеотидов. Выделенные в рамку виды ранее электронно-микроскопическими методами, подчеркнутые – новые для флоры исследованных рек. Последовательности из изученных рек обозначены как OTU, другие последовательности в филогенетических деревьях представлены данными из базы данных Genbank и коллекции культур.

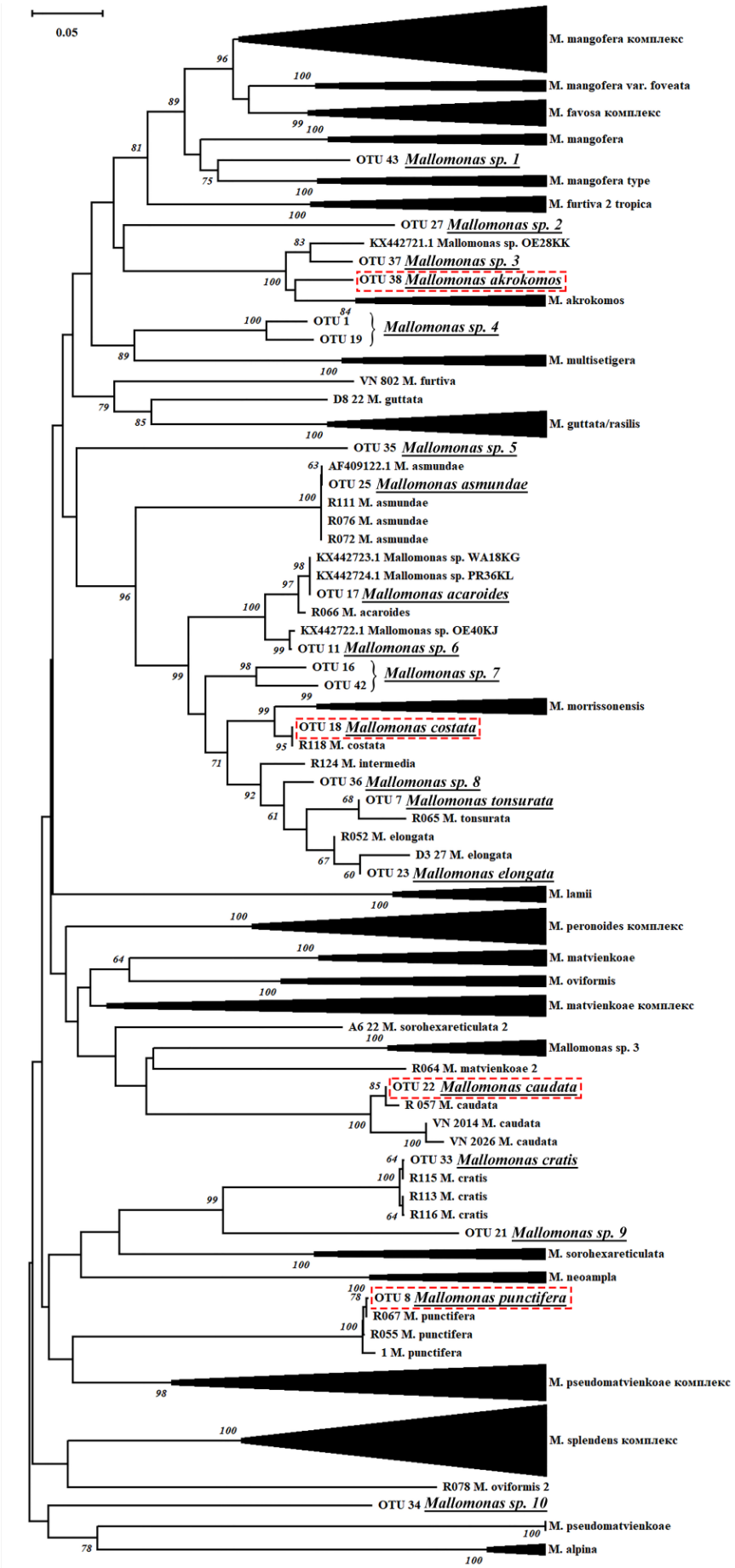


Рисунок 3. Филогенетическое древо рода *Mallomonas*, основанное на анализе последовательностей ITS1 рДНК методом присоединения ближайших соседей (NJ)

Примечание: дендрограмма построена путем сравнения последовательностей нуклеотидов, цифрами указана достоверность ветвления, установленная путем «bootstrap»-анализа, масштаб – 5 нуклеотидных замен на каждые 100 нуклеотидов. Выделенные в рамку виды ранее выявлены электронно-микроскопическими методами, подчеркнутые – новые для флоры исследованных рек.

Последовательности из изученных рек обозначены как OTU, другие последовательности в филогенетических деревьях представлены данными из базы данных Genbank и коллекции культур.

Таблица 1. Динамика индекса сапробности, рассчитанного по численности (SN) и по биомассе (SB) фитопланктона, Q, EQR и УКИЗВ исследуемых рек в разные годы исследований

Период наблюдений		S_B/S_N	Класс качества воды	Q	Качество воды по индексу Q	EQR	Качество воды по EQR	УКИЗВ	Качество воды по УКИЗВ
р. Керженец									
2008	Весна	2.12±0.03 1.95±0.15	III	3.08±0.11	хорошее	0.61±0.02	умеренное	-	-
	Лето	1.90±0.07 1.91±0.04	III	2.23±0.22	умеренное	0.44±0.04	плохое	-	-
	Осень	1.87±0.06 1.76±0.04	III	3.22±0.24	хорошее	0.64±0.04	умеренное	-	-
	Вегетационный период	1.95±0.04 1.86±0.05	III	2.91±0.16	умеренное	0.57±0.03	низкое	3.18	«Б» III (очень загрязненная)
2014	Весна	2.16±0.10 2.10±0.04	III	2.15±0.28	умеренное	0.43±0.05	плохое	-	-
	Лето	1.98±0.03 2.09±0.02	III	1.91±0.13	низкое	0.37±0.02	плохое	-	-
	Осень	1.94±0.02 1.99±0.04	III	2.94±0.30	умеренное	0.58±0.06	низкое	-	-
	Вегетационный период	2.01±0.03 2.06±0.02	III	2.33±0.15	умеренное	0.46±0.03	плохое	3.22	«Б» III (очень загрязненная)
2016	Лето	1.77±0.08 1.85±0.05	III	2.86±0.14	умеренное	0.57±0.02	низкое	-	-
	Осень	1.9±0.02 1.84±0.06	III	3.01±0.59	хорошее	0.79±0.11	хорошее	-	-
	Вегетационный период	1.8±0.06 1.82±0.04	III	3.42±0.18	хорошее	0.68±0.03	умеренное	3.59	«Б» III (очень загрязненная)
2017	Весна	1.71±0.13 1.69±0.16	III	3.67±0.25	хорошее	0.73±0.05	хорошее	-	-
	Лето	2.02±0.06 2.11±0.04	III	3.71±0.15	хорошее	0.74±0.03	хорошее	-	-

Таблица 1 (продолжение)

	Осень	2.33±0.01 2.3±0.01	III	3.44±0.13	хорошее	0.88±0.03	хорошее	-	-
	Вегетационный период	1.98±0.07 2.04±0.07	III	3.84±0.13	хорошее	0.76±0.02	хорошее	4.30	«Б» III (очень загрязненная)
2018	Лето	1.90±0.08 1.95±0.04	III	2.58±0.24	умеренное	0.51±0.05	низкое	-	-
	Осень	1.96±0.08 2.25±0.11	III	3.85±0.23	хорошее	0.77±0.04	хорошее	-	-
	Вегетационный период	1.92±0.06 2.05±0.05	III	2.98±0.23	умеренное	0.59±0.04	низкое	3.18	«Б» III (очень загрязненная)
2019	Весна	1.98±0.04 2±0.06	III	3.95±0.20	хорошее	0.79±0.04	хорошее	-	-
	Лето	2.01±0.06 1.98±0.02	III	3.11±0.19	хорошее	0.60±0.03	умеренное	-	-
	Осень	2.11±0.05 2.15±0.03	III	4.57±0.12	высокое	0.91±0.02	высокое	-	-
	Вегетационный период	2.04±0.04 2.03±0.05	III	3.65±0.19	хорошее	0.72±0.04	хорошее	3.00	«Б» III (очень загрязненная)
р. Ветлуга									
2010	Весна	1.78±0.01 2.08±0.01	III	2.4±0.35	умеренное	0.47±0.07	плохое	-	-
	Лето	1.72±0.04 1.88±0.07	III	2.71±0.15	умеренное	0.54±0.03	низкое	-	-
	Осень	1.68±0.19 1.7±0.08	III	3.21±0.14	хорошее	0.64±0.03	умеренное	-	-
	Вегетационный период	1.74±0.03 1.92±0.06	III	2.58±0.15	умеренное	0.51±0.03	низкое	от 3.14 до 4.35	от «Б» III класса до разряда «А» IV класса
2014	Весна	1.81±0.04 1.85±0.05	III	3.89±0.21	хорошее	0.77±0.04	хорошее	-	-
	Лето	1.96±0.04 1.94±0.02	III	2.10±0.21	умеренное	0.41±0.04	плохое	-	-

Таблица 1 (продолжение)

	Осень	1.87±0.02 1.95±0.05	III	3.65±0.36	хорошее	0.72±0.07	хорошее	-	-
	Вегетационный период	1.91±0.02 1.89±0.01	III	3.05±0.23	хорошее	0.60±0.04	умеренное	3.78	«Б» III (очень загрязненная)
2016	Весна	1.98±0.04 1.95±0.02	III	3.79±0.4	хорошее	0.75±0.08	хорошее	-	-
	Лето	1.87±0.04 2.01±0.01	III	2.77±0.22	умеренное	0.55±0.04	низкое	-	-
	Осень	2.02±0.11 1.99±0.05	III	3.92±0.22	хорошее	0.77±0.04	хорошее	-	-
	Вегетационный период	1.94±0.04 1.99±0.01	III	3.15±0.17	хорошее	0.63±0.03	умеренное	3.54	«Б» III (очень загрязненная)
2018	Весна	-	-	-	-	-	-	-	-
	Лето	1.87±0.08 1.91±0.07	III	3.34±0.20	хорошее	0.66±0.04	умеренное	-	-
	Осень	-	-	-	-	-	-	-	-
	Вегетационный период	-	-	-	-	-	-	3.44	«Б» III (очень загрязненная)
р. Вишня									
2002	Весна	1.85±0.20 2.11±0.18	III	4.42±0.23	хорошее	0.88±0.04	высокое	-	-
	Лето	2.13±0.04 2.09±0.07	III	3.87±0.29	хорошее	0.77±0.05	хорошее	-	-
	Осень	2.01±0.01 1.88±0.06	III	4.16±0.24	хорошее	0.80±0.05	хорошее	-	-
	Вегетационный период	2.02±0.08 2.07±0.07	III	4.07±0.19	хорошее	0.79±0.03	хорошее	-	-
2016	Весна	-	-	-	-	-	-	-	-
	Лето	2.13±0.05 2.04±0.05	III	3.28±0.24	хорошее	0.65±0.05	умеренное	-	-
	Осень	2.01±0.06 1.88±0.12	III	3.77±0.26	хорошее	0.75±0.05	хорошее	-	-

Таблица 1 (окончание)

	Вегетационный период	2.09±0.04 1.99±0.05	III	3.43±0.19	хорошее	0.68±0.03	умеренное	-	-

Примечание: - отсутствие данных, * - данные, согласно Ежегодникам качества поверхностных вод (Качество…, 2008- 2019).

Таблица 2. Список видов фитопланктона исследованных рек

Условные обозначения:

1. Местообитание: пл. – планктонный, б. – бентосный, л. – литоральный, эп. – эпибионтный, обр. – обитатель обрастаний;

2. Распространение: косм. – космополит, бор. – бореальный, с-а – североальпийский, с-т – субтропический;

3. Галобность: ог. – олигогалоб, гб. – галофоб, инд. – индифферент по отношению к солености, гл.– галлофил;

4. Отношение к pH: ал. – алкалифил, Инд. – индифферент по отношению к pH, ац. – ацидофил + ацидобионт;

5. Сапробность: χ – о-ксено-олигосапроб, о-χ – олиго-ксеносапроб; о – олигосапроб; о-β – олиго-бета-мезосапроб, β-о – бета-мезо-олигосапроб, β – бета-мезосапроб, β-α – бета-альфа–мезосапроб, α-β – альфа-бета-мезосапроб, α– альфа-мезосапроб, ρ-α – поли-альфа-мезосапроб, ρ – полисапроб;

1 – метообитание; 2 – распространение; 3 – галобность; 4 – отношение к pH; 5 – сапробность; 6. – р. Керженец; 7. – р. Ветлуга; 8 – р. Вишня.

	1	2	3	4	5	6	7	8
ОТДЕЛ *CYANOPROKARYOTA*								
Класс *Cyanophyceae*								
Порядок *Chroococcales*								
Anathece *clathrata* (West et G.S.West) Komárek, Kastovsky et Jezberová [*Aphanothece clathrata* (West et G.S.West) Komárek, Kastovsky et Jezberová]	пл.	косм.	инд.		β	+		
Chroococcus *minor* (Kütz.) Nägeli [*Gloeocapsa minor* (Kütz.) Hollerb.]	обр.-пл.	косм.	ог.					+
Chroococcus minutus (Kütz.) Nägeli [*Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb.]	пл.	косм.	ог.		о	+		
Chroococcus turgidus (Kütz.) Nägeli [*Gleocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb.]	л.	косм.	инд.	ац.		+		
Microcystis *flos-aquae* (Wittr.) Kirchn. [*Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenkin]	пл.	косм.			β	+		
Microcystis pulverea (H.C.Wood) Forti "Unrevised species"	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz.	пл.	косм.	ог.	ал.	β	+	+	+
Microcystis wesenbergii (Komárek) Komárek	пл.	косм.	ог.	ал.	β	+		
Порядок *Nostocales*								
Aphanizomenon *flos-aquae* Ralfs	пл.	косм.	ог.		β	+	+	+
Calothrix *stagnalis* Gomont	пл.						+	
Cuspidothrix *issatschenkoi* (Usachev) Rajaniemi, Komárek, Willame, Hrouzek, Kastovská, Hoffmann et Sivonen) [*Aphanizomenon issatchenkoi* (Ussatsch.) Pr. - Lavr.]	пл.	косм.	ог.		о-β	+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Dolichospermum *flos-aquae* (Bréb. ex Born. et Flah.) Wacklin et al. [*Anabaena contorta* Bachm., *Anabaena flos-aquae* Bréb. ex Born. et Flah.]	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Dolichospermum circinale (Rabenhorst ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek [*Anabaena circinalis* Rabenhorst ex Bornet & Flahault]	пл.	косм.	инд.		о-β		+	
Dolichospermum smithii (Komárek) Wacklin et al. [*Anabaena smithii* (Komárek) M. Watan.]	пл.	косм.	инд.			+		+
Dolichospermum planctonicum (Brunnth.) Wacklin et al. [*Anabaena planctonica* Brunnth. [*A. sheremetievi* Elenk. f. *scheremetievi*, *A. sheremetievi* f. *ovalispora* Elenkin, *A. sheremetievi* f. *macrosporoides* (Troitzk.) Elenkin]	пл.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Dolichospermum spiroides (Kleb.) Wacklin et al. [*Anabaena spiroides* Kleb.]	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Gloeotrichia *longicauda* Schmidle	эп.					+		
Gloeotrichia echinulata (Sm. et Sowerby) P.G. Richt.	пл.	косм.	инд.		о-β	+		
Gloeotrichia natans Rabenh. ex Bornet et Flahault	л.	косм.	гл.		β	+		
Nodularia *spumigena* Mertens ex Bornet et Flahault	пл.	косм.	гл.	ал.	β	+		
Rivularia *aquatica* De Wild.	обр.	косм.			β	+	+	
Порядок *Oscillatoriales*								
Borzia *trilocularis* Cohn ex Gomont	л.						+	
Johanseninema *constrictum* (Szafer) Hasler, Dvorák et Poulícková [*Anabaena constricta* (Szafer) Geitler]	л.				α			+
Lyngbya *major* Hansg.	б.	косм.	инд.					+
Oscillatoria *limosa* J. Agardh	пл.-б.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	+
Oscillatoria planctonica Wolosz.	пл.	косм.	инд.				+	
Oxynema *acuminatum* (Gomont) Chatchawan, Komárek, Strunecky, Smarda et Peerapornpisal [*Phormidium acuminatum* (Gomont) Anagn. et Komárek]	пл.					+		
Phormidium *caerulescens* (Gickelh.) Anagn. [*Oscillatoria caerulescens* Gickelh.]	л.							+
Phormidium irriguum (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek [*Oscillatoria irrigua* (Kütz.) Gomont]	обр.-пл.	косм.	инд.					+
Planktothrix *agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek [*Oscillatoria agardhii* Gomont]	пл.-б.	косм.	инд.		β		+	
Порядок *Spirulinales*								
Spirulina *major* Kütz. ex Gomont	л.	косм.	гл.	инд.	α-ρ			+
Порядок *Synechococcales*								
Aphanocapsa *incerta* (Lemmerm.) Cronberg et Komárek [*Microcystis pulverea* f. *incerta* (Lemmerm.) Elenkin]	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Aphanocapsa sp.	пл.						+	
Coelosphaerium *kuetzingianum* Nägeli	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β	+		
Jaaginema *geminatum* (Menegh. ex Gomont) Anagn. et Komárek [*Oscillatoria geminata* (Menegh.) Gomont]	пл.	косм.	ог.	инд.		+		
Jaaginema neglectum (Lemmerm.) Anagn. et Komárek [*Oscillatoria negleta* Lemmerm.]	пл.					+		

	1	2	3	4	5	6	7	8
Leptolyngbya *foveolarum* (Gomont) Anagn. et Komárek [*Phormidium foveolarum* (Mont.) Gomont]	пл.-обр.-б.	косм.	ог.		α	+	+	
Limnococcus *limneticus* (Lemmerm.) Komárková, Jezberová, O.Komárek et Zapomelová [*Gloeocapsa limnetica* (Lemmerm.) Hollerb. in Elenkin]	пл.	косм.	инд.		о	+		+
Limnothrix *planctonica* (Wolosz.) Meffert	пл.	косм.		инд.		+	+	+
Merismopedia *glauca* (Ehrenb.) Kütz.	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Merismopedia minima G. Beck.	обр.-пл.	косм.	ог.	ал.		+	+	
Merismopedia tenuissima Lemmerm.	пл.	косм.	ог.	инд.	β-α	+	+	
Merismopedia tranquilla (Ehrenb.) Trevis. [*Merismopedia punctata* Meyen]	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Planktolyngbya *limnetica* (Lemmerm.) Komárk.-Legn.et Cronberg	пл.-б.	косм.	ог.	инд.	β-α	+		
Pseudanabaena *catenana* Lauterborn	л.	косм.			α–ρ		+	
Pseudanabaena mucicola (Naumann et Hub.-Pest.) Schwabe	эп.	косм.	инд.		о-β	+	+	
Pseudanabaena limnetica (Lemmerm.) Komárek [*Oscillatoria limnetica* Lemmerm.]	пл.-б.	косм.	инд.		о-β		+	
Pseudanabaena woronichinii Anagn.	эп.					+		
Rhabdoderma *lineare* Schmidle et Laut. emend. Hollerb. [*Rhabdoderma lineare* f. *spirale* (Wolosz.) Hollerb.]	пл.	косм.	ог.		β		+	+
Rhabdogloea *elenkinii* (Roll) Komárek et Anagn. [*Dactylococcopsis elenkinii* Roll]	пл.	косм.				+		
Rhabdogloea linearis (Geitl.) Komárek [*Dactylococcopsis linearis* Geitl.]	пл.		гл.	ац.				+
Rhabdogloea smithii (R. et F. Chodat) Komárek [*Dactylococcopsis smithii* R. et F.Chodat, *Dactylococcopsis rhaphidioides* Hang.]	пл.	косм.	гл.	ал.	о	+		
Romeria *elegans* (Wolosz.) Geitler	пл.	косм.	инд.		о-β		+	+
Schizothrix sp.	б.							+
Snowella *rosea* (Snow) Elenkin	пл.		инд.		о-β		+	
Snowella lacustris (Chodat) Komárek et Hindák	пл.	косм.	ог.	инд.	о-β	+	+	
ОТДЕЛ *EUGLENOPHYTA*								
Класс *Euglenophyceae*								
Порядок *Euglenales*								
Astasia *klebsii* Lemmerm.	л.	косм.	инд.	инд.	α	+		
Astasia inflata Duj.	пл.							+
Colacium *vesiculosum* Ehrenb.	эп.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Euglena *acus* var. *hyalina* Klebs	л.	косм.	гб.	ац.			+	
Euglena bucharica Kisselev	л.	косм.					+	
Euglena clara Skuja.	пл.-б.	косм.	мг.		о-β			+
Euglena deses Ehrenb. [*Euglena intermedia* var. *klebsii* Lemmerm.]	л.	косм.	ог.	инд.	ρ		+	+
Euglena geniculata Duj.	пл.-б.	косм.	ог.	ал.	α–ρ	+		+
Euglena hemichromata Skuja	пл.	косм.	ог.	инд.	β			+
Euglena longissima (Deflandre) Deflandre	пл.		гб.			+		
Euglena texta (Dujardin) Hübner	пл.-б.	косм.	ог.	инд.	β-α		+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Euglena pascheri Svirenko	л.	косм.	инд.	инд.			+	
Euglena pisciformis G.A.Klebs	л.	косм.	ог.	инд.	β-α			+
Euglena viridis (O.F. Müll.) Ehrenb.	л.	косм.	инд.		ρ-α	+	+	+
Euglena viridis f. *olivacea* (G.A.Klebs) T.G. Popova	л.					+	+	
Euglenaformis *proxima* (P.A.Dang.) M.S.Bennett et Triemer [*Euglena proxima* P.A.Dang.]	л.	косм.	инд.	инд.	α–ρ	+		
Euglenaria *anabaena* (Mainx) Karnkowska & E.W.Linton [*Euglena anabaena* Mainx]	л.	косм.			β		+	
Euglenaria caudata (E.F.W.Hübner) Karnkowska et E.W.Linton [*Euglena caudata* E.F.W. Hübner]	пл.	косм.	ог.	инд.	α–ρ	+	+	
Lepocinclis *acus* var. *longissima* (Deflandre) D. Kapustin [*Euglena acus* var. *longissima* Deflandre]	л.	косм.	ог.	инд.		+		+
Lepocinclis acus var. *major* (Lefevre) D. Kapustin [*Euglena acus* var. *major* Lefevre]	пл.			инд.		+		
Lepocinclis acus (O.F.Müll.) B.Marin et Melkonian [*Euglena acus* Ehrenb.]	л.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Lepocinclis fusiformis (H.J.Carter) Lemmerm.	л.	косм.	инд.	ог.	β		+	
Lepocinclis hispidula (Eichw.) Daday [*Phacus hispidulus* (Eichw.) G.A. Klebs]	л.	косм.	инд.	инд.	ο-β	+	+	
Lepocinclis globulus Perty	л.	косм.	инд.	инд.			+	
Lepocinclis marssonii Lemmerm.	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Lepocinclis oxyuris (Schmarda) B.Marin et Melkonian [*Euglena oxyuris* Schmarda]	л.	косм.	ог.	ал.	β-α	+	+	
Lepocinclis spirogyroides var. *tortus* Prijm. D. Kapustin [*Euglena spirogyra* var. *torta* Prijm.]	л.		инд.	инд.		+		
Lepocinclis spirogyroides B.Marin et Melkonian [*Euglena spirogyra* Ehrenb.]	л.	косм.	ог.	инд.	β-α	+		+
Lepocinclis spiroides (Lemmerm.) Marin et Melkonian [*Euglena spiroides* Lemmerm.]	л.	косм.	инд.	инд.	α			+
Lepocinclis teres (F. Schmitz) France	л.					+		+
Lepocinclis tripteris (Duj.) B.Marin et Melkonian [*Euglena tripteris* (Duj.) G.A.Klebs]	л.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	
Lepocinclis ovum (Ehrenb.) Lemmerm.	л.	косм.	ог.	инд.	α		+	
Lepocinclis ovum var. *dimidio-minor* Delflandre	л.	косм.	инд.	инд.		+	+	+
Lepocinclis ovum var. *major* (Hub.-Past.) W.Conrad	л.	косм.	инд.	инд.				+
Lepocinclis steinii Lemmerm.	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Monomorphina *pyrum* (Ehrenb.) Mereschk. [*Phacus mirabilis* Pochmann]	л.						+	
Phacus *acuminatus* A.Stokes	л.	косм.	инд.	инд.	β-α	+		
Phacus alatus G.A.Klebs	л.	косм.	инд.	ог.	ο-β		+	
Phacus caudatus Hübner	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Phacus caudatus var. *minor* Drezep.	л.	косм.	инд.	инд.		+		+
Phacus limnophilus (Lemmerm.) E.W.Linton et Karnkowska [*Euglena limnophila* Lemmerm.]	л.	косм.	инд.	инд.	ο-β	+		+
Phacus limnophilus var. *swirenkoi* (Arnoldi) Taşkin et Alp [*Euglena swirenkoi* Arnoldi]	л.	косм.	ог.	инд.		+		

	1	2	3	4	5	6	7	8
Phacus longicauda (Ehrenb.) Dujardin	л.	косм.	инд.	инд.	β-α		+	
Phacus oscillans G.A.Klebs	л.	косм.	инд.	инд.		+		
Phacus parvulus G.A.Klebs	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Phacus pleuronectes (O.F.Müll.) Nitzsch ex Duj.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β-α	+		
Phacus striatus France	л.	косм.	инд.	инд.	α-β			+
Phacus suecicus Lemmerm.	л.		инд.	инд.		+		
Phacus tortus (Lemmerm.) Skvortsov [*Phacus longicauda* var. *tortus* Lemmerm.]	л.	косм.	ог.	инд.	β-α	+		
Phacus triqueter (Ehrenb.) Duj.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β			+
Phacus caudatus Hübner	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Phacus dangeardii Lemmerm.	л.					+		
Phacus monilatus A. Stokes	л.	косм.	гб.	инд.			+	+
Phacus monilatus var. *suecicus* Limmermann	л.		инд.	инд.			+	
Phacus orbicularis Hübner	л.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Phacus parvulus G.A. Klebs	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Phacus pleuronectes (O.F.Müll.) Nitzsch ex Duj.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β-α		+	
Phacus pleuronectes var. *prunoideus* (Roll) Popova	л.	косм.	инд.	инд.			+	
Phacus pyrum (Ehrenb.) W. Archer	пл.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	
Phacus skujae Skvortsov	л.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	+
Strombomonas *acuminata* (Schmarda) Deflandre	л.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	
Strombomonas fluviatilis (Lemmerm.) Deflandre	л.	косм.	инд.	инд.	o-β		+	
Strombomonas urceolata (A.Stokes) Deflandre	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Trachelomonas *abrupta* Svirenko	пл.	косм.	инд.	инд.	o-β	+		
Trachelomonas acanthostoma A.Stokes	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Trachelomonas caudata (Ehrenb.) F.Stein [*Trachelomonas fusiformis* A.Stokes]	л.	косм.	гб.	инд.	β	+		+
Trachelomonas conradii Skvortsov	л.		гб.	ац.		+		
Trachelomonas globularis (Averintsev) Lemmerm.	л.	косм.	гб.	ац.				+
Trachelomonas globularis f. *crenulatocolis* (Szab.) T.G.Popova	л.						+	+
Trachelomonashispida var. *volicensis* Drezep.	пл.	косм.				+	+	+
Trachelomonas intermedia f. *papillato-spinifera* Safonova	пл.	косм.						+
Trachelomonas irregularis var. *minor* Svirenko	пл.							+
Trachelomonas klebsii Deflandre [*Trachelomonas lacustris* var. *klebsii* (Deflandre) T.G.Popova]	л.	косм.	инд.	инд.		+		
Trachelomonas lacustris var. *sabulata* (Skvortsov) T.G.Popova	л.	косм.	гб.	ац.				+
Trachelomonas mucosa Svirenko	пл.							+
Trachelomonas planctonica f. *oblonga* (Drezep.) T.G.Popova	пл.	косм.	инд.	инд.		+		+
Trachelomonas rotunda var. *collaris* (Skvortzov) T.G.Popova	л.		инд.	инд.				+
Trachelomonas rotunda Svirenko	пл.	косм.	гб.	инд.	o	+		+
Trachelomonasvolvocina var. *derephora* W.Conrad	пл.							+
Trachelomonas allia Drezep.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	o-β			+
Trachelomonas armata (Ehrenb.) F. Stein	л.	косм.	инд.		β		+	+
Trachelomonas bacillifera Playfair.	л.		гб.	инд.		+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Trachelomonas bacillifera Playfair var. *minima*	л.		гб.	инд.			+	
Trachelomonas cervicula A. Stokes	пл.	косм.	гб.	инд.	β	+		+
Trachelomonas curta A.M. Cunha	л.	косм.			β		+	+
Trachelomonas cylindrica Ehrenb.	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	+
Trachelomonascylindrica var. *decollata* Playf.	л.						+	
Trachelomonas dubia Svirenko emend. Deflandre	л.	косм.	инд.		β			+
Trachelomonas granulosa Playfair.	л.				β		+	+
Trachelomonas hexangulata Svirenko	пл.-б.				β	+		
Trachelomonas hispida (Perty) emend. Deflandre var. *hispida*	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Trachelomonashispida var *coronata* Lemmerm.	л.					+		+
Trachelomonas hispida var. *crenulatocollis* (Maskell) Lemmerm.	л.	косм.	инд.	инд.			+	+
Trachelomonas hispida var. *granulata* Playfair	л.	косм.	инд.	инд.			+	
Trachelomonas hispida var. *micropunctata* Lemmerm.	л.	косм.	инд.	инд.			+	
Trachelomonas intermedia Dang. f. *intermedia*	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β		+	+
Trachelomonas intermedia f. *papillifera* (Popova) Popova	пл.		инд.	инд.			+	
Trachelomonas intermedia f. *spinifera* (T.G. Popova) T.G. Popova	пл.	косм.				+	+	
Trachelomonas lacustris Drezep.	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	+
Trachelomonas lacustris var. *ovalis* Drezep.	л.	косм.	гб.	ац.				+
Trachelomonas lefevrei Deflandre	пл.		инд.	инд.	β		+	
Trachelomonas lemmermanni Wolosz.	пл.					+		
Trachelomonas oblonga Lemmerm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Trachelomonas oblonga var. punctata Lemmerm.	л.	косм.					+	
Trachelomonas ornata Skvortzov	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+		+
Trachelomonas planctonica Svirenko f. *planctonica*	пл.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Trachelomonas planctonica f. *ornata* (Skvortzov) Popova	пл.	косм.	гб.	ац.			+	
Trachelomonas rugulosa F. Stein	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	+
Trachelomonas scabra Playfair	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	+
Trachelomonas scabra var. *borealis* Safonova	пл.-б.		инд.	инд.			+	
Trachelomonas similis Stokes	л.	косм.	инд.		β		+	+
Trachelomonas superba Svirenko emend. Deflandre	пл.	косм.	гб.		β-о	+	+	+
Trachelomonas stokesii Drezepolski	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Trachelomonas verrucosa A.Stokes	л.	косм.	инд.		β	+		+
Trachelomonas volvocina var. *derephora* W.Conrad	пл.						+	
Trachelomonas volvocina var. *coronata* Drezep.	л.							+
Trachelomonas volvocina var. *punctata* Playfair	пл.-б.	косм.	инд.	инд.			+	
Trachelomonas volvocina Ehrenb. var. *volvocina*	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	+
Trachelomonas volvocina var. *subglobosa* Lemmerm.	л.	косм.	инд.		о-β			+
Trachelomonas volvocinopsis Svirenko	пл.	косм.	инд.	инд.	о	+	+	+
Trachelomonas woycickii Koczw.	пл.					+		+
Trachelomonas woycickii f. *pusilla* (Drezep.) T.G. Popova	пл.					+		+
Порядок *Peranematales*								
Entosiphon *sulcatus* (Dujardin) Stein	пл.			ац.			+	
ОТДЕЛ *DINOPHYTA*								

	1	2	3	4	5	6	7	8
Класс *Dinophyceae*								
Порядок *Suessiales*								
Borghiella *tenuissima* (Lauterborn) Moestrup, Hansen et Daugberg [*Woloszynskia tenuissima* (Lauterborn) R.H.Thompson]	пл.		инд.	инд.	β-о	+		
Порядок *Phytodiniales*								
Cystodinium *phaseolus* Pascher	л.		гб.			+		
Порядок *Gymnodiniales*								
Gymnodinium *austriacum* J.Schiller	пл.					+		
Gymnodinium fuscum (Ehrenb.) Stein	л.	косм.	гб.	ац.	о	+		+
Gymnodinium paradoxum A.J.Schill.	пл.					+		+
Gymnodinium simile Skuja	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Nusuttodinium *aeruginosum* (F.Stein) Y.Takano & T.Horiguchi [*Gymnodinium aeruginosum* F.Stein]	пл.	косм.	инд.		о-β		+	
Порядок *Tovelliales*								
Kolkwitziella *acuta* (Apstein) Elbrächter [*Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz]	пл.	косм.	гл.	ал.		+		
Порядок *Peridiniales*								
Apocalathium *aciculiferum* (Lemmerm.) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup et Calado [*Peridinium aciculiferum* Lemmerm.]	пл.	косм.	гл.	инд.	о-β	+		
Glenodiniopsis *steinii* Wolosz. [*Sphaerodinium cinctum* (Ehrenb.) Wolosz.]	пл.	косм.	инд.		о			+
Glenodinium *pulvisculus* (Ehrenb.) F. Stein	пл.	косм.	ог.	инд.			+	
Naiadinium *polonicum* (Wolosz.) Carty [*Glenodinium gymnodinium* Penard]	пл.					+		
Parvodinium *umbonatum* (F. Stein) Carty [*Peridinium umbonatum* F. Stein]	пл.	косм.	инд.	инд.	о	+		
Peridiniopsis *polonicum* (Wolosz.) Bourr.	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	
Peridiniopsis quadridens (F. Stein) Bourr.	пл.	косм.	ог.	инд.	β-α	+	+	+
Peridinium *bipes* F.Stein	пл.	косм.	ог.		о-β	+	+	+
Peridinium cinctum (O. Müll.) Ehrenb.	пл.	косм.	инд.		о-β	+	+	+
Unruhdinium *kevei* [Grigorszky et F.Vasas] Gottschling [*Peridiniopsis kevei* Grigorszky et F.Vasas]	пл.					+	+	+
Порядок *Gonyaulacales*								
Ceratium *hirundinella* (O. Müll.) Duj.	пл.	косм.	инд.	инд.	о	+	+	
ОТДЕЛ *CRYPTOPHYTA*								
Класс *Cryptophyceae*								
Порядок *Cryptomonadales*								
Chroomonas *breviciliata* Nygaard	пл.						+	
Chroomonas coerulea (Geitler) Skuja	пл.		гб.	ац.			+	
Cryptomonas *borealis* Skuja	пл.		гб.				+	
Cryptomonas curvata Ehrenb.	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	
Cryptomonas cf. *splendida* Czosn.	пл.	косм.	инд.		о			+
Cryptomonas obovata Skuja	л.	бор.	инд.		о	+	+	
Cryptomonas obovoidea Pascher	пл.					+	+	
Cryptomonas erosa Ehrenb.	л.	косм.	гл.	инд.	α	+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Cryptomonas marssonii Skuja	пл.	косм.	инд.		o-β	+	+	
Cryptomonas meshchyorana Gusev, Kulizin & Martynenko	пл.					+		
Cryptomonas ovata Ehrenb.	пл.	косм.	инд.	инд.	α	+	+	+
Cryptomonas phaseolus Skuja	пл.						+	
Cryptomonas reflexa (M. Marsson) Skuja	пл.	косм.	ог.		o-β	+	+	
*Cryptomonas tetrapyrenoidosa*Skuja	пл.					+	+	
Komma *caudata (Geitler)* D.R.A.Hill [*Chroomonas acuta* Utermöhl]	пл.	косм.	инд.		β-α	+	+	
ОТДЕЛ *OCHROPHYTA*								
Класс *Chrysophyceae*								
Порядок *Chromulinales*								
Chromulina sp.						+	+	+
Chrysococcus *cordiformis* Naum.	пл.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	
Chrysococcus punctiformis Pascher	пл.		инд.	инд.	o-β	+		+
Chrysococcus biporus Skuja	л.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	+
Chrysococcus bisetus J. Schiller	пл.	косм.				+		
Chrysococcus rufescens G. A. Klebs	пл.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	+
Chrysococcus rufescens var. compressa Skuja	пл.		инд.			+		
Chrysococcus triporus Matv.	пл.		инд.	инд.	o-β	+	+	+
Chrysococcus granulatus Hortob.	л.						+	
Dinobryon *divergens* O.E.Imhof	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Dinobryon elegans Reverdin	пл.						+	
Dinobryon korshikovii Matv. ex D.Kapustin [*Dinobryon elegans* Korshikov]	пл.					+	+	+
Dinobryon sociale (Ehrenb.) Ehrenb.	пл.	косм.	инд.		o		+	
Dinobryon spirale Iwanoff	пл.	косм.	инд.		o		+	
Dinobryon suecicum var. *longispinum* Lemmerm.	пл.					+	+	
Dinobryon suecicum Lemmerm.	пл.	бор.	инд.		o		+	+
Dinobryon bavaricum O.E. Imhof	пл.	бор.	инд.		o	+	+	+
Dinobryon sertularia Ehrenb. var. *sertularia*	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Kephyrion *ampulla* (Skuja) Bourrelly	пл.						+	
Kephyrion amphorula Conrad	пл.						+	+
Kephyrion boreale Skuja	пл.		инд.		o		+	
Kephyrion cf. *densatum* (Schmid) Bourr.	л.					+	+	
Kephyrion cf. *laticollis* (Conrad) Bourr. [*Stenocalyx laticollis* Conrad]	пл.		инд.			+		
Kephyrion cordatum (D.K. Hilliard) Starmach	пл.					+	+	
Kephyrion francevii Guseva	пл.		инд.			+	+	
Kephyrion inconstans (Gerlinde Schmid) Bourrelly	пл.		инд.		β		+	
Kephyrion cf. *laticollis* (Conrad) Bourr. [*Stenocalyx laticollis* Conrad]	пл.		инд.				+	
Kephyrion moniliferum (Schmid) Bourr. [*Stenocalyx monilifera* Schmid]	пл.		инд.		o-β	+	+	
Kephyrion parvulum (G.Schmid) Bourr.	пл.						+	
Kephyrion rubri-claustri Conrad	пл.	бор.	инд.		o	+	+	
Kephyrion spirale (Lackey) Conrad	пл.	бор.	инд.		β	+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Pseudokephyrion *conicum* Schiller [*Pseudokephyrion schilleri* Conrad]	пл.					+	+	
Pseudokephyrion undulatissimum Scherff.	л.		гб.		o	+	+	
Pseudokephyrion undulatum (G.A.Klebs) Pascher	л.						+	
Pseudokephyrion entzii W.Conrad	пл.				o-β		+	
Uroglena *europaea* (Pascher) Skuja	пл.				o-β			+
Uroglena volvox Ehrenb.	л.	бор.	ог.		β			+
Порядок *Synurales*								
Mallomonas *akrokomos* Ruttner	пл.	косм.	инд.	ац.	o	+	+	
*Mallomonas acaroides*Zacharias	пл.	косм.				+		
Mallomonas annulata (Bradley) Harris	пл.					+		
Mallomonas alata Asmund, Cronberg et Dürrschmidt	пл.					+		
Mallomonas allorgei (Deflande) Conrad	пл.					+		
Mallomonas asmundiae(Wujek & van der Veer) Nicholls	пл.	косм.				+		
Mallomonas denticulata Matvienko	пл.	косм.	инд.			+		
Mallomonas calceolus Bradley	пл.					+		
Mallomonas caudata Ivanov emend. Krieger	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Mallomonas costata Dürrschm.	пл.					+		
Mallomonas crassisquama (Asmund) Fott var. *crassisquama*	пл.					+		
*Mallomonas cratis*K.Harris & D.E.Bradley	пл.	косм.				+		
Mallomonas elongata Reverdin	пл.	косм.				+		
Mallomonas heterospina Lund	пл.					+		
Mallomonas jubata Němcová, Kreidlová, Pusztai & Neustupa	пл.					+		
Mallomonas mangofera Harris et Bradley	пл.					+		
Mallomonas multiunca Asmund	пл.					+		
Mallomonas munda (Asmund, Cronberg & Dürrschm.) Němcová	пл.					+		
Mallomonas papillosa Harris et Bradley var. *papillosa*	пл.					+		
Mallomonas punctifera Korschikov var. *punctifera*	пл.					+		
Mallomonas retifera Dürrschm.	пл.					+		
Mallomonas striata Asmund *var. striata*	пл.					+		
Mallomonas tonsurata Teiling emend. Krieger	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Mallomomas **s**p.	пл.					+		+
Synura *conopea* Kynčlova et Škaloud	пл.					+		
Synura americana Kynclová & Skaloud	пл.					+		
*Synura curtispina (*J.B.Petersen & J.B.Hansen) Asmund	пл.					+		
Synura echinulata Korschikov	пл.					+		
Synura glabra Korshikov em. Škaloud et Kynčlova in Škaloud	пл.					+		
Synura multidentata (Balonov et Kuzmin) Péterfi et Momeu	пл.					+		
Synura petersenii Korshikov	пл.	гб.			β	+	+	
Synura punctulosa Balonov	пл.					+		
Synura spinosa Korshikov f. *spinosa*	пл.					+		
Synura spinosa f. *longispina* Petersen et Hansen	пл.					+		

	1	2	3	4	5	6	7	8
Synura truttae(Siver) Skaloud & Kynclová	пл.					+		
Synura uvella Ehrenb. emend. Korschikov	пл.	косм.	инд.	ац.	β	+	+	
Synura sp.	пл.					+		+
Порядок *Paraphysomonadales*								
Chrysosphaerella *brevispina* Korschikov	пл.						+	
Chrysosphaerella longispina Lauterborn	пл.	косм.			о-β	+		
Lepidochromonas *poteriophora* (Moestrup & Kristiansen) D.Kapustin & Guiry	пл.					+		
Класс *Raphidophyceae*								
Порядок *Chattonellales*								
Gonyostomum *semen* (Ehrenb.) Diesing	л.		ац.		о	+	+	
Класс *Xanthophyceae*								
Порядок *Mischococcales*								
Centritractus *africanus* F.E. Fritsch et M.F. Rich	пл.	косм.	гб.	ац.		+	+	
Centritractus belonophorus Lemmerm.	пл.	косм.	ог.	инд.	о-β	+	+	
Centritractus globulosus Pascher	пл.					+	+	
Characiopsis *sphagnicola* Pascher	эп.		гб.	ац.			+	
Ophiocytium *arbuscula* (A.Braun ex Kützing) Sande Lacoste & Suringar	обр.-б.	косм.	ог.	ал.	о		+	
Ophiocytium cochleare (Eichwald) A. Braun	пл.	косм.	ог.	инд.	о-β	+		
Ophiocytium gracillimum Borzì	пл.	гб.				+		
Ophiocytium lagerheimii Lemm.	пл.	косм.	ог.			+		
Ophiocytium sp.	пл.							+
Ophiocytium capitatum Wolle	пл.	косм.	инд.		о	+	+	+
Pseudogoniochloris *tripus* (Pascher) L.Krienitz, E.Hegewald, O.L.Reymond & T.Peschke [*Goniochloris smithii* (Bourrelly) Fott]	л.	косм.	ог.		о-β		+	
Pseudopolyedriopsis *skujae* Hollerb.	пл.						+	
Порядок *Tribonematales*								
Tribonema *aequale* Pascher	пл.	косм.	инд.				+	
Tribonema affine (Kütz.) G.S.West	пл.-б.	косм.	гб.	ац.	о		+	
Tribonema vulgare Pascher	пл.-обр.-б.	косм.	инд.		о-β	+	+	
Класс *Eustigmatophyceae*								
Порядок *Goniochloridales*								
Goniochloris *parvula* Pascher	л.						+	+
Goniochloris pulchra Pascher	л.	косм.	гб.	ац			+	
Goniochloris spinosa Pascher	л.		гб.	ац.	β		+	
Goniochloris fallax Fott	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	
Goniochloris mutica (A. Br.) Fott	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	
Tetraëdriella *spinigera* Skuja	л.						+	
ОТДЕЛ *BACILLARIOPHYTA*								
Класс *Mediophyceae*								
Порядок *Stephanodiscales*								
Cyclostephanos *dubius* (Hust.) Round	пл.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	
Cyclostephanos invisitatus (M.H.Hohn et Hellermann) Theriot, Stoermer et Håk. [*Stephanodiscus*	пл.	косм.	инд.	ал.		+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8
invisitatus M.H.Hohn et Hellermann]								
Cyclotella *atomus* Hust. var. *atomus*	пл.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	
Cyclotella atomus var. *gracilis* Genkal & Kiss						+	+	
Cyclotella distinguenda Hust.						+		
Cyclotella meduanae H.Germain						+	+	
Cyclotella meneghiniana Kütz. [*Cyclotella kutzingiana* var. *meneghiniana* (Kütz.) Brun]	пл.	косм.	гл.	ал.	α-β	+	+	+
Cyclotella sp.	пл.						+	
Discostella *stelligera* (Cleve et Grunow) Houk et Klee [*Cyclotella stelligera* (Cleve et Grunow) Van Heurck]	пл.	косм.	инд.	ал.	о-β	+	+	+
Discostella pseudostelligera (Hust.Houk & Klee						+	+	
Pantocsekiella *kuetzingiana* (Thwaites) K.T.Kiss & E.Ács [*Cyclotella kuetzingiana* Thwaites]	пл.	косм.			о		+	
Stephanodiscus *binderanus* (Kütz.) H. Krieger	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Stephanodiscus *delicatus* Genkal						+	+	
Stephanodiscus hantzschii Grunow	пл.	косм.	инд.	ал.	α-ρ	+	+	+
Stephanodiscus lacustris Klee & Houk							+	
Stephanodiscus makarovae Genkal	пл.					+	+	
Stephanodiscus triporus Genkal et Kuzmin	пл.					+	+	
Stephanodiscus minutulus (Kütz.) Cleve et J.D. Möller	пл.	бор.	гл.	ал.	α	+	+	
Stephanodiscus neoastraea Håk. et B. Hickel [*Stephanodiscus agassizensis* Håk. et Kling]	пл.	косм.	инд.	ал.	о-β	+	+	
Stephanodiscus sp.	пл.						+	
Порядок *Thalassiosirales*								
Conticribra *guillardii* (Hasle) K. Stachura-Suchoples et D.M. Williams [*Thalassiosira guillardii* Hasle]	пл.	бор.	гл.	ал.		+		
Skeletonema *subsalsum* (A. Cleve) Bethge	пл.	косм.	инд.			+	+	+
Thalassiosira *bramaputrae* (Ehrenb.) Håkansson & Locker	пл.	косм.	гл.	ал.	β		+	
Thalassiosira incerta I.V. Makarova	пл.	бор.	ог.			+		
Thalassiosira faurii (Gasse) Hasle						+	+	
Thalassiosira lacustris (Grunow) G.R.Hasle						+	+	
Thalassiosira pseudonana Hasle et Heimdal	пл.	косм.	мг.	инд.	α	+		
Порядок *Chaetocerotales*								
Acanthoceras *zachariasi* (Brun) Simonsen	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β		+	
Класс *Coscinodiscophyceae*								
Порядок *Melosirales*								
Melosira *varians* C. Agardh	пл.-б.	косм.	гл.	ал.	β	+	+	+
Порядок *Aulacoseirales*								
Aulacoseira *alpigena* (Grunow) Krammer	пл.	с-а.	инд.	ал.	о		+	
Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen	пл.	косм.	инд.	ал.	о-β	+	+	
Aulacoseira distans (Ehrenb.) Simonsen	пл.-б.	косм.	гб.	ац.	о	+	+	+
Aulacoseira granulata (Ehrenb.) Simonsen	пл.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Aulacoseira islandica (O. Müll.) Simonsen	пл.	с-а.	инд.	инд.	о-β	+	+	
Aulacoseira italica (Ehrenb.) Simonsen	пл.-б.	с-а.	инд.	инд.	о-β	+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Aulacoseira pusilla (F.Meister) A.Tuji & A.Houki						+	+	
Порядок *Coscinodiscales*								
Actinocyclus *normanii* (W. Greg. ex Grev.) Hust.	пл.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	
Порядок *Paraliales*								
Ellerbeckia *arenaria* (D.Moore ex Ralfs) Dorofeyuk & Kulikovskiy	пл.						+	
Порядок *Rhizosoleniales*								
Urosolenia *longiseta* (O.Zacharias) Edlund & Stoermer [*Rhizosolenia longiseta* O.Zacharias]	пл.	косм.	инд.	ал.	о		+	
Класс *Bacillariophyceae*								
Порядок *Fragilariales*								
Belonastrum *berolinense* (Lemmerm.) Round & Maidana [*Synedra berolinensis* Lemmerm.]	пл.	косм.	инд.	ал.	β		+	
Fragilaria *capucina* Desm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Fragilaria rumpens (Kütz.) G.W.F. Carlson [*Synedra rumpens* Kütz.]	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	о-β			+
Fragilaria vaucheriae (Kütz.) J.B. Petersen [*Synedra vaucheriae* Kütz.]	обр.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	
Fragilaria crotonensis Kitton	пл.	косм.	гл.	ал.	β-о	+	+	
Fragilaria sp.							+	
Fragilariforma *mesolepta* (Hustedt) Kharitonov [*Fragilaria virescens* f. *mesolepta* (Rabenhorst) A.Cleve]	обр.						+	
Fragilariforma bicapitata (A.Mayer) D.M.Williams & Round [Fragilaria bicapitata A.Mayer]						+		
Odontidium *anceps* (Ehrenb.) Ralfs [*Diatoma anceps* (Ehrenb.) Kirchn.]	пл.-б.	косм.	гб.	инд.	о			+
Opephora *mutabilis* Sabbe et Wyverman [*Opephora olsenii* M.Møller]	б.	косм.	гл.	ал.	β	+	+	+
Staurosira *binodis* (Ehrenb.) Lange-Bertalot [*Fragilaria construens* f. *binodis* (Ehrenb.) Hustedt]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	о		+	
Staurosira construens Ehrenb. [*Fragilaria construens* (Ehrenb.) Grun. f. *construens*]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	о-β	+	+	+
Staurosira inflata (Heiden) A.Rusanov, Ács, E.Morales & Ector [*Fragilaria heidenii* Østrup]	пл.	косм.	гл.	ал.			+	
Staurosira leptostauron (Ehrenb.) Kulikovskiy et Genkal [*Fragilaria*. *leptostauron* var. *leptostauron* (Ehrenb.) Hust.]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	о	+		
Staurosira venter (Ehrenb.) Cleve et J.D.Möller [*Staurosira construens* var. *venter* (Ehrenb.) Bukht.]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Staurosirella *pinnata* (Ehrenb.) D.M.Williams et Round [*Fragilaria pinnata* Ehrenb. var. *pinnata*]	пл.-обр.-б.	косм.	гл.	ал.	о	+	+	+
Pseudostaurosira *parasitica* (W. Sm.) E. Morales [*Fragilaria parasitica* (W.Sm.) Heiberg]	пл.-б.		инд.	ал.		+		
Pseudostaurosira brevistriata (Grunow) D.M. Williams et Round [*Fragilaria brevistriata* Grunow]	пл.	косм.	инд.	ал.	о	+		
Порядок *Licmophorales*								

	1	2	3	4	5	6	7	8
Ctenophora *pulchella* (Ralfs ex Kütz.) D.M. Williams et Round [*Synedra pulchella* (Ralfs) Kütz.]	пл.-обр.-эп.	косм.	мг.	ал.	α	+		
Tabularia *tabulata* (C.Agardh) P.J.M. Snoeijs [*Synedra tabulata* (C. Agardh) Kütz.]	обр.-пл.	косм.	мг.	ал.	β-α	+	+	+
Ulnaria *capitata* (Ehrenb.) Compère [*Synedra capitata* Ehrenb.]	л.	косм.	инд.	ал.	o	+		
Ulnaria danica (Kütz.) Compère et Bukht. [*Synedra ulna* var. *danica* Kütz.]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Ulnaria oxyrhynchus (Kütz.) Aboal [*Synedra ulna* var. *oxyrhynchus* (Kütz.) Van Heurck]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	α	+		
Ulnaria acus (Kütz.) Aboal [*Synedra acus* Kütz. var. *acus*]	пл.	косм.	инд.	ал.	o-β	+	+	+
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère [*Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehrenb. var. *ulna*]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Порядок *Tabellariales*								
Asterionella *formosa* Hassall [*Asterionella formosa* var. *gracillima* (Hatzsch) Grunow]	пл.	косм.	инд.	ал.	o-β	+	+	+
Diatoma *tenuis* C. Agardh [*Diatoma elongatum* var. *tenuis* (C.Agardh) Patrick]	пл.-б.-эп.	косм.	гл.	ал.	o-β	+		+
Diatoma vulgaris Bory	обр.-пл.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Meridion *circulare* (Grev.) C. Agardh	обр.-пл.	косм.	гб.	ац.	c	+	+	+
Meridion constrictum Ralfs [*Meridion circulare* var. *constrictum* (Ralfs) van Heurck]	обр.-пл.	косм.	гб.	ац.		+	+	+
Tabellaria *fenestrata* (Lyngb.) Kütz	пл.-обр.-б.	косм.	гб.	ац.	β	+	+	+
Tabellaria flocculosa (Roth) Kütz.	пл.-обр.-б.	косм.	гб.	ац.	o	+	+	+
Порядок *Eunotiales*								
Eunotia *bidens* Ehrenb. [*Eunotia praerupta* var. *bidens* (W.Sm.) Grunow]	пл.-б.	бор.	гб.	ац.	o	+		+
Eunotia bigibba Kütz. [*Eunotia praerupta* var. *bigibba* (Kütz.) Grunow]	пл.-б.	с-а.	гб.	ац.	o			+
Eunotia biconstricta (Grunow) Lange-Bert.						+		+
Eunotia bilunaris (Ehrenb.) Schaarschmidt [*Eunotia lunaris* (Ehrenb.) Grunow]	обр.-эп.	косм.	инд.	ац.	o	+	+	+
Eunotia dorofeyukiae Lange-Bert. & Kulikovskiy	л.					+		
Eunotia exigua (Brèb.) Rabenh.	л.	косм.	инд.	ац.	o	+		+
Eunotia faba (Ehrenb.) Grunow	обр.-б.	косм.	гб.	ац.	o		+	+
Eunotia fallax A.Cleve	л.	косм.	гб.	ац.	o	+	+	
Eunotia formica Ehrenb.	л.	косм.	инд.	инд.	o	+		+
Eunotia inflata (Grunow) Norpel-Schempp et Lange-Bert. [*Eunotia praerupta* var. *inflata* Grunow]	пл.-б.	с-а.	гб.	ац.	o	+		
Eunotia groenlandica Nörpel-Schempp & Lange-Bert. [*Eunotia fallax* var. *groenlandica* Lange-Bert. & Nörpel]	л.	косм.	гб.	ац.	o		+	
Eunotia meisteri Hust.	пл.-б.		инд.	ац.	o			+
Eunotia monodon Ehrenb.	л.	косм.	гб.	ац.	o	+		
Eunotia mucophila (Lange-Bert., Nörpel-Schempp et Alles) Lange-Bert. [*Eunotia bilunaris* var. *mucophila* Lange-Bert. et Norpel]	л.	косм.	гб.	ац.	o			+
Eunotia parallela Ehrenb.	л.	бор.	инд.	ац.	o	+		

	1	2	3	4	5	6	7	8
Eunotia pectinalis (Kütz.) Rabenh.	л.	косм.	гб.	ац.	o	+		+
Eunotia pectinalis var. *undulata* (Ralfs.) Rabenh.	л.	косм.	гб.	ац.	β	+		
Eunotia praerupta Ehrenb.	пл.-б.	с-а.	гб.	ац.	o			+
Eunotia praerupta var. *bidens* (Ehrenb.) Grunow	пл.-б.	с-а.	гб.	ац.	o		+	
Eunotia reflexa Hust. ex Proschk.-Lavr.	л.							+
Eunotia sudetica O.Müller	л.	с-а.		ац.	o			+
Eunotia tenella (Grunow) Hust.	л.	с-а.	гб.	ац.	o		+	+
Eunotia tetraodon Ehrenb.	л.					+		
Eunotia veneris (Kütz.) De Toni	л.	с-а.	гб.	ац.	o			+
Eunotia cf. *polydentula* Hust.	л.							+
***Peronia** fibula* (Brébisson ex Kützing) R.Ross							+	
Порядок *Cymbellales*								
***Cymbella** aspera* (Ehrenb.) Cleve	обр.-б.	косм.	инд.	ал.	o	+	+	
Cymbella cistula (Ehrenb.) Kirchn.	обр.	косм.	инд.	ал.	o-β	+	+	+
Cymbella helvetica Kütz.	л.	косм.	инд.	ал.	o	+		
Cymbella lanceolata C.Agardh	обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Cymbella parva (W.Sm.) Kirchn.	обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Cymbella tumida (Brèb.) Van Heurck	обр.	с-т.	ог.	ал.	β-α	+	+	
***Cymbopleura** amphicephala* (Nägeli ex Kütz.) Krammer [*Cymbella amphicephala* Nägeli ex Kütz.]	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	o			+
Cymbopleura apiculata Krammer	обр.					+		
Cymbopleura cuspidata (Kütz.) Krammer [*Cymbella cuspidata* Kütz.]	обр.	косм.	инд.	инд.	o	+	+	
Cymbopleura inaequalis (Ehrenb.) Krammer						+		
Cymbopleura naviculiformis (Auerswald ex Heiberg) Krammer [*Cymbella naviculiformis* Auercwald]	обр.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	+
Cymbopleura neoheteropleura Krammer [*Cymbella heteropleura* Ehrenb.]	обр.					+		+
***Encyonema** elginense* (Krammer) D.G.Mann	обр.	с-а.	инд.		β		+	
Encyonema silesiacum (Bleisch) D.G. Mann [*Cymbella silesiaca* Bleisch]	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	α	+	+	+
Encyonema ventricosum (C.Agardh) Grunow						+		
***Gomphonema** acuminatum* Ehrenb.	обр.-эп.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Gomphonema angustatum (Kütz.) Rabenh.	обр.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Gomphonema augur Ehrenb.	обр.-эп.	с-а.	инд.		β	+	+	
Gomphonema clavatulum E.Reichardt	л.	косм.	инд.	инд.	o		+	
Gomphonema gracile Ehrenb.	обр.	косм.	инд.	инд.	o		+	
Gomphonema olivaceum (Hornem.) Brèb.	обр.-эп.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Gomphonema parvulum (Kütz.) Kütz.	обр.-эп.	косм.	гл.	инд.	β	+	+	+
Gomphonema truncatum Ehrenb.	обр.-эп.	бор.	инд.	ал.	β	+	+	+
***Navigeia** decussis* (Østrup) Bukhtiyarova [*Geissleria decussis* (Østrup) Lange-Bert. et Metzeltin]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	o-β	+		
***Paraplaconeis** minor* (Grunow) Lange-Bert.	л.					+		
Paraplaconeis placentula (Ehrenb.) Kulikovskiy et Lange-Bert. [*Navicula placentula* (Ehrenb.) Kütz. f. *placentula*]	б.					+	+	+
***Placoneis** clementis* (Grunow) E.J.Cox [*Navicula clementis* Grunow]	б.		гл.	ал.	o-β		+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Placoneis elginensis (W.Greg.) E.J.Cox [*Navicula dicephala* var. *elginensis* (W. Greg.) Grunow]	б.	косм.	инд.	ал.	о-β	+		+
Placoneis exigua (W.Greg.) Mereschk.	б.	косм.	инд.	ал.	о-β	+	+	
Placoneis explanata (Hustedt) A.Mamaya	б.					+		
Placoneis gastrum (Ehrenb.) Mereschk. [*Navicula gastrum* (Ehrenb.) Kütz.]	б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	
Placoneis latiuscula (Grownow) Kulikovskiy & Genkal	б.					+		
Placoneis nanoclementis Lange-Bertalot & Wojtal	б.					+		
Rhoicosphenia *abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bert.	обр.	косм.	гл.	ал.	β	+	+	
Порядок *Mastogloiales*								
Achnanthes *inflata* (Kütz.) Grunow	обр.-пл.	косм.	инд.			+	+	+
Aneumastus *balticus* Lange-Bertalot							+	
Порядок *Cocconeidales*								
Achnanthidium *minutissimum* (Kütz.) Czarn. [*Achnanthes minutissima* Kütz. var. *minutissima*]	обр.-эп.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Cocconeis *pediculus* Ehrenb.	обр.-эп.	косм.	гл.	ал.	β-о	+	+	
Cocconeisplacentula var. *rouxii* (Hérib. et Brunnth.) Cleve	обр.					+	+	
Cocconeis placentula Ehrenb.	обр.-эп.	бор.	инд.	ал.	о-β	+	+	+
Cocconeis placentula var. *euglypta* (Ehrenb.) Grunow	обр.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Cocconeis placentula var. *intermedia* (Perag. et Hérib.) Cleve	обр.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Cocconeis scutellum Ehrenb.	обр.-эп.	косм.	мг.	ал.		+	+	
Lemnicola *exigua* (Grunow) Kulikovskiy, A. Witkowski et Plinski [*Achnanthes exigua* Grunow]	обр.	косм.	инд.	ал.	β		+	+
Planothidium *dubium* (Grunow) Round & Bukhtiyarova	обр.						+	
Planothidium delicatulum (Kütz.) Round et Bukht. [*Achnanthes delicatula* (Kütz.) Grunow]	обр.	косм.	мг.	ал.		+	+	+
Planothidium ellipticum (Cleve) M.B.Edlund [*Achnanthes lanceolata* var. *elliptica* Cleve]	обр.-пл.	с-а.	инд.	ал.	α	+		
Planothidium frequentissimum (Lange-Bert.) Lange-Bert. [*Achnanthes lanceolata* var. *minuta* (Skvortsov) Sheshukova]	обр.-пл.	косм.	инд.	ал.	α-р	+	+	
Planothidium haukianum (Grunow) Round et Bukht.	обр.					+		
Planothidium haynaldii (Schaarschmidt) Lange-Bert. [*Achnanthes haynaldii* Schaarschmidt]	обр.					+	+	
Planothidium lanceolatum (Brèb. ex Kütz.) Lange-Bert. [*Achnanthes lanceolata* (Brèb.) Grunow var. *lanceolata* f. *lanceolata*]	пл.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	+
Planothidium reichardtii Lange-Bertalot & Werum	пл.					+	+	
Planothidium rostratum (Østrup) Lange-Bert. [*Achnanthes lanceolata* subsp. *rostrata* (Østrup) Lange-Bert.]	обр.-эп.	косм.	инд.	ал.	α	+	+	+
Planothidium rostratoholarcticum Lange-Bertalot & Bak						+		
Skabitschewskia *peragalloi* (Brun et Héribaud) Kuliskovskiy et Lange-Bert. [*Planothidium peragalii* (Brun et Héribaud)]	обр.	бор.	гб.	инд.	β	+	+	
Порядок *Rhopalodiales*								
Epithemia *adnata* (Kütz.) Brèb.	обр.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Epithemia argus (Ehrenb.) Kütz.	пл.-л.	косм.	инд.	ал.	о	+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Epithemia argus var. *alpestris* (W.Sm.) Grunow	пл.-л.	косм.	инд.	ал.	o	+	+	
Epithemia gibba (Ehrenb.) Kütz. [*Rhopalodia gibba* (Ehrenb.) O. Müll.]	обр.	косм.	инд.		o	+	+	
Epithemia sorex Kützing	л.	косм.	инд.	ал.	β		+	
Epithemia turgida (Ehrenb.) Kütz.	обр.	косм.	гл.		o-β	+	+	
Порядок *Naviculales*								
Caloneis *amphisbaena* (Bory) Cleve	б.	косм.	гл.	ал.	β-α	+	+	
Caloneis bacillum (Grunow) Cleve	б.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Caloneis bottnica Cleve	б.						+	
Caloneis cf. *holarctica* Kulikovskiy, Lange-Bert. & A.Witkowski						+		
Caloneis minuta (Grunow) T.Ohtsuja & Y.Fujita							+	
Caloneis silicula (Ehrenb.) Cleve [*Caloneis silicula* var. *gibberula* (Kütz.) Grunow]	л.	косм.	инд.	ал.	o-β	+		+
Caloneis silicula var. *elliptica* Mayer							+	
Caloneis sublinearis McCall	б.	косм.	гб.			+		
Cosmioneis *pusilla* (W.Sm.) D.G.Mann et A.J.Stickle [*Navicula pusilla* W.Sm.]	б.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Craticula *cuspidata* (Kütz.) D.G.Mann [*Navicula cuspidata* (Kütz.) Kütz. var. *cuspidata*]	л.	косм.	инд.	ал.	α	+	+	+
Diploneis *elliptica* (Kütz.) Cleve	б.	косм.	инд.	ал.	o	+	+	+
Diploneis ovalis (Hilse) Cleve	б.	косм.	инд.	ал.	o	+	+	
Fallacia *tenera* (Hust.) D.G.Mann						+		
Gyrosigma *acuminatum* (Kütz.) Rabenh.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Gyrosigma acuminatum var. *lacustre* (W.Sm.) F. Meister	б.	косм.	инд.	ал.		+		
Gyrosigma attenuatum (Kütz.) Rabenh.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Hippodonta *capitata* (Ehrenb.) Lange-Bert.,Mezeltin et A. Witkowski [*Navicula capitata* Ehrenb. var. *capitata*, *Navicula hungarica* var. *capitata* (Ehrenb.) Cleve]	л.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	+
Hippodonta costulata (Grunow) Lange-Bert., Metzeltin et A.Witkowski	б.	косм.	гл.	ал.	o-β	+		
Hippodonta hungarica (Grunow) Lange-Bert., Metzeltin et A. Witkowski [*Navicula capitata* var. *hungarica* (Grunow) Ross]	л.	косм.	инд.	ал.	β	+		+
Lacustriella *lacustris* (W.Greg.) Lange-Bert. et Kulikovskiy [*Navicula lacustris* W.Greg., *Cavinula lacustris* (W.Greg.) D.G.Mann et Stickle]	б.	косм.	гб.	инд.	o			+
Luticola *acidoclinata* Lange-Bertalot	обр.					+		
Luticola mutica (Kütz.) D.G. Mann [*Navicula mutica* Kütz. var. *mutica*]	обр.	косм.	гл.	инд.	α	+	+	+
Navicula *associata* Lange-Bert.	б.						+	
Navicula cari Ehrenb.	обр.	косм.	инд.	ал.	β-α		+	
Navicula capitatoradiata H.Germain ex Gasse	л.	косм.	инд.	ал.	β-α		+	
Navicula concentrica Bailey	б.						+	
Navicula cryptocephala Kütz.	б.-пл.	косм.	инд.	ал.	α	+	+	+
Navicula cryptocephala var. *lata* Poretzky et Anissimowa	б.	косм.	инд.				+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Navicula cryptotenella Lange-Bert.	б.	косм.	инд.	ал.	β		+	
Navicula gregaria Donkin	б.	косм.	мг.	ал.	β-α		+	
Navicula heufleri Grunow [*Navicula cincta* var. *heufleri* (Grunow) Grunow]	б.	косм.	гл.	ал.	β-α		+	
Navicula lanceolata Ehrenb.	обр.-б.	косм.	гл.	ал.	α		+	+
Navicula lanceolata var. *tenella* A. Schmidt	б.						+	
Navicula menisculus Schumann	б.	косм.	инд.	ал.	β-α		+	
Navicula peregrina (Ehrenb.) Kütz.	б.	косм.	мг.	ал.			+	
Navicula peregrina var. *hankensis* Skvortzov	б.					+		
Navicula peregrina var. *lanceolata* Skvortzov	б.						+	
Navicula platystoma Ehrenb.	б.	косм.	инд.				+	
Navicula radiosa Kütz.	б.	бор.	инд.	инд.	β	+	+	+
Navicula rostellata Kütz.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Navicula rhynchocephala Kütz.	л.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	
Navicula schroeteri F.Meister	б.					+		
Navicula slesvicensis Grunow	л.	косм.	гл.	ал.	β		+	
Navicula tripunctata (O.F.Müller) Bory [*Navicula gracilis* Ehrenb.]	б.	косм.	гл.	инд.			+	
Navicula upsaliensis (Grunow) M.Peragallo	б.						+	
Navicula viridula (Kütz.) Ehrenb.	обр.-б.	косм.	инд.	ал.	α		+	
Neidium *affine* (Ehrenb.) Pfitzer	б.	косм.	инд.	инд.	о	+		+
Neidium bisulcatum (Lagerstedt) Cleve	б.					+		
Neidium continentale Kulikovskiy, Lange-Bert. & A.Witkowski	б.					+		
Neidium dubium (Ehrenb.) Cleve	б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	+
Neidium productum (W.Sm.) Cleve	б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	
Neidium rostratum Q.Liu, Q.X.Wang & Kociolek	б.					+		
Pinnularia *brauniana* (Grunow) Studnicka	б.	косм.	гб.	ац.	о	+		
Pinnularia borealis Ehrenb.	б.	с-а.	инд.	инд.	о-β	+		
Pinnularia divergens W.Sm.	л.	косм.	гб.	инд.	о	+	+	+
Pinnularia gibba (Ehrenb.) Ehrenb.	б.	косм.	инд.	ац.	о	+	+	+
Pinnularia hemiptera (Kütz.) Rabenh.	б.					+		
Pinnularia interrupta W. Sm. [*Pinnularia mesolepta* (Ehrenb.) W. Sm.]	б.	косм.	инд.	ац.	о-β	+		+
Pinnularia intermedia (Lagerstedt) Cleve	б.	косм.	гб.	инд.	о		+	
Pinnularia macilenta Ehrenb.	б.					+	+	+
Pinnularia major (Kütz.) Rabenh.	б.	косм.	инд.	инд.	о	+		+
Pinnularia marchica I.Schönfelder	б.					+		
Pinnularia microstauron (Ehrenb.) Cleve	б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	+
Pinnularia nobilis (Ehrenb.) Ehrenb.	б.	косм.	гб.	ац.	о	+		
Pinnularia nodosa (Ehrenb.) W.Sm.	б.						+	+
Pinnularia obscura Krasske	б.						+	
Pinnularia perspicua Krammer	б.						+	
Pinnularia sinistra Krammer	б.					+		
Pinnularia subcapitata W.Gregory	б.	косм.	инд.	ац.	о-β		+	
Pinnularia viridis (Nitzsch) Ehrenb.	б.	косм.	ог.	инд.	β		+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Pinnularia viridiformis Krammer	б.						+	
Plagiotropis *lepidoptera* (W.Greg.) Kuntze	б.					+	+	
Prestauroneis *integra* (W.Smith) Bruder	б.					+		
Sellaphora *bacillum* (Ehrenb.) D.G.Mann	б.					+	+	
Sellaphora insolita (É.Manguin ex Kociolek & B.de Reviers) P.B.Hamilton & D.Antoniades	б.						+	
Sellaphora nyassensis (O.Müller) D.G.Mann [*Navicula pupula* var. *nyassensis* (O.Müller) Lange-Bert.]	б.						+	
Sellaphora pupula (Kützing) Mereschkovsky [*Navicula pupula* Kütz.]	б.	косм.	инд.	инд.	β-α	+	+	
Stauroneis *acuta* W.Sm.	б.	косм.	гб.	инд.	о			+
Stauroneis anceps Ehrenb.	б.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Stauroneis anceps var. *linearis* (Ehrenb.) J.-J.Brun	б.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Stauroneis amphicephala Kütz.	б.					+		
Stauroneis cf. *hyalina Juhlin-Dannfelt*	б.					+		
Stauroneis gracilis Ehrenb.	б.	косм.	инд.	ац.	о		+	+
Stauroneis kriegeri R.M.Patrick	б.					+		
Stauroneis cf. neosiberica Metzeltin & Lange-Bert.	б.					+		
Stauroneis phoenicenteron (Nitzsch) Ehrenb.	б.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Stauroneis prominula (Grunow ex Cleve) Hust.	б.	косм.	инд.	ал.			+	
Stauroneis siberica (Grunow) Lange-Bert. & Krammer	б.					+		
Stauroneis smithii Grunow	б.	косм.	инд.	ал.	β		+	
*Stauroneis subgracilis*Lange-Bert. & K.Krammer	б.					+		
Порядок *Thalassiophysales*								
Amphora *lineolata* Ehrenb.	л.					+		+
Amphora ovalis (Kütz.) Kütz.	л.	косм.	ог.	ал.	о-β	+	+	+
Amphora copulata (Kütz.) Schoeman & R.E.M.Archibald	л.					+		
Amphora gracilis Ehrenb. [*Amphora ovalis* var. *gracilis* (Ehrenb.) van Heurck]	обр.				β-α		+	
Amphora parallelistriata Manguin ex Kociolek & Reviers	л.					+		
Amphora pediculus (Kütz.) Grunow	б.	косм.	инд.	ал.	β-α	+		
Amphora pseudominutissima Levkov						+		
Порядок *Surirellales*								
Cymatopleura *apiculata* W.Sm. [*Cymatopleura solea* var. *apiculata* (W.Sm.) Ralfs]	пл.-обр.-эп.	косм.	инд.	ал.	β-α		+	
Cymatopleura elliptica (Brèb.) W.Sm.	пл.-обр.-эп.	косм.	гл.	ал.	β	+	+	
Entomoneis *ornata* (Bailey) Reimer [*Amphiprora ornata* Bailey]	б.	косм.	инд.	ал.	о-β	+		
Entomoneis pusilla Bosak et Mejdandzic.	б.					+		
Iconella *biseriata* (Brèb.) Ruck et Nakov [*Surirella biseriata* Brèb.]	б.					+	+	
Iconella capronii (Brèb. et Kitton) Ruck et Nakov [*Surirella capronii* Brèb. et Kitton]	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Iconella linearis (W.Sm.) Ruck et Nakov [*Surirella linearis* W.Sm.]	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Iconella tenera (W.Greg.) Ruck et Nakov [*Surirella*	б.	косм.	инд.	ал.	β	+		

	1	2	3	4	5	6	7	8
tenera W.Greg.]								
Surirella *angusta* Kütz.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Surirella barrowcliffia Donkin.	б.					+		
Surirella brebissonii Krammer et Lange-Bert.	б.					+		+
Surirella didyma Kütz.	л.		инд.			+	+	
Surirella elegans Ehrenb.	л.	косм.	инд.	инд.	о	+		+
Surirella grunowii Kulikovskiy, Lange-Bert. et A. Witkovski. [*Surirella linearis* var. *constricta* Grunow]	л.					+		+
Surirella hibernica (W.Smith) D.Kapustin & O.Kryvosheia [*Cymatopleura elliptica* var. *hibernica* (W.Smith) Hustedt]	пл.	косм.	гл.	ал.	β	+		
Surirella lapponica A.Cleve	б.		инд.			+		
Surirella librile (Ehrenb.) Ehrenb. [*Cymatopleura solea* (Brèb.) W. Sm.]	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Surirella minuta Brèb. ex Kütz. [*Surirella ovalis* var. *minuta* (Brèb.) VanHeurck]	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	
Surirella robusta Ehrenb.	л.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Surirella splendida (Ehrenb.) Kütz.	пл.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Порядок *Bacillariales*								
Cylindrotheca *closterium* (Ehrenb.) Reimann & J.C.Lewin [*Nitzschia closterium* (Ehrenb.) W.Sm.]	пл.	косм.	мг.	ал.			+	
Denticula *elegans* Kütz.	обр.	косм.	инд.		о	+		
Denticula tenuis Kütz.	л.	косм.	гб.	ал.	о	+		
Hantzschia *abundans* Lange-Bert.	пл.-обр.-б.					+		
Hantzschia amphioxys var. *vivax* (Hantzsch) Grunow	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	инд.		+		
Hantzschia amphioxys (Ehrenb.) Grunow	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	инд.	α	+	+	
Hantzschia elongata (Hantzsch) Grunow	пл.-обр.-б.	косм.	гб.	ац.	о			+
Hantzschia vivax (W.Sm.) Grunow.						+		+
Nitzschia *acicularis* (Kütz.) W. Sm.	пл.	бор.	инд.	ал.	α-β	+	+	+
Nitzschia amphibia Grunow	обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β-α	+		
Nitzschia capitellata Hust.	обр.-б.	косм.	мг.	ал.	α-ρ	+		
Nitzschia clausii Hantzsch	обр.-б.	косм.	мг.	ал.	α	+		
Nitzschia denticula Grunow	обр.					+	+	
Nitzschia dissipata (Kütz.) Rabenhorst	б.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Nitzschia gracilis Hantzsch	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	о-β		+	
Nitzschia heufleriana Grunow	б.	косм.	инд.	ал.	о-β	+		
Nitzschia hungarica Grunow	б.	косм.	гл.	ал.	α	+		
Nitzschia intermedia Hantzsch ex Cleve & Grunow	обр.-пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Nitzschia linearis W. Sm.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	
Nitzschia macilenta W.Gregory	б.		мг.				+	
Nitzschia palea (Kütz.) W.Sm.	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	инд.	α	+	+	+
Nitzschia paleacea (Grunow) Grunow	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	α	+	+	+
Nitzschia pusilla Grunow [*Nitzschia amphioxys* var. *pusilla* (Grunow) Mayer]	л.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Nitzschia recta Hantzsch ex Rabenhorst	обр.-пл.	косм.	инд.	ал.	β	+		
Nitzschia cf. *rectirobusta* Lange-Bert.						+		
Nitzschia sigmoidea (Nitzsch) W.Sm.	б.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Nitzschia sublinearis Hust.	б.	бор.				+	+	+
Nitzschia subtilis (Kütz.) Grunow	б.	косм.	инд.	ац.		+		
Nitzschia vermicularis (Kütz.) Hantzsch	б.	косм.	инд.	ац.	β	+	+	+
Tryblionella *hantzschiana* Grunow [*Nitzschia tryblionella* Hantzsch]	б.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	
Tryblionella hungarica (Grunow) Freng. [*Nitzschia hungarica* Grunow]	б.	косм.	гл.	ал.	α	+	+	
Tryblionella levidensis W.Sm.	б.					+		
ОТДЕЛ *CHLOROPHYTA*								
Класс *Chlorophyceae*								
Порядок *Chlamydomonadales*								
Carteria sp.	пл.							
Chlamydomonas *angulosa* O.Dill	пл.	косм.	инд.	инд.	β-α		+	+
Chlamydomonas bicocca Pascher	пл.				β	+	+	+
Chlamydomonas debaryana var. *atactogama* (Korshikov) Gerloff	л.	косм.				+		
Chlamydomonas elliptica Korshikov	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Chlamydomonas globosa J. Snow	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	+
Chlamydomonas incerta Pascher	л.	косм.				+		
Chlamydomonas parallelistriata Korshikov	пл.		гб.	ац.		+		
Chlamydomonas pertusa Chodat	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Chlamydomonas pertyi Gorozh. [Gorozh.]	л.	косм.	инд.	инд.	o-β	+		
Chlamydomonas proboscigera Korshikov	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Chlamydomonas reinhardtii P.A.Dang.	пл.	косм.	инд.	инд.	α			+
Chlamydomonas stellata O.Dill	пл.	косм.	инд.	инд.	β			+
Chlorococcum *infusionum* (Schrank) Meneghini	пл.						+	
Chlorogonium *elongatum* (P.A.Dang.) Francé	пл.	косм.	инд.	инд.	α			+
Chlorogonium elongatum var. *aculeatum* (Pascher) L.Péterfi [*Chlamydomonas aculeata* (Pascher) Korshikov ex H.Ettl; *Chlorogonium aculeatum* Pascher]	л.	косм.			β			+
Chlorogonium euchlorum (Ehrenb.) Ehrenb.	пл.	косм.	инд.	инд.	α-ρ	+		
Chloromonas *infirma* (Gerloff) P.C.Silva	пл.				β-α	+		
Chloromonas vulgaris (Anakhin) Gerloff et H.Ettl	л.		инд.	инд.	o-β		+	+
Colemanosphaera *charkowiensis* (Korshikov) H.Nozaki, T.K.Yamada, F.Takahashi, R.Matsuzaki et T.Nakada [*Pandorina charkowiensis* Korschikov]	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Desmatractum *delicatissimum* Korshikov	пл.		инд.				+	
Desmatractum indutum (Geitler) Pascher	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Eudorina *elegans* Ehrenb.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Gonium *pectorale* O.F.Müller	пл.	косм.	инд.	инд.	α		+	
Korschpalmella *microscopica* (Korshikov) Fott	л.						+	
Microglena *monadina* Ehrenb. [*Chlamydomonas monadina* (Ehrenb.) F.Stein]	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	β-α	+	+	
Pandorina *morum* (O. Müll.) Bory	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Phacotus *angustus* Pascher	пл.							+
Phacotus coccifer Korshikov	л.		инд.	инд.		+		+
Pteromonas *aculeata* Lemmerm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Pteromonas angulosa (Carter) Lemmerm.	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Pteromonas robusta Korschikov	пл.	косм.	инд.			+	+	
Sphaerellopsis *mucosa* (Pascher) Pentecost [*Chlamydomonas mucosa* Pascher, *Gloeomonas mucosa* (Korshikov) H.Ettl]	пл.		гб.	инд.		+	+	
Sphaerocystis *planctonica* (Korschikov) Bourr.	пл.	косм.	инд.			+	+	+
Sphaerocystis schroeteri Chodat	пл.	косм.	инд.		о-β	+	+	
Thoracomonas *irregularis* Korshikov	л.					+	+	
Thoracomonas sabulosa Korshikov	пл.					+		
Volvox *globator* Linnaeus	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β		+	
Порядок *Sphaeropleales*								
Ankistrodesmus *falcatus* (Corda) Ralfs	л.	косм.	гб.	ац.	β	+	+	
Ankistrodesmus fusiformis Corda	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Ankyra *ancora* (G.M.Smith) Fott	пл.	косм.			β		+	
Ankyra ocellata (Korshikov) Fott	пл.		ог.				+	
Chlorolobion *braunii* (Nägeli) Komárek	пл.-обр.	косм.	ог.	инд.			+	
Chlorotetraedron *incus* (Teiling) Komárek et Kovácik [*Tetraëdron incus* (Teiling) G.M.Sm.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Coelastrum *sphaericum* Nägeli	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+		
Coelastrum astroideum De-Not	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Coelastrum cambricum W.Archer	пл.					+		
Coelastrum microporum Nägeli	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Coelastrum pseudomicroporum Korshikov	пл.	косм.	инд.		β		+	
Coelastrum reticulatum (P.A.Dang.) Senn	пл.	косм.	ог.	инд.	β	+		+
Coelastrum sphaericum Nägeli	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.			+	
Coenococcus *planctonicus* Korschikov	пл.	косм.	инд.			+	+	+
Coenocystis *planctonica* Korshikov [*Coenochloris korshikovii* Hindák]	пл.	косм.	ог.			+	+	
Coenocystis subcylindrica Korshikov	пл.-обр.	косм.	инд.			+	+	
Desmodesmus *abundans* (Kirchner) E.H.Hegewald [*Scenedesmus parvus* (G.M.Smith) Bourrelly]	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Desmodesmus aculeolatus (Reinsch) P.M.Tsarenko [*Scenedesmus aculeolatus* Reinsch]	пл.-л.	косм.	инд.	инд.	о-β		+	
Desmodesmus armatus (Chodat) E.Hegew. [*Scenedesmus columnatus* Hortob.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Desmodesmus armatus var. *longispina* (Chodat) E.Hegewald [*Scenedesmus longispina* Chodat]	пл.						+	
Desmodesmus bicaudatus (Dedus.) P. Tsarenko [*Scenedesmus bicaudatus* Dedus.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Desmodesmus bicellularis (Chodat) S.S.An, T.Friedl & E.Hegewald [*Didymocystis bicellularis* (Chod.) Kom.]	пл.-обр.	косм.	инд.		β		+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Desmodesmus brasiliensis (Bohlin) E.Hegew. [*Scenedesmus brasiliensis* Bohlin, *Scenedesmus brasiliensis* var. *cinnamomeus* Y.V.Roll]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Desmodesmus denticulatus (Lagerh.) S.S. An, T.Friedl et E.Hegew. [*Scenedesmus denticulatus* Lagerh.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Desmodesmus denticulatus var. *linearis* (Hansgirg) Hegewald [*Scenedesmus denticulatus* var. *linearis* Hansg.]	пл.-обр.	косм.				+		
Desmodesmus granulatus (West & G.S.West) Tsarenko [*Scenedesmus granulatus* West & G.S.West]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β-α		+	
Desmodesmus hystrix (Lagerh.) E.Hegew. [*Scenedesmus hystrix* Lagerh.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Desmodesmus insignis (West et G.S.West) E.Hegew. [*Scenedesmus insignis* (W.et G.S.West) Chodat]	пл.	косм.	инд.	инд.		+		
Desmodesmus intermedius var. *acutispinus* (Y.V. Roll) E.Hegew. [*Scenedesmus intermedius* var. *bicaudatus* f. *bicaudatus* Hortob.]	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Desmodesmus intermedius (Chodat) E.Hegew. [*Scenedesmus intermedius* Chodat]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Desmodesmus lefevrei (Deflandre) S.S.An, T.Friedl & E.H.Hegewald [*Scenedesmus lefevrei* Deflandre]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Desmodesmus magnus (Meyen) P.Tsarenko [*Scenedesmus magnus* Meyen]	пл.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	
Desmodesmus multicauda (Massjuk) P.Tsarenko [*Scenedesmus multicauda* Massjuk]	пл.							+
Desmodesmus opoliensis (P.G.Richt.) E.Hegew. [*Scenedesmus opoliensis* P.G.Richt.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Desmodesmus opoliensis var. *carinatus* (Lemmerm.) E. Hegew. [*Scenedesmus opoliensis* var. *carinatus* Lemmerm.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+		
Desmodesmus protuberans (F.E. Fritsch et M.F.Rich) E. Hegew. [*Scenedesmus protuberans* F.E.Fritsch et M.F.Rich, *Scenedesmus protuberans* var. *minor* Ley]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Desmodesmus serratus (Corda) S.S. An, Friedl et E.Hegew. [*Scenedesmus serratus* (Corda) Bohlin]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Desmodesmus spinosus (Chodat) E.Hegew. [*Scenedesmus spinosus* Chodat]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	+
Desmodesmus subspicatus (Chodat) E.Hegew. et A.W.F. Schmidt [*Scenedesmus subspicatus* Chodat, *Scenedesmus gutwinskii* Chodat]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	o-β	+	+	+
Enallax *costatus* (Schmidle) Pascher [*Scenedesmus costatus* Schmidle]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.			+	
Hydrodictyon *reticulatum* (L.) Bory	б.	косм.	инд.		β	+	+	
Kirchneriella *aperta* Teiling	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Kirchneriella lunaris (Kirchner) Möbius	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+		
Kirchneriella obesa (West) West et G.S.West	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Korshikoviella *limnetica* (Lemmermann) P.C.Silva	эп.	косм.	инд.	инд.		+		
Lacunastrum *gracillimum* (West et G.S.West) H.McManus [*Pediastrum duplex* var. *gracillimum* West et G.S.West]	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Messastrum *gracile* (Reinsch) T.S.Garcia [*Ankistrodesmus gracilis* (Reinsch) Korshikov]	пл.-обр.	косм.	инд.	ал.	β		+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Monactinus *simplex* (Meyen) Corda [*Pediastrum simplex* Meyen]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Monoraphidium *arcuatum* (Korschikov) Hindák	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Monoraphidium circinale (Nygaard) Nygaard	пл.		инд.	ал.			+	
Monoraphidium contortum (Thur.) Komárk.-Legn.	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Monoraphidium griffithii (Berk.) Komárk.-Legn.	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Monoraphidium irregulare (G.M. Sm.) Komárk.-Legn.	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Monoraphidium komarkovae Nygaard	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Monoraphidium minutum (Nägeli) Komárk.-Legn.	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β-α	+	+	
Monoraphidium nanum (Ettl) Hindák	пл.						+	
Monoraphidiumobtusum (Korschikov) Komárk.-Legn.	пл.	косм.	инд.	ац.	o	+		+
Monoraphidium tortile (W. et G.S. West) Komárk.-Legn.	пл.-обр.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Parapediastrum *biradiatum* (Meyen) E.Hegew. [*Pediastrum biradiatum* Meyen]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Pediastrum *duplex* Meyen	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Pseudodidymocystis *fina* (Komárek) E.Hegew. et Deason [*Didymocystis fina* Komárek]	пл.-обр.					+	+	
Pseudodidymocystis inconspicua (Korshikov) Hindák [*Didymocystis inconspicua* Korshikov]	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Pseudodidymocystis lineata (Korshikov) Hindák [*Didymocystis lineata* Korshikov]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	+
Pseudodidymocystis planctonica (Korshikov) E.Hegew. et Deason [*Didymocystis planctonica* Korshikov]	пл.	косм.	инд.		β	+	+	+
Pseudopediastrum *alternans* (Nygaard) M.Jena & C.Bock [*Pediastrum alternans* Nygaard]	пл.						+	
Pseudopediastrum boryanum (Turpin) E.Hegew. [*Pediastrum boryanum* (Turpin) Meneghini]	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Pseudoschroederia *robusta* (Korshikov) E.Hegew. et E.Schnepf [*Schroederia robusta* Korshikov]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Quadrigula *closterioides* (Bohlin) Printz	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	o-β	+		
Quadrigula korsikovii Komárek	пл.-б.		инд.	инд.			+	
Quadrigula pfitzeri (Schröder) G.M.Sm.	л.	бор.	инд.	инд.		+		
Radiococcus *polycoccus* (Korshikov) Kostikov, Darienko, Lukesová etL.Hoffmann [*Coenococcus polycoccus* (Korshikov) Hindák]	пл.					+		
Raphidocelis *danubiana* (Hindák) Marvan, Komárek et Comas [*Raphidocelis contorta* (Schmidle) Marvan, Komárek et Comas]	пл.		инд.	инд.		+	+	
Raphidocelis mucosa (Korshikov) Komarek	пл.					+		
Raphidocelis rotunda (Korshikov) Marvan, Komárek et Comas [*Kirchneriella rotunda* (Korshikov) Hindák]	л.					+		
Raphidocelis sigmoidea Hindák	пл.		инд.	инд.		+	+	
Raphidocelis subcapitata (Korshikov) Nygaard, Komárek, J.Kristiansen & O.M.Skulberg [*Kirchneriella subcapitata* Korshikov]	пл.		инд.	инд.			+	
Scenedesmus *aldavei* E.Hegewald	пл.						+	
Scenedesmusapiculatus var. *irregularis* Deduss.	пл.	бор.	инд.			+	+	
Scenedesmus apiculatus (West et G.S.West) Chodat	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Scenedesmus arcuatus (Lemmerm.) Lemmerm.	пл.					+	+	
Scenedesmus brevispina (G.M.Smith) Chodat	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Scenedesmus caudato-aculeolatus var. *spinosus* (Deduss.) Pankow	пл.					+	+	
Scenedesmus caudato-aculeolatus Chodat	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Scenedesmus circumfusus var. *bicaudatus* Hortob.	пл.-обр.					+		
Scenedesmus circumfusus Hortob.	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+		
Scenedesmus denticulatus Lagerch. var. *disciformis*.	пл.					+		
Scenedesmus ecornis (Ehrenb.) Chodat	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Scenedesmus ellipticus Corda [*Scenedesmus linearis* Komárek]	пл.	косм.	гл.			+	+	+
Scenedesmus falcatus Chodat	пл.	косм.				+	+	+
Scenedesmus gutwinskii var. *bacsensis* Uherk.	пл.						+	
Scenedesmus gutwinskii var. *heterospina*	пл.						+	
Scenedesmus intermedius var. *acaudatus* Hortob.	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Scenedesmus intermedius var. *bicaudatus* f. *granulatus* Hortob.	пл.						+	
Scenedesmus kissii Hortob.	пл.	косм.				+	+	
Scenedesmus obtusus Meyen	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Scenedesmus obtusus f. *disciformis* (Chodat) Compère [*Scenedesmus disciformis* (Chodat) Fott et Komárek]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Scenedesmus papillosus Pankow	пл.						+	
Scenedesmus quadricauda (Turpin) Brèb. [*Scenedesmus caudatus* Corda]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Scenedesmus quadricauda var. *eualternans* Proshkina-Lavrenko	пл.-обр.					+		
Scenedesmus semipulcher Hortob.	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Scenedesmus sooi Hortobágyi	пл.						+	
Scenedesmus striatus Dedusenko-Shchegoleva	пл.						+	
Schroederia *nitzschioides* (G.S.West) Korschikov	пл.	косм.	инд.	инд.		+		
Schroederia setigera (Schröder) Lemmerm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Selenastrum *bibraianum* Reinsch [*Ankistrodesmus bibraianus* (Reinsch) Korshikov]	обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Stauridium *tetras* (Ehrenb.) E.Hegew. [*Pediastrum tetras* (Ehrenb.) Ralfs]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Tetradesmus *incrassatulus* (Bohlin) M.J.Wynne [*Scenedesmus antillarum* Comas González]	пл.-обр.		инд.	инд.			+	
Tetradesmus bernardii (G.M.Sm.) M.J.Wynne [*Scenedesmus bernardii* G.M.Sm.]	пл.	косм.			β	+		
Tetradesmus lagerheimii M.J.Wynne et Guiry [*Scenedesmus acuminatus* (Lagerh.) Chodat]	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Tetradesmus obliquus (Turpin) M.J.Wynne [*Scenedesmus obliquus* (Turpin) Kütz., *Scenedesmus acutus* Meyen, *Scenedesmus bijugatus* Kütz.]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Tetraëdron *caudatum* (Corda) Hansg.	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Tetraëdron incus (Teiling) G.M.Smith	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Tetraëdron minimum (A. Br.) Hansg.	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Tetraëdron minimum var. *scrobiculatum* Lagerh.	пл.					+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Tetraëdron triangulare Korshikov	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Tetrastrum *elegans* Playfair	пл.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	
Tetrastrum staurogeniiforme (Schröder) Lemmerm.	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Treubaria *planctonica* (G.M.Sm.) Korshikov	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Treubaria triappendiculata C.Bernard	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Verrucodesmus *verrucosus* (Y.V.Roll) E.Hegew. [*Scenedesmus verrucosus* Y.V.Roll]	пл.-обр.	косм.			β	+	+	
Westella *botryoides* (West) De Wildeman	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Порядок *Oedogoniales*								
Oedogonium *richterianum* Nayal	б.					+		
Oedogonium sp.	б.					+	+	
Порядок *Chaetophorales*								
Stigeoclonium *tenue* (C.Agardh) Kütz.	обр.-б.	косм.	инд.	инд.	α		+	
Класс *Ulvophyceae*								
Порядок *Ulotrichales*								
Binuclearia *lauterbornii* (Schmidle) Proschk.-Lavr.	пл.	косм.	ог.	инд.		+	+	
Binuclearia tectorum (Kützing) Berger ex Wichmann	пл.-обр.		гб.	ац.	о		+	
Ulothrix *aequalis* Kütz.	б.	косм.	инд.	инд.	о	+		
Ulothrix limnetica Lemmerm.	б.		инд.	инд.		+		
Ulothrix zonata (F.Weber et Mohr) Kütz.	б.	косм.	инд.	инд.	β-α	+	+	+
Порядок *Cladophorales*								
Cladophora *glomerata* (L.) Kütz.	б.	косм.	ог.	инд.	β	+		
Rhizoclonium *hieroglyphicum* (C. Agardh) Kütz.	обр.-б.				о-β	+		
Класс *Trebouxiophyceae*								
Порядок *Chlorellales*								
Acanthosphaera *zachariasi* Lemmermann	пл.	косм.	инд.		β		+	
Actinastrum *aciculare* Playfair	пл.						+	
Actinastrum hantzschii var. *subtile* Wolosz.	пл.	косм.	инд.			+	+	+
Actinastrum hantzschii Lagerheim	пл.	косм.	инд.		β-α	+	+	
Chlorella *chlorelloides* (Naumann) C.Bock, L.Krienitz et T.Pröschold [*Dictyosphaerium chlorelloides* (Nauman) Komárek et Perman]	пл.-обр.	косм.	гб.	ац.		+	+	+
Chlorella vulgaris Beijer.	пл.	косм.	ог.	инд.	α	+	+	
Closteriopsis *acicularis* (Chodat) J.H.Belcher et Swale	пл.	косм.	инд.			+	+	
Closteriopsis longissima (Lemmerm.) Lemmerm.	пл.	косм.	инд.		о-β	+	+	
Crucigenia *fenestrata* (Schmidle) Schmidle	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Crucigenia lauterbornii (Schmidle) Schmidle	пл.	косм.	инд.			+	+	
Crucigenia quadrata Morr.	пл.	косм.	инд.			+	+	+
Crucigenia tetrapedia (Kirchn.) W. etG.S. West	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Crucigeniella *irregularis* (Wille) P. Tsarenko et D.M. John [*Willea irregularis* (Wille) Schmidle]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.				+
Dicellula *geminata* (Printz) Korshikov [*Dicellula planctonica* Svirenko]	пл.	косм.	инд.	ал.	β	+	+	+
Dictyosphaerium *ehrenbergianum* Nägeli	пл.-обр.	косм.	инд.		о-β	+		
Dictyosphaerium granulatum Hindák	пл.-обр.						+	
Dictyosphaerium simplex Korshikov	пл.	бор.	инд.			+	+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Dictyosphaeriumpulchellum var. *minutum* Defl.	пл.	косм.	инд.				+	
Dictyosphaerium subsolitarium Van Goor	пл.	косм.	инд.			+		
Didymocystis *inermis* (Fott) Fott	пл.	косм.	инд.		о-β	+	+	+
Didymogenes palatina Schmidle	пл.		инд.	инд.	α		+	
Eremosphaera *gigas* (W.Archer) Fott et Kalina [*Oocystis gigas* W.Archer]	пл.-л.	с-а.	гб.	ац.		+		
Franceia *ovalis* (Francé) Lemmerm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Franceia tenuispina Korschikov	пл.	косм.				+		
Glochiococcus *aciculiferus* (Lagerheim) P.C.Silva [*Trochiscia aciculifera* (Lagerheim) Hansgirg]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	о		+	
Golenkinia *radiata* Chodat	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Golenkiniopsis *longispina* (Korshikov) Korshikov	л.						+	+
Granulocystopsis *decorata* (Svirenko) P. Tsarenko [*Granulocystopsis pseudocoronata* (Korschikov) Hindák]	пл.	косм.	инд.			+		
Hindakia *tetrachotoma* (Printz) C.Bock, Pröschold et Krienitz [*Dictyosphaerium tetrachotomum* Printz]	пл.-обр.	косм.			β-α	+	+	
Lagerheimia *chodatii* C.Bernard	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Lagerheimia ciliata (Lagerheim) Chodat	пл.-обр.	косм.	инд.		β		+	
Lagerheimia citriformis (J.W.Snow) Collins	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.			+	
Lagerheimia genevensis (Chodat) Chodat	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Lagerheimia longiseta (Lemmerm.) Printz	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Lagerheimia quadriseta (Lemmerm.) G.M. Sm.	пл.					+	+	
Lagerheimia wratislaviensis Schröd.	пл.	косм.	инд.		β	+	+	
Micractinium *pusillum* Fresenius	пл.-обр.	косм.	ог.	инд.	β	+	+	+
Micractinium quadrisetum (Lemmerm.) G.M.Sm.	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Mucidosphaerium *pulchellum* (H.C.Wood) C.Bock, Proschold et Krienitz [*Dictyosphaerium pulchellum* H.C.Wood]	пл.-обр.	косм.	ог.	инд.	β-о	+	+	+
Mychonastes *anomalus* (Korshikov) Krienitz, C.Bock, Dadheech et Proschold [*Dictyosphaerium anomalum* Korshikov]	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Mychonastes jurisii (Hindák) Krienitz, C.Bock, Dadheech et Proschold [*Dactylosphaerium jurisii* Hindák]	пл.-обр.		инд.	ал.		+	+	+
Neglectella *solitaria* (Wittrock) Stenclová & Kastovsky [*Oocystis solitaria* Wittrock]	пл.-обр.	косм.	гб.	ац.	β		+	
Nephrochlamys *allanthoidea* Korshikov	пл.	косм.				+		+
Nephrochlamys subsolitaria (G.S.West) Korshikov	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	о-β	+	+	+
Oocystis *borgei* Snow	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Oocystis lacustris Chodat	пл.-обр.	косм.	ог.		β-о	+	+	+
Oocystis marssonii Lemmerm.	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Oocystis pusilla Hansg.	пл.-обр.					+		
Oocystis rhomboidea Fott	пл.					+		
Oocystis submarina Lagerh.	пл.	косм.	гл.			+	+	+
Quadricoccus *ellipticus* Hortob.	пл.-обр.		инд.	инд.		+		
Quadricoccus verrucosus Fott	пл.	косм.	инд.			+		
Siderocelis *ornata* (Fott) Fott	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	
Siderocelis sphaerica Hindák	пл.						+	

	1	2	3	4	5	6	7	8
Siderocystopsis *punctifera* (Bolochonzew) Hegewald et Schnepf [*Siderocystopsis fusca* (Korshikov) Swale]	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Tetrachlorella *alternans* (G.M.Sm.) Korshikov	пл.	косм.	инд.	инд.			+	+
Tetrachlorella coronata (Korshikov) Korshikov	пл.		инд.	инд.		+		
Tetrachlorella ornata Korshikov	пл.-обр.		инд.	инд.			+	
Trochiscia *granulata* (Reinsch) Hansgirg	пл.-обр.		инд.	инд.	о		+	
Willea *apiculata* (Lemmerm.) D.M.John, M.J.Wynne et P. Tsarenko [*Crucigeniella apiculata* (Lemmerm.) Komárek]	пл.-обр.	косм.	инд.		β	+	+	+
Willea irregularis (Wille) Schmidle	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.			+	
Willea neglecta (Fott & H.Ettl) D.M.John, M.J.Wynne & P.M.Tsarenko [*Crucigeniella neglecta* (B.Fott & H.Ettl) Komárek]	пл.						+	
Willea rectangularis (A.Braun) D.M.John, M.J.Wynne et P. Tsarenko [*Crucigeniella rectangularis* (Nägeli) Komárek]	пл.	косм.	инд.	ал.	β-α	+	+	+
Trebouxiophyceae ordo incertae sedis								
Lemmermannia *komarekii* (Hindák) C.Bock et Krienitz [*Tetrastrum komarekii* Hindák]	пл.	косм.	инд.	инд.		+		
Lemmermannia punctata (Schmidle) C.Bock et Krienitz [*Pseudotetrastrum punctatum* (Schmidle) Hindák]	пл.					+	+	+
Lemmermannia triangularis (Chodat) C.Bock et Krienitz [*Tetrastrum triangulare* (Chodat) Komárek]	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	+
Порядок *Prasiolales*								
Koliella *closterioides* (Kuff.) Hindák.	пл.							+
Koliella longiseta (Vischer) Hindák	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Koliella sempervirens (Chodat) Hindák	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.			+	
Raphidonema *nivale* Lagerheim	обр.	бор.						+
Порядок *Trebouxiales*								
Botryococcus *braunii* Kütz.	пл.-обр.-б.	косм.	гл.		о-β	+		
ОТДЕЛ *CHAROPHYTA*								
Класс *Klebsormidiophyceae*								
Порядок *Klebsormidiales*								
Elakatothrix *gelatinosa* Wille	пл.	косм.	инд.	инд.	о	+		
Elakatothrix genevensis (Reverdin) Hindák	пл.-обр.	косм.	инд.	инд.	β	+	+	
Elakatothrix pseudogelatinosa Korshikov	пл.	косм.	инд.	инд.		+		
Класс *Zygnematophyceae*								
Порядок *Zygnematales*								
Mougeotia *elegantula* Wittrock	пл.	косм.	инд.	инд.			+	
Mougeotia sp.	б.					+	+	+
Spirogyra sp.	б.					+		+
Порядок *Desmidiales*								
Closterium *abruptum* W. West	пл.-б.	косм.	гб.	ац.		+		
Closterium acerosum (Schrank.) Ehrenb.	пл.-обр.-б.	косм.	инд.	ал.	β-α	+		+
Closteriumaciculare T.West	пл.	косм.	инд.	инд.	β		+	
Closterium acutum (Lyngb.) Brèb.var. *acutum*	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	о-β	+		+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Closterium acutum var. *variabile* (Lemmerm.) Willi Krieg.	пл.	косм.	инд.	инд.	β			+
Closterium ceratium Perty	б.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Closterium cornu Ehrenb.	л.	косм.	гб.	ац.	o		+	+
Closterium dianae var. *arcuatum* (Brèb.) Rabenh.	б.	косм.		ац.	o	+		
Closterium directum W. Archer [*Closterium ulna* Focke]	пл.	косм.	гб.	ац.				+
Closterium ehrenbergii Menegh. ex Ralfs	пл.-обр.-б.	косм.	гб.	инд.	o-β			+
Closterium intermedium Ralfs	пл.	косм.	гб.	инд.		+		
Closterium kuetzingii Brèb.	пл.-б.	косм.	инд.	ац.	o			+
Closterium lanceolatum Kütz.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.		+		
Closterium leiblenii Kütz.	пл.-б.	косм.	инд.	инд.	α	+		+
Closterium lineatum Ehrenb.	пл.	косм.	инд.	инд.	o	+		+
Closterium lunula var. *intermedium* Gutw.	б.					+		
Closterium macilentum Brèb.	пл.	косм.	инд.	инд.		+		
Closterium moniliferum (Bory) Ehrenb.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Closterium navicula (Brèb.) Lütkemüller	пл.-б.	косм.	гб.	ац.	o			+
Closterium parvulum Nägeli	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Closterium parvulum var. *maius* (Schmidle) Willi Krieg.	пл.-б.	косм.	инд.	ац.	β	+		
Closterium peracerosum Gay	пл.	косм.	инд.	инд.		+		+
Closterium pronum Brèb. [*Closterium pronum* f. *brevius* (W. West) Kossinsk]	пл.	косм.	инд.	инд.			+	+
Closterium ralfsii Brèb.	пл.-б.	косм.	гб.	ац.		+		
Closterium rostratum var. *angustatum* Roll	б.	косм.	инд.		o			+
Closterium rostratum Ehrenb.	б.	косм.	инд.		o	+		+
Closterium setaceum Ehrenb.	пл.		гб.	ац.		+		
Closterium siliqua West et G.S.West	пл.					+		
Closterium striolatum Ehrenb.	пл.-б.	косм.	инд.	ац.	o	+		+
Closterium tumidulum F.Gay	пл.-б.	косм.	инд.	ац.		+		+
Closterium tumidum L. N. Johnson	б.			ац.		+		
Closterium venus Kütz.	пл.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Cosmarium *bioculatum* Bréb.	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Cosmarium botrytis Menegh.	пл.-л.	косм.	инд.		β-α	+	+	
Cosmarium formosulum Hoff	л.	косм.	инд.	инд.	β			+
Cosmarium granatum Bréb.	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Cosmarium impressulum Elfving	л.	косм.	инд.	инд.	β	+		+
Cosmarium margaritiferum Menegh.	пл.-л.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Cosmarium obtusatum (Schmidle) Schmidle	пл.-л.	косм.	инд.	инд.	β	+		
Cosmarium ochthodes Nordst.	пл.-л.	косм.	инд.	инд.		+		
Cosmarium punctulatum Brèb.	л.	косм.	инд.	инд.		+	+	
Cosmarium rectangulare Grunow	пл.-л.	косм.	инд.	инд.				+
Cosmarium subprotumidum Nordst.	л.	косм.				+	+	
Cosmarium turpinii Brèb.	пл.	косм.	инд.	инд.	o	+		
Cosmarium undulatum Corda	пл.	косм.	инд.	инд.		+	+	+
Cosmarium undulatum var. *minutum* Wittrock	пл.	косм.	инд.			+		
Cosmarium variolatum P.Lundell	пл.-обр.	косм.	гб.	ац.		+		
Desmidium *swartzii* C.Agardh ex Ralfs	пл.	косм.	инд.	инд.	o	+		+

	1	2	3	4	5	6	7	8
Euastrum *amoenum* F. Gay [*Euastrum denticulatum* (Kirchn.) F. Gay]	пл.	косм.	инд.	инд.	o	+		
Euastrum dubium Nägeli	пл.	косм.	гб.					+
Haplotaenium *minutum* (Ralfs) Bando [*Pleurotaenium minutum* (Ralfs) Delp.]	л.	косм.	гб.					+
Hyalotheca *dissiliens* (Smith) Brèb.	пл.	косм.	гб.	ац.	o	+		
Staurastrum *chaetoceros* (Schröd.) G.M. Smith	пл.-обр.		инд.	инд.	o-β	+	+	
Staurastrum dispar var. *semicirculare* (Wittr.) Coesel [*Staurastrumhexacerum* var. *semiculare* Wittr.]	пл.	косм.						+
Staurastrum hexacerum Wittr.	пл.	косм.						+
Staurastrum pachyrhynchum Nordst. [*Staurodesmus pachyrhynchus* (Nordst.) Teiling]	л.	с-а.	инд.			+		
Staurastrum paradoxum Meyen	пл.	косм.	инд.			+		
Staurastrum striolatum (Nägeli) W.Archer [*Cosmoastrum striolatum* (Nägeli) Pal.-Mordv.]	пл.							+
Staurodesmus *incus* (Brèb.) Teiling	л.	косм.	инд.	инд.		+		
Teilingia *granulata* (Roy et Bisset) Bourr.	пл.	косм.	инд.	ац.		+		

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. Воденеева, Е.Л. Оценка качества воды некоторых правобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) с использованием функциональной классификации фитопланктона / Е.Л.Воденеева, К.Е.Коломина, Е.М.Шарагина, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин // Гидробиологический журнал. – 2019. – Т. 55. – № 6. – С. 56–70.

2. Воденеева, Е.Л. Состав и развитие цианобактерий Чебоксарского водохранилища и его притоков (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, **П.В.Кулизин**, Н.А.Старцева, Е.М.Шарагина, О.О.Бондарев, Т.В.Лаврова // Теоретическая и прикладная экология. – 2020. – №1. – С. 71–76.

3. **Кулизин, П.В.** Состав и морфология чешуйчатых золотистых водорослей левобережных волжских притоков / **П.В.Кулизин**, Е.С.Гусев, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Биология внутренних вод. – 2021. – №3. – С. 1–11.

4. **Кулизин, П.В.** Новые для флоры России виды рода Cryptomonas (Cryptophyceae) / **П.В.Кулизин**, Н.А.Мартыненко, Е.С.Гусев, Д.А.Капустин, Е.Л.Воденеева, М.С.Куликовский // Биология внутренних вод. – 2022. – № 3. – С. 222–232.

5. Gusev, E.S. Molecular diversity of the genus Cryptomonas (Cryptophyceae) in Russia / E.S.Gusev, N.A.Martynenko, **P.V.Kulizin**, M.S.Kulikovskiy // European Journal of Phycology. – 2022. – Vol. 57. – № 4. – P. 526-550.

Статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий, рекомендованных ВАК

6. **Кулизин, П.В.** Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Принципы экологии. – 2020. – № 2.– С. 48–59.

7. **Кулизин, П.В.** Фитопланктон некоторых рек юга подзоны хвойно-широколиственных лесов бассейна Средней Волги в многолетнем аспекте // **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10. – № 2. – С. 45–53.

Монографии

8. Воденеева, Е.Л. Водоросли Керженского заповедника (аннотированный список видов): монография / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин; под редакцией к.б.н. Р.Н.Беляковой, к.б.н. Р.М.Гогорева, к.б.н. А.Ф.Лукницкой, к.б.н. Т.А.Михайловой, Т.В.Сафроновой, С.В.Смирновой, к.б.н. О.Я.Чаплыгиной. – М.: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2022. – Флора и фауна заповедников. – № 146. – 145 с.

Материалы, труды, тезисы

международных, всероссийских и региональных конференций

9. Охапкин, А.Г. Диатомовые водоросли морского-солоноватоводного комплекса в планктоне некоторых водоемов бассейна Средней Волги / А.Г.Охапкин, С.И.Генкал, Е.Л.Воденеева., О.О.Бондарев, **П.В.Кулизин** // Морские биологические исследования: перспективы и достижения: в 3-х т.: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19-24 сентября 2016 г.) / под общ. ред. А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2016. –Т.2. – С. 116-118

10. Воденеева, Е.Л. Распространение и развитие некоторых инвазийных видов водорослей в притоках Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, **П.В.Кулизин**, К.Е.Коломина // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений: материалы Всерос. (с международным участием) науч. конф. (Саранск, 15-18 мая 2016 г.). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. – 2016. – С. 75-78.

11. Воденеева, Е.Л. Использование функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, К.Е.Коломина,

Е.М.Шарагина, **П.В.Кулизин** // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем, III Международная конференция (Санкт Петербург, 23-27 октября 2017 г.). СПб.: Свое издательство. – 2017. – С. 65-68.

12. Воденеева, Е.Л. К распространению *Plagiotropis lepidoptera* (W. Greg.) Küntz. в водотоках бассейна р. Волги (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования: Материалы XV Международной конференции (пос. Борок, Россия, 24-27 августа 2017 г.). Ярославль: Филигрань. – 2017. – С. 18.

13. Воденеева, Е.Л. Разнообразие фитопланктона речных экосистем Средневолжского бореально-неморального экотона (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, Н.А.Старцева, К.Е.Коломина, А.Г.Охапкин // Материалы III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (г. Зеленоградск, Калининградская область, 24-28 сентября 2018 г.). Калининград: АтлантНИРО. –2018. – С. 40–43.

14. **Кулизин, П.В.** Современное состояние фитопланктона некоторых левобережных притоков реки Волги (Нижегородская область) / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы докладов IV Всероссийской научн. конф. с международным участием, 24-28 сентября 2018 г. Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Русское ботаническое общество. СПб: «Реноме». – 2018. – С. 245–257.

15. Старцева, Н.А. База данных по фитопланктону разнотипных водоемов бассейна Средней Волги (Нижегородская область) / Н.А.Старцева, Ю.Ю.Юрьев, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин, Е.Л.Воденеева // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы докладов IV Всероссийской научн. конф. с международным участием, 24-28 сентября 2018 г. Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Русское ботаническое общество. СПб: "Реноме". – 2018. – С. 433–436.

16. Воденеева, Е.Л. Чужеродные виды водорослей в растительном планктоне Чебоксарского водохранилища / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, К.Е.Коломина,

А.Г.Охапкин // Труды 3-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2018», Н. Новгород, 30–31 октября 2018 г.)». – 2018. – Вып. 1. – С. 1–3.

17. **Кулизин, П.В.** Фитопланктон разнотипных водотоков заболоченного левобережья Волги (на примере рек Ветлуга, Керженец, Вишня) / **П.В.Кулизин** // Биосистемы: организация, поведение, управление. Тезисы докладов 71-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых (Н. Новгород, 17–20 апреля 2018 г.). Н. Новгород: Университет Лобачевского. – 2018. – С. 122.

18. **Кулизин, П.В.** О диатомовых водорослях р. Ветлуги (Нижегородская область) / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // По материалам XVI Международной научной конференции диатомологов «Диатомовые водоросли: морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия», посвященной 90-летию со дня рождения З.И. Глезер, 19 августа – 24 августа 2019 г. Вопросы современной альгологии. – 2019. – № 2 (20). – С. 120–122.

19. **Кулизин, П.В.** Результаты многолетнего исследования фитопланктона р. Ветлуги / **П.В.Кулизин** // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 72-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых (Н. Новгород, 23–26 апреля 2019 г.). Н. Новгород: Университет Лобачевского. – 2019. – С. 130.

20. Воденеева, Е.Л. Альгологические исследования водоемов бассейна Средней Волги (Нижегородская область): основные результаты и направления / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, Н.А.Старцева, Е.М.Шарагина, А.Г.Охапкин // Труды научного конгресса 22-го Международного научно-промышленного форума «Великие реки - 2020» (27-29 мая 2020 г.). Нижний Новгород: Изд-во: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет. – 2020. – С. 53-55.

21. Воденеева, Е.Л. Доминирующие комплексы фитопланктона в устьевых участках притоков Чебоксарского водохранилища в летний сезон 2019 года /

Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, Е.М.Шарагина, А.Г.Охапкин // Труды 5-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2020»)». Нижний Новгород, Изд-во: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2020. – Вып. 3 . С. 1–6. Режим доступа: http://вф-река-море.рф/ECO/2020/PDF_ECO/eco2.pdf (дата обращения 29.12.2022)

22. **Kulizin, P.V.** Invasive species of algae in the phytoplankton of some left-bank tributaries of the Volga river / P.V.Kulizin, E.L.Vodeneeva, A.G.Okhapkin // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts. Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.] ; Ed. Yu. Yu.Dgebuadze, A.V.Krylov, V.G.Perosyan, D.P.Karabanov. Kazan: Buk. – 2021 – P. 129. Text : electronic.

23. **Кулизин, П.В.** Состав и структура фитопланктона реки Ветлуга в летнюю межень 2018-2019 гг. / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции: тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук : сборник. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д.Папанина РАН, Борок, 22–26 ноября 2021 г. Ярославль: Филигрань. – 2021. – С. 112.