

ИНВАЗИИ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРЕСНЫХ ВОДАХ ГОЛАРКТИКИ (ОБЗОР)

© 2014 Корнева Л.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, Борок, Ярославская область 152742, korneva@ibiw.yaroslavl.ru

Поступила в редакцию 26.09.2013

На основании анализа литературных данных и материалов собственных исследований фитопланктона волжских водохранилищ представлены масштабы и темпы распространения некоторых чужеродных видов планктонных водорослей в пресные воды Евразии и Северной Америки и обсуждаются возможные причины их экспансии.

Ключевые слова: биологические инвазии, фитопланктон.

Введение

В последние три десятилетия интенсивность проникновения чужеродных видов планктонных водорослей в несвойственные им ранее места обитания в Евразии и Северной Америке значительно увеличилась. Одни из них пока только регистрируются специалистами, другие – активно натурализуются, достигая массового развития в различных водоёмах. Учитывая биологию и экологию отдельных видов-вселенцев, можно говорить о наличии серьёзных изменений, происходящих в водоёмах-реципиентах, что позволяет легко адаптироваться аллохтонным видам к новым, благоприятным для них условиям водной среды. Чтобы оценить масштабы и возможные угрозы появления тех или иных чужеродных видов необходимо проанализировать, какие основные виды планктонных водорослей к настоящему времени начинают широко осваивать новые территории и какова причина столь быстрых, порой катастрофических по своим последствиям завоеваний.

Материал и методы

Материалом для предстоящего анализа послужили многочисленные

литературные данные и результаты собственных исследований, проводившихся на водохранилищах и озёрах волжского бассейна с 1989 по 2007 г.

Результаты и их обсуждение

Среди основных инвазийных видов планктонных водорослей следует прежде всего отметить представителей цианобактерий (цианопрокариот, синезелёных водорослей), которые вызывают или потенциально могут вызывать «цветение» воды: *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju, *Anabaena bergii* Ostenfeld и *Sphaerospermum aphanizomenoides* (Forti) Zapomelova et al. comb. nov.

Тропический пресноводный вид ***Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju** (Syn.: *Anabaena raciborskii* Wołoszyn'ska, *Anabaenopsis raciborskii* (Wołosz.) Elenkin) впервые описан из озера на о. Ява (Индонезия) в начале прошлого столетия [Woloszynska, 1912]. По сведениям Прошкиной-Лавренко А.И. и Макаровой И.В. [1968], на бывшей территории СССР вид встречался в устьях рек Дуная, Волги, в Таганрогском заливе Азовского моря,

в водохранилищах Нижнего Дона, в Казахской, Узбекской и Туркменской ССР, а также в Северном Каспии, а по данным Кондратьевой Н.В. [1968] – в Одесской области (Украина), а также в Нижнем Дону [Аксёнова, 1974], то есть в южных регионах страны. В 1964 и 1965 гг. этот вид был отмечен в Шекснинском водохранилище (Верхняя Волга) [Кузьмин, 1976]. В списке водорослей Волги, опубликованном в 1978 г., его указывали для всех участков реки [Волга..., 1978], а в списках, представленных в последних публикациях, – только для Куйбышевского водохранилища и Нижней Волги [Фитопланктон Нижней Волги..., 2003], из которых однако нельзя установить точные даты появления вида. *Cylindrospermopsis raciborskii* отмечен среди флористических находок в приазовских лиманах [Матишов, Фуштей, 2003], в эвтрофных озёрах и прудах Беларуси [Михеева, 1967, 1999], а также в Ленинградской области [Балашова и др., 1999]. На современной территории Украины вид встречается также в Днепре и дельте Дуная [Algae of Ukraine, 2006].

В Западной Европе *Cylindrospermopsis raciborskii* первоначально был обнаружен в 1930–1940-е гг. в северной части Греции (оз. Кастория) [Skuja, 1937] и в Венгрии (Körös River) [Szalai, 1942]. В 1960-е гг. он описан из водоёмов Австрии [Claus, 1961]. Начиная с 1970-х гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* стал широко распространяться во многие внутренние водоёмы умеренной зоны Западной Европы [Padisák, 1997]. В 1972–1973 гг. он впервые обнаружен на территории Польши в оз. Патновске (Pałnowskie) [Burchardt, 1977]. В 1978 г. его появление отмечено в оз. Балатон (Венгрия), где с 1982 г. началось массовое развитие вида, вызывающее «цветение» воды в летний период [Padisák, Reynolds, 1998]. В 1978 г. вид был обнаружен также в карьерном озере Словакии и в Венгрии (около Дабаса) [Horecká, Komárek, 1979], а в 1980-е гг.

– в гипертрофном озере Испании [Romo, Miracle, 1994], а также в Словакии [Hindák, 1988]. В 1990-е гг. он был отмечен в прудах в окрестностях Шопрона в Венгрии [Padisák, 1991] и во Франции, где первоначально был обнаружен в 1994 г. в прудах около Парижа [Couté et al., 1997; Briand et al., 2002], а позднее, в августе 2001 г., в 10 км от города в р. Сене [Druart, Briand, 2002]. В настоящее время это широко распространённый вид во Франции [Cellamare et al., 2010]. В этот же период зарегистрированы первые находки вида в Германии: в 1990 г. в озере (Lieps) около Бранденбурга [Krienitz, Hegewald, 1996], а в 1993–1994 гг. – в эвтрофном озере (Alte Donau) около Вены (Австрия) [Dokulil, Mayer, 1996; Mayer et al., 1997]. В 1999–2001 гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* доминировал в планктоне оз. Шармютцельзее (Scharmützelsee) в Германии [Nixdorf et al., 2003], а к настоящему времени он обнаружен в 62 различных водоёмах северо-восточной части страны [Stüken et al., 2006]. В 1990-е гг. вид отмечен в мелководных ветландах Болгарии [Stoyneva, 2003], в трёх водохранилищах и реке (1999 г.) Португалии [Saker et al., 2003]. В 1994–2000 гг. он доминировал в фитопланктоне эвтрофных-гипертрофных полимиктических и эвтрофном мономиктическом озёрах Греции [Vardaka et al., 2005], в 1998–1999 гг. – в высокоэвтрофном оз. Кастория, где был обнаружен впервые в 1930-е гг. [Moustaka-Gouni et al., 2007], а в 1995–2003 гг. – в озёрах Италии [Manti et al., 2005]. В 1991 г. впервые зарегистрирован в Нидерландах [Mooij et al., 2005]. Начиная с 2000 г. встречается в большом количестве в различных водоёмах Польши [Stefaniak, Kokocinski, 2005]. В Чехии в настоящее время насчитывается 23 мезо-эвтрофных водоёма, где обитает этот вид [Kastovský et al., 2010].

Активная колонизация *Cylindrospermopsis raciborskii* водоёмов Западной Европы в конце XX – начале

XXI вв. сопровождалась его динамичным расселением в озёра и реки Северной Америки. В северной части Американского континента *Cylindrospermopsis raciborskii* обнаружен в 1955 г. в США, штате Канзас [Prescott, Andrews, 1955], в 1960-е гг. в штате Миннесота, затем в 1980-е гг. – в Техасе [Lind, 1984] и Висконсин [Jones, Sauter, 2005], в 1990-е гг. – в гиперэвтрофных озёрах Флориды [Chapman, Schelske, 1997; Dobberfuhl, 2003] и в 2001 г. – в штате Индиана (Ball Lake) [Jones, Sauter, 2005]. В 2002 и 2003 гг. *Cylindrospermopsis raciborskii* отмечен в оз. Мона (Mona Lake) и в 2005 г. в оз. Маскигон (Muskegon Lake), расположенных в штате Мичиган [Hong et al., 2006], в 2005 г. – в оз. Эри [Conroy et al., 2007], где, возможно, известен с 1970 г. [Taft, Taft, 1971 цит. по: Kling, 2009]. К настоящему времени известные находки *Cylindrospermopsis raciborskii* охватывают в основном территорию центральной и восточной части США.

В Канаде этот вид впервые обнаружен в 1998–2001 гг. в мелководном мезо-эвтрофном Констанском озере (Constance Lake), расположенном около Оттавы (бассейн оз. Онтарио) [Hamilton et al., 2005], а летом 2004 г. – в реке (Assiniboine River), протекающей в провинции Манитоба [Kling, 2009]. Полагают, что современная колонизация *Cylindrospermopsis raciborskii* северных широт Северной Америки, включая Большие Лаврентийские озёра, берёт начало из Южной Америки [Gugger et al., 2005]. Обнаружено генетическое сходство между особями *C. raciborskii*, исследованными из Австралии и Европы, Африки и Австралии, Северной и Южной Америки [Dyble et al., 2002; Gugger et al., 2005].

Наиболее высокого развития *Cylindrospermopsis raciborskii* достигает в стратифицированных тропических озёрах и в летние месяцы в полимиктических мелководных высокотрофных озёрах умеренных широт [Padisák, 1997]. Вид отличается высокой

физиологической и экологической пластичностью, вызывает «цветение» воды и способен синтезировать нейротоксин сакситоксин, а также алкалоидный гепатотоксин цилиндроспермопсин [Humpage, 2008]. Потенциальная токсичность вида привлекает пристальное внимание специалистов к местам его появления или активного развития. Поэтому сведения об экологии и биологии этого вида достаточно обширны.

Жарким летом 2010 г. в Центральной России зарегистрирован первый случай массового развития *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном оз. Неро, где проводится длительный экологический мониторинг [Бабаназарова и др., 2011].

Интенсивное развитие *Cylindrospermopsis raciborskii* сопряжено с низкими скоростью течения, уровнем воды, соотношением азота и фосфора, с устойчивой стратификацией, дефицитом кислорода, высокими температурой, рН, мутностью, концентрацией сульфатов и величиной падающей солнечной радиации [Ramberg, 1987; Bowling, 1994; Mayer et al., 1997; Bouvy et al., 1999, 2006; McGregor, Fabbro, 2000; Briand et al., 2002; Chellappa, Costa, 2003; Tucci, Sant'Anna, 2003; Bormans et al., 2004; Hamilton et al., 2005; Berger et al., 2006; Hong et al., 2006; Conroy et al., 2007]. Оптимальное развитие вида происходит при температуре 25–30°C, иногда при 15–35°C [Saker, Griffiths, 2000; Shafik et al., 2001; Chonudomkul et al., 2004; Briand et al., 2004]. Он выдерживает солёность до 4 г/л NaCl [Moisander et al., 2002]. Акинеты *Cylindrospermopsis raciborskii* могут сохраняться в донных осадках при широком диапазоне температур и высоком содержании реактивного фосфора [Moore et al., 2004, 2005]. В умеренных широтах их прорастание происходит обычно при температуре, достигающей 22–24°C [Padisák, 2003; Hong et al., 2006]. Согласно функциональной классификации фитопланктона [Reynolds et al.,

2002], которая широко используется для оценки адаптивных стратегий видов в различных экологических условиях, *Cylindrospermopsis raciborskii* причисляют к комплексу S_N , в который входят цианобактерии, обитающие в тёплых перемешиваемых слоях воды, толерантных к световому и азотному дефициту, чувствительных к проточности.

Другой вид из цианобактерий ***Sphaerospermum aphanizomenoides* (Forti) Zapomelova et al. comb. nov.** [Zapomelova et al., 2009] (Syn.: = *Aphanizomenon aphanizomenoides* Kom. et Horecka, *Anabaena aphanizomenoides* Forti, *Aphanizomenon sphaericum* Kisselev) первоначально был описан из озёр Анатолии (Турция) в начале XX в. [Horecká, Komárek, 1979], где его обнаруживают до сих пор, но в небольшом количестве [Cirikaltindag et al., 1992; Erganli, Gönülol, 2006]. С 1950–1960-х гг. вид известен из Северного Каспия [Левшакова, 1971], с 1970-х гг. – из водоёмов некоторых стран Западной Европы: Венгрии [Herodek et al., 1982; Padišák, Kovács, 1997; Borics et al., 1998; Kusel-Fetzmann, 1998] и Чешской республики (Моравии) [Kastovský et al., 2010]. В настоящее время это доминирующий компонент фитопланктона в более чем 20-ти водоёмах Чешской республики, особенно в эвтрофных рыболовных прудах. Имеются сведения об обнаружении этого вида в Японии [Hirose, Hirano, 1981]. Начиная с 2000-х гг. *Sphaerospermum aphanizomenoides* стали отмечать в Словакии [Hindák, 2000], Румынии [Caraus, 2002], Великобритании [The freshwater algal flora..., 2002], Нидерландах [Janse et al., 2005], Германии [Stüken et al., 2006], Франции [Brient et al., 2009] и Северной Америке (Сев. Каролина) [Moisander et al., 2002]. Полагают, что этот термофил, как и *Cylindrospermopsis raciborskii*, из тропических и субтропических водоёмов постепенно распространяется в бореальную область, где предпочитает развиваться в эвтрофных водах [Stüken et al., 2006].

***Anabaena bergii* Ostenfeld** (Syn.: *Anabaena bergii* var. *minor* Kiselev, *Anabaena bergii* f. *minor* (Kiselev) Kosinskaja [Hindák, 2000]) в 1950–1960-е гг. была отмечена в Аральском, Каспийском морях, Березанском лимане (северо-западное побережье Чёрного моря), в водоёмах Николаевской и Одесской областей, Средней Азии, а также дельте Дуная [Голлербах и др., 1953; Кондратьева, 1968; Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. В волжском каскаде она обнаружена в водохранилищах Средней и Нижней Волги: Куйбышевском и Саратовском [Фитопланктон Нижней Волги..., 2003] и представлена в альгофлоре мезотрофных озёр Беларуси [Михеева, 1999]. *Anabaena bergii* предпочитает солёные водоёмы: обнаружена в Тилигульском лимане Чёрного моря [Теренько, 2005] и Таганрогском заливе Азовского моря [Макаревич, 2007], в солёных водоёмах Крыма [Неврова, Шадрин, 2008] и в солёных маршах Сербии [Cvijan, Krizmanić, 2009]. В 1990-е гг. она впервые отмечена в пресных водоёмах Западной Европы: Турции и Словакии [Cirikaltindag et al., 1992; Hindák, 1992]. В настоящее время рассматривается как инвазийный вид в Германии [Stüken et al., 2006] и Чехии [Kastovský et al., 2010]. На Северо-Американском континенте *Anabaena bergii* обнаружена в озёрах и реках Флориды [Yilmaz et al., 2008], относится к категории потенциально токсичных видов, способна продуцировать цилиндропермопсин [Humpage, 2008]. Сведения о её экологии, распространении и физиологии весьма немногочисленны.

Из пресноводных динофлагеллат в последние годы привлекает внимание широкое распространение ***Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas 2001** (Syn.: = *P. corillionii* Leitaó, Ten-Hage, Mascarell et Coute, 2001; *P. rhomboides* Krakhmalny, 2002). Возможно, первоначально этот вид был обнаружен в р. Дунай, но впервые описан из притоков р. Тисса на территории Венгрии по данным

1986–1995 гг. [Grigorszky et al., 2001]. В этот же период вид был отмечен в Италии, Германии, Франции, Румынии, Австрии, Словакии и Сербии, Хорватии, Польше [Grigorszky et al., 2001; Kastovský et al., 2010]. В июле 1989 г. *Peridiniopsis kevei* был обнаружен в реках Молога, Вочкомка, впадающих в Моложский плёс Рыбинского водохранилища и в прибрежном мелководье Моложского плёса (не опубликованные данные автора). В 1994–1999 гг. вид описан из пресных водоёмов Украины как *Peridiniopsis rhomboides* Krakhmalny [Крахмальный, 2001]. В 2007 г. он был обнаружен в Чешской республике, где в 2009 г. встречался в больших эвтрофных водохранилищах [Kastovský et al., 2010]. Вызывал «цветение» воды в пруду в центральной Японии весной/летом 2003 г. [Horiguchi, 2004; Takano et al., 2008].

Анализ местообитаний *Peridiniopsis kevei* показал, что он распространён в больших и малых озёрах и водотоках различного трофического типа – от олиго- до эвтрофных, может развиваться в широком диапазоне концентраций общего азота и фосфора, но относительно узком диапазоне температуры и щёлочности. Обычно встречается летом или ранней осенью при температуре 15.8–26.1 °С. Наибольшей биомассы достигает в летний период и может вызывать «цветение» воды [Grigorszky et al., 2001].

Из рафидофитовых водорослей в последние десятилетия стал широко распространяться ***Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing**. Вид впервые описан в 1853 г. из мелководного пруда около Берлина (Германия), затем в 1894 г. – из прудов в окрестностях Хельсинки (Финляндия) и в 1945 г. – в озёрах Швеции. Массовое развитие вида впервые зарегистрировано в 1934 г. в болотном озере около Вудс-Хола штат Массачусетс (США) [Drouet, Cohen, 1935] и в 1948 г. в оз. Хельгашён около г. Векшё в южной Швеции. В дальнейшем вид был обнаружен в

Норвегии, Дании, Финляндии, Австрии, Чехии, Канаде, Южной Америке и Африке [Cronberg et al., 1988] и Польше [Hutorowicz, 1993].

На территории бывшего СССР в водоёмах России и Украины находки *Gonyostomum semen* описаны в первой половине XX в. [Аверинцев, 1901; Коршиков, 1917; Матвієнко, 1941; Комаренко, 1968]. Однако первый случай массового развития *Gonyostomum semen* отмечен в России в 1985 г. в небольших слабоминерализованных, высокоцветных реках левобережного Заволжья Нижегородской области [Ветрова, Охупкин, 1990]. Затем в 1989 г. – в полигумозном слабозакисленном эвтрофном оз. Кривое в Вологодской области [Korneva, 2001], в 1990–1993 гг. и 1997–2008 гг. в озёрах Южной Карелии [Kalugin, 1991; Никулина, 1997; Воякина, 2010], а в 2003–2006 гг. – в слабоминерализованных стратифицированных карстовых озёрах Владимирской области при рН 5.5–7.6, концентрации кальция 1.9–14.7 мг/л и цветности воды 13–70 град. [Гусев, 2007]. В 2000–2004 гг. этот вид доминировал в притоках Ладожского озера [Trifonova et al., 2007]. Летом 2009–2011 гг. в 4-х (Малое Луговое, Медведевское, Волочаевское и Охотничье) из 15-ти озёр центральной части Карельского перешейка отмечено массовое развитие *Gonyostomum semen*, который ранее в них не встречался [Трифонова и др., 2012].

С 1978 по 1989 г. в Финляндии *Gonyostomum semen* распространился в 110 озёрах, охватывающих территорию от юго-восточной части страны до Северного полярного круга, достигая массового развития в высокотрофных и цветных водах [Lepistö et al., 1994]. В 1987 г. *Gonyostomum semen* был обнаружен в большом количестве в высокогорном глубоководном слабоминерализованном мезотрофном оз. Перелуп во Франции [Le Cohu et al., 1989]. В Германии с 1956 по 1960 г. он встречался только на торфяниках и в болотных озёрах около Берлина после

первоначальных находок в XIX в. В 1982, 1988 и 1996 гг. вид обнаружен в северной Германии около Гамбурга [Geissler, Kies, 2003], в нижней Саксонии и на территории Шлезвиг-Гольштейна [Kusber, 2003] а в 1991–1992 гг. – в период летней стратификации в мезотрофном водохранилище Вальпараисо и некоторых горных озёрах в Испании [Negro et al., 2000]. В 1993–1994 гг. наблюдалось массовое развитие *Gonyostomum semen* в маленьком высокоцветном оз. 979, расположенном на территории экспериментальной озёрной области в районе северо-западного Онтарио [Findlay et al., 2005]. Высокие показатели количественного развития вида впервые зафиксированы летом в стратифицированном мезотрофном озере в центрально-восточной Польше в 1996–1997 гг. [Pęczuła, 2007]. С 1980-х по 2000-е гг. установлено прогрессирующее развитие этого вида в 80-ти высокоцветных мягководных озёрах Эстонии, где его биомасса достигала до 100 г/м³. До этого времени *Gonyostomum semen* (с 1950 до 1980-х гг.) встречался там лишь в единичных экземплярах [Laugaste, Nõges, 2005]. В последние десятилетия вид широко распространился в различных озёрах в окрестностях г. Риги, в водохранилищах северной и дистрофных озёрах восточной Латвии [Druvietis, 2007]. С 1990-х гг. (1992–2003 гг.) он доминирует в фитопланктоне гумусовых озёр, богатых минеральными питательными веществами при pH 5.5–7.0 в южной Швеции [Willén, 2003]. Встречается в гумусовых кислотных озёрах Великобритании [Pentecost, 2002], в торфяниках Венгрии [Grigorszky et al., 2010], известен также из китайских рыбоводных прудов [He, Li, 1983] и из 17-ти водоёмов Японии [Kato, 1991]. В 2000 г. в стратифицированном озере Японии *Gonyostomum semen* вызывал «цветение» воды [Takemoto et al., 2001]. Вид также обнаружен в Африке [Gerrath, Denny, 1980] и в прибрежных

закисленных (pH = 4.9) гумозных лагунах Бразилии [Alves-de-Souza et al., 2006].

Анализ экологических условий, сопровождающих высокое обилие вида, показал, что *Gonyostomum semen* – факультативный миксотроф (осмотроф), наибольшего развития достигающий в стратифицированных озёрах с высокой цветностью в период наибольшего прогрева воды [Eloranta, Råike, 1988; Findlay et al., 2005; Rengefors et al., 2008; Bloch, 2010]. Его рассматривают как инвазийный вид в бореальных озёрах [Lepistö et al., 1994]. Он положительно реагирует на увеличение в воде концентрации биогенных веществ [Lepistö, Saura, 1998; Takemoto et al., 2001], выдерживает низкую прозрачность и небольшую глубину проникающей солнечной радиации [Druvietis et al., 2010]. В морфофункциональной классификации [Reynolds et al., 2002] *Gonyostomum semen* присвоен код Q, представляющий виды, толерантные к высокой цветности воды. «Цветение» воды этим видом вызывает аллергическую реакцию у купающихся.

Из диатомовых водорослей как инвазийный вид широко известна ***Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge**. В начале прошлого столетия (1910–1911 гг.) *S. subsalsum* обнаружена в заливах и бухтах в окрестностях Стокгольма [Cleve-Euler, 1951]. По данным за 1956–1974 гг., вид был распространён в юго-восточной части Балтийского моря, в заливах у берегов Финляндии и Германии, а также в р. Вюмме (приток Везера, около Бремена, Северная Германия) и озёрах Карелии (Финляндия, около Хельсинки) [Hasle, Evensen, 1975]. В 1974 г. она была впервые обнаружена в р. Рейн [Friedrich, Pohlmann, 2009], а в 1980-х гг. отмечена в доминирующих комплексах фитопланктона устья р. Невы и Финского залива [Никулина, Генкал, 1990], осенью 1993–1994 гг. – в Померанском заливе (южное побережье Балтийского моря) и в 1997 г. – в

прибрежных водах Литвы [Wasmund et al., 2000].

Первые находки этого вида в эвтрофном оз. Ловер Лох Эрне, расположенном на северо-западе Ирландии, датировали 1980 г. [Gibson et al., 2003], где в 1991 г. отмечено его массовое развитие [Gibson et al., 1993]. Вид доминирует в фитопланктоне рек Нидерландов: Мёз и Рейн [Ibelings et al., 1998], Ваал – приток Рейна [Spraink et al., 1998], и Германии: Дунай, Неккар – приток Рейна [Gosselain et al., 1994]. В 2001–2003 гг. отмечено массовое развитие вида в южной части Ладожского озера, преимущественно в Волховской губе [Генкал, Трифонова, 2009]. *Skeletonema subsalsum* причисляют к инвазийным видам в больших Лаврентийских озёрах (США/Канада), где она впервые зарегистрирована в 1973 г. в оз. Эри [Hasle, Evensen, 1975], позднее в озёрах Онтарио, Мичиган и Гурон [Hasle, Evensen, 1976; Stoermer, 1978; Mills et al., 1993].

В 1991–1992 гг. *Skeletonema subsalsum* обнаружена в лагуне Мексиканского залива [Castillo et al., 1995], в 1999–2000 гг. – в р. Парана (Южная Америка) [Devercelli, 2006], в 2008–2009 гг. – в прибрежных водах Южной Кореи [Jung et al., 2009] и в 2004–2005 гг. – в водохранилище, расположенном в бухте Исахая моря Ариаке (Япония, остров Кюсю) [Ittisukananth, 2008].

На территории бывшего СССР в 1950-е гг. ежегодное массовое развитие *S. subsalsum* отмечалось в Таганрогском заливе Азовского моря. Также она была обнаружена в Днепровско-Бугском лимане Чёрного моря [Прошкина-Лавренко, 1963]. В настоящее время вид причисляют к возбудителям «цветения» воды водоёмов Азово-Черноморского бассейна [Рябушко, 2003]. Летом 1954–1964 гг. впервые было отмечено его массовое развитие в центральном районе Северного Каспия и в устье р. Волги [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968]. В конце 1950-х гг. началось постепенное проникновение *S. subsalsum*

в водохранилища Волги: летом 1958 г. она доминировала на участке от Нижнего Новгорода до плотины Куйбышевского водохранилища, а летом 1961 г. отмечена в значительном количестве в Нижней Волге. В 1964–1969 гг. *S. subsalsum* была обнаружена на всём протяжении Волги, но в массовом количестве – в Волгоградском водохранилище и Нижней Волге [Волошко, 1969; Кузьмин и др., 1970]. В 1969–1975 гг. максимальное развитие *S. subsalsum* наблюдалось в водохранилищах не только Нижней, но и Средней Волги [Генкал, Кузьмин, 1980], а в 1989–2004 гг. наибольшей относительной биомассы вид достигал в Верхней Волге [Korneva, 2007].

В Верхней Волге, в Рыбинском водохранилище, этот вид первоначально был отмечен в 1955 и 1959 гг. лишь на отдельных его участках, а с 1962 г. он начал развиваться по всей акватории водоёма. Максимальное обилие вида приурочено к более высокотрофным речным участкам водохранилища. В 1976–1977 гг. *S. subsalsum* впервые обнаружена в Шекснинском водохранилище и в озёрах Северо-Двинской системы, а в 1980-е гг. – в оз. Неро [Korneva, 2007].

Skeletonema subsalsum – космополит, теплолюбивый, пресноводный, солоноватоводный, планктонный вид, развивающийся в экспериментальных условиях при солёности до 35‰ [Paasche et al., 1975; Balzano et al., 2011], а в природных водах (реках, озёрах, внутренних морях, прибрежных морских водах и маршах) – часто в эвтрофных водах при солёности до 15‰ [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Hasle, Evensen 1975; Mills et al., 1993; Clarke, 1995; Gibson et al., 2003; List of Alien Species, s. a.].

В середине 1980-х гг. в водохранилищах Волги зафиксировано появление нового вида из диатомовых водорослей – космополита, обитающего в морях, эстуариях и пресных водах, галофила, предпочитающего эвтрофные воды [Krammer, Lange-Bertalot, 1991;

Van Dam et al., 1994]. *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. Первоначально его присутствие было отмечено в 1986 г. в водах Северного Каспия [Kiss et al., 1990], массовое развитие – в Нижней Волге [Зеленевская, 1998], а в 1988–1989 гг. – в Куйбышевском водохранилище [Генкал и др., 1992]. Сезонные наблюдения на последнем показали, что он может развиваться с мая по ноябрь, достигая наибольшего обилия в августе-сентябре при температуре воды 15–20 °С [Генкал и др., 1992]. В маршрутных экспедициях по всей Волге в 1989–1991 гг. *A. normanii* обнаружен летом в водохранилищах Средней и Нижней Волги при максимальных численности и биомассе в Саратовском водохранилище и на не зарегулированном участке Нижней Волги [Korneva, 2007]. Обилие вида резко снижалось вверх по течению после устья р. Камы по мере снижения минерализации воды. На начальных этапах его распространение в севернее расположенные водохранилища лимитировалось концентрацией солей. В 1992 г. отмечена высокая численность *A. normanii* в Камском плёсе Куйбышевского водохранилища, который отличается более высокой минерализацией [Тарасова, Буркова, 2005]. В 1984–1999 гг. вид был обнаружен в притоках этого водохранилища, где его максимальное обилие наблюдалось в р. Чапаевке [Тарасова, Буркова, 2005], подверженной сильному антропогенному воздействию. Летом 2004–2005 и 2008–2009 гг. вид зарегистрировали в фитопланктоне трёх камских водохранилищ при максимальной численности в Воткинском и Нижнекамском [Тарасова, Буркова, 2005; Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011]. В водохранилищах Верхней Волги *Actinocyclus normanii* (идентифицированный как *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar.) впервые обнаружен в 1993 г. в Шекснинском плёсе Рыбинского водохранилища [Генкал, Елизарова, 1996]. В 1994 г. он был найден также на мелководье у

западного побережья водоёма и в значительном количестве в более северном Шекснинском водохранилище [Korneva, 2007]. Предполагают, что *A. normanii* переносится в Рыбинское водохранилище со стоком вод из Шекснинского. В 1998 г. вид распространился в центральной (озерной) части Рыбинского водохранилища, а в 2004 г. – по всей акватории водоёма [Korneva, 2007]. В Горьковском водохранилище *A. normanii* впервые зафиксирован в 1992 г., а в Ивановском водохранилище – летом 1997 г. [Korneva, 2007]. В 2000 г. вид был выявлен в речной части Горьковского водохранилища, а в 2001 г. он распространился по всему водоёму. Обилие *A. normanii* в Горьковском водохранилище было сопоставимо с его величинами, полученными для Рыбинского. Среди водохранилищ волжского каскада до сих пор *A. normanii* не обнаружен только в Угличском.

Для европейских рек и озёр *Actinocyclus normanii* известен с 80-х годов XIX в. [Hasle, 1977]. В 1957 г. его массовое развитие наблюдалось в водохранилище Квин Мей, расположенном около Лондона [Belcher, Swale, 1979]. В 1970-е гг. *A. normanii* был обнаружен в р. Темзе. В 1986–1989 гг. помимо Нижней Волги и Северного Каспия он был найден в реках и водохранилищах Чешской республики, Франции и Венгрии, в реках и озёрах Германии [Kiss et al., 1990]. В середине 1990-х гг. вид доминировал в прибрежных водах Балтийского моря, подверженных значительному антропогенному эвтрофированию, у Литвы [Wasmund et al., 2000] и Польши (у г. Гданьска) [Stachura, Witkowski, 1997], а в 2000 г. – у российского побережья Куршского залива [Дмитриева, 2003]. В последнем этот вид отмечался уже в 1920–1930-е гг., но вплоть до 1996 г. не регистрировался среди доминантов [Lange, 2010]. Предполагают о существовании южного (из Каспийского моря) и северного

(из Балтийского моря) путей расселения этого вида в водохранилища Волги [Korneva, 2007]. В Великих американских озёрах *A. normanii* впервые обнаружен в 1938 г., а с 1960–1970-х гг. он стал обычным для прибрежных сообществ высокотрофных участков озёр Эри, Гурон, Мичиган и Онтарио [Stoermer et al., 1985].

Таким образом, начиная со второй половины XX столетия *A. normanii* активно расселяется в пресные водоёмы Европы и Северной Америки. Увеличение его обилия в американских озёрах и в Балтийском море связывают с ростом их продуктивности. Однако такое объяснение не применимо к появлению этого вида в р. Дунай [Kiss et al., 1990], где уровень трофии длительный период не менялся. Распространение этого вида в р. Волге первоначально ограничивалось геохимическим барьером на водосборе в районе устья р. Камы, где значительно влияние высокоминерализованных камских вод, и было лимитировано содержанием солей [Korneva, 2007]. Сопоставление обилия *Actinocyclus normanii* с концентрацией хлоридов и кальция в воде [Belcher, Swale, 1979] не принесло положительных результатов. По мнению большинства специалистов, появление и распространение этого вида в пресных водах связано с процессом эвтрофирования.

Помимо *Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii* в 1970–1980-е гг. во всех волжских водохранилищах был обнаружен ещё один стенотермный, теплолюбивый, пресноводно-солонатоводный вид, *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle [Генкал, 1992], широко распространённый в различных внутренних водоёмах, встречающийся в широком диапазоне солёности [Krammer, Lange-Bertalot, 1991; Kiss et al., 1994; Van Dam et al., 1994]. По функциональной классификации фитопланктона [Reynolds et al., 2002] *Skeletonema potamos*, *S. subsalsum* и *Actinocyclus normanii* относят к группе D [Devercelli, 2006, 2010], которую

составляют диатомеи, предпочитающие мелководные, мутные водоёмы, включая реки, толерантные к перемешиванию, чувствительные к снижению содержания биогенных веществ.

В 1969–1972 гг. в планктоне Волги был обнаружен обитатель Каспийского, Азовского и Аральского морей, солонатоводный и пресноводный космополит, эвригалинный, эвритермный вид *Thalassiosira incerta* Makar. [Макарова и др., 1976; Макарова, 1988]. Она была отмечена во всех водохранилищах волжского каскада [Волга..., 1978]. Наибольшее её обилие наблюдалось в низовье реки, которое постепенно снижалось вверх по течению в направлении до устья р. Камы по мере снижения концентрации солей в воде. Электронно-микроскопические исследования материалов, собранных в 1970–1989 гг. по всем волжским водохранилищам, не зарегистрировали этот вид только в Ивановском и Рыбинском водохранилищах [Генкал, 1992]. До конца 1980-х гг. *Thalassiosira incerta* обнаруживали в р. Каме, Пертозере (Карелия), оз. Белом (Вологодская область), в эстуарии рек Темзы и Большой Уз, оз. Эри, реках Калифорнии, в реках Миссисипи и Нил [Диатомовые..., 1988; Макарова, 1988]. В последние годы вид был отмечен в Цимлянском водохранилище [Генкал, Голоколенова, 2008] и в Придунайском районе Чёрного моря [Генкал и др., 2009].

Пресноводно-солонатоводный, эвригалинный вид, широко распространённый в прибрежном планктоне Северного, Балтийского, Чёрного, Аральского морей и пресных континентальных водоёмах Австралии, США, Канады, Франции и Венгрии [McCarthy, 2013] *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle (Syn.: *T. bramaputrae* (Ehrenberg) Håk. et Lock., *Coscinodiscus lacustris* Grun.) встречается практически во всех водохранилищах Волги за исключением Угличского [Корнева, Генкал, 2000; Фитопланктон..., 2003].

До основного гидростроительства плотин в фитопланктоне Волги [Эльдарова-Сергеева, 1913; Есырева, 1935; Киселёв, 1948] этот вид отсутствовал. В 1964–1965 гг. он был зарегистрирован в Шекснинском водохранилище [Кузьмин, 1976], а в 1963–1966 гг. – в Куйбышевском [Миргородченко, 1972], в 1968–1985 гг. – в Саратовском [Герасимова, 1996], а в 1953–1969 гг. – в Рыбинском [Рыбинское..., 1972]. При этом в 1968–1971 гг. вид не отмечен в Саратовском водохранилище [Герасимова, 1973]. В списке видов Волги (по данным 1969–1972 гг.) *Thalassiosira lacustris* указывалась для водохранилищ Верхней и Средней Волги без конкретного уточнения [Волга..., 1978]. Это один из первых представителей рода *Thalassiosira*, выявленный в Волге после образования водохранилищ.

Из других солоноватоводных видов рода *Thalassiosira* в планктоне Волги в конце 60-х – начале 70-х гг. XX в. обнаружены ***T. pseudonana* Hasle et Heimdal** и ***T. weissflogii* (Grun.) Fryxell et Hasle** (Syn.: *T. fluviatilis* Hust.) [Волга..., 1978]. Наличие первой во всех водохранилищах Волги подтвердили дальнейшие электронно-микроскопические исследования [Генкал, 1992]. Однако второй вид был отмечен в Ивановском, Рыбинском, Чебоксарском, Саратовском водохранилищах и в низовье Волги. Его наличие (Syn.: *T. hustedtii* Poretz. et Anis.) в Волгоградском водохранилище представлено в конспекте флоры планктона Нижней Волги [Фитопланктон..., 2003]. *Thalassiosira pseudonana* – солоноватоводный, морской, бореально-тропический вид [Макарова, 1988], известный из вод Нидерландов, Германии, Финляндии, Испании Австралии и США [McCarthy, 2013]. *Thalassiosira weissflogii* – пресноводный-солоноватоводный, широкобореальный и нотальный вид [Макарова, 1988], в России встречается кроме волжских водохранилищ в Каспийском море, Невской губе,

Цимлянском водохранилище, солёных озёрах Старой Руссы, Ладожском озере и его притоках, болотах Пензенской области, в бассейне р. Яны (Якутия) [Генкал, Куликовский, 2009].

По материалам 1970–1989 гг. во всех волжских водохранилищах обнаружена также ***Thalassiosira guillardii* Hasle** [Генкал, 1992], которая первоначально отмечалась только в Саратовском водохранилище, в низовье Волги и её притоках: Оке и Суре [Макарова, 1988]. Это – космополит, широко распространённый в реках и озёрах Евразии, США, Канады [Wojtal, Kwadrans, 2006], а также в морских и солоноватых прибрежных водах [Макарова, 1988].

В 1985–1986 гг. в приустьевом пространстве Волги выявлена ***Thalassiosira proschkinae* Makar.** [Генкал, Лабунская, 1992], которая ранее встречалась в Каспийском, Азовском морях и оз. Аджикабул в Азербайджане [Макарова, 1988], а также у берегов и в реках Англии [Belcher, Swale, 1986]. Этот вид присутствует в списке видов фитопланктона Балтийского моря [Hällfors, 2004] и водных организмов Германии [Taxalste..., s. a.]. Данные по датированным колонкам седиментов показали об увеличении относительного обилия этого вида в 1990-е гг. в эстуариях рек Ньюс и Памплико в Северной Каролине (США) [Cooper, 2000].

Летом 1989–1991 гг. в водохранилищах Средней и Нижней Волги (Чебоксарском, Куйбышевском и Волгоградском) впервые был выявлен редкий для пресных вод вид ***Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle**, а в Куйбышевском – ***T. gessneri* Hustedt** [Генкал, Корнева, 2001]. Первый известен из озёр Центральной Африки [Gasse, 1975; Hasle, 1978], второй – из оз. Маракайбо (Венесуэла) и рек Северной Америки [Hasle, Lange, 1989; Kiss et al., 2002]. В 1980-х гг. *T. faurii* обнаружена в днепровских водохранилищах (Киевское) – первоначально она

была описана как *Talassiosira lacustris* [Генкал, Щербак, 1987; Генкал и др., 2007] – а также в реке Тисе (Венгрия) [Kiss et al., 1984]. Недавно оба вида зарегистрированы также в придунайском районе северо-западной части Чёрного моря [Генкал и др., 2009], а *T. faurii* – в Цимлянском водохранилище [Генкал, Голоколенова, 2008], в 2006–2008 гг. – в р. Свислочь (Белоруссия) [Генкал и др., 2010], в водоёмах Карелии, как *Thalassiosira bramaputrae* var. *septentrionalis* (Grun.) Makar., которая конспецифична *Thalassiosira faurii* [Генкал и др., 2007]. Некоторые авторы причисляют *T. faurii* к пресноводным видам [Генкал и др., 2007]. Однако она была обнаружена в осадках солёных озёр Северной Дакоты (США) и Египта [Flower, Ryves, 2009], а похожие на неё створки в 1999–2000 гг. – в эстуарии реки Эрбо (Испания), впадающей в Средиземное море [Perez et al., 2009] и в рыбноводном пруду около Братиславы (Словакия) [Hindakova, Hindak, 2012]. Она также выявлена в 2004–2005 гг. в бывшем рыбноводном пруду около г. Киева [Щербак и др., 2006; Генкал и др., 2007] и реках Аргентины в районе Пампы [Licursi, Gomez, 2003]. Другие авторы относят *T. faurii* к галофилам [Bergner, 2003]. Этот вид вошёл в Красную книгу Венгрии [Németh, 2005].

Солоноватоводный вид *Thalassiosira gessneri* имеет более широкое распространение. Он известен из вод Австралии, Бразилии, Бельгии, Нидерландов, Люксембурга, Франции и Германии [McCarthy, 2013].

Большинство из перечисленных представителей рода *Thalassiosira* за исключением *T. proschkinae* и *T. gessneri*, а также виды из рода *Skeletonema* были обнаружены в 1980-е гг. и в днепровских водохранилищах: Киевском и Каневском [Генкал, Щербак, 1987; Щербак и др., 1992].

К настоящему времени в фитопланктоне Волги выявлено 8 видов из рода *Thalassiosira*, но только один из них, *T. incerta*, может развиваться

в более или менее значительных количествах. В 2011 г. в нижнем течении р. Оки она отмечена впервые для Волжского бассейна в составе доминирующего планктонного комплекса [Генкал, Охапкин, 2013].

В первом десятилетии XXI в. число находок новых галофильных диатомей в водохранилищах Волги продолжало увеличиваться: в Куйбышевском водохранилище обнаружены *Cyclotella ambigua* Grunow emend. Genkal [Генкал и др., 2008], *Amphora coffeaeformis* (C. Agardh) Kütz. и *Chaetoceros muelleri* Lemm. [Тарасова, Буркова, 2010], в р. Оке – *Cyclotella marina* (Tanimura, Nagumo et Kato) Aké-Castillo, Okolodkov et Ector [Генкал и др., 2012].

Обсуждение

Из приведённых сведений видно, что, начиная со второй половины XX в., наблюдается активное расширение ареалов отдельных видов водорослей. В последние десятилетия число водоёмов, где неофиты начинают интенсивно развиваться, перестраивая структуру аборигенных сообществ, значительно возросло. Важно, что во многих случаях это касается водоёмов, где проводится длительный мониторинг, что в значительной степени исключает случайность новых находок. Некоторые виды-вселенцы могут вызывать «цветение» воды и относятся к потенциально токсичным. В настоящее время в Чехии к чужеродным относят 24 планктонных вида: 10 цианобактерий, 9 диатомовых, 1 динофитовую и 4 зелёных водорослей [Kastovský et al., 2010]. В водохранилищах Волги (Россия) можно выделить 15 видов-вселенцев из диатомовых [Корнева, 2003; Тарасова, Буркова, 2010; Генкал и др., 2012], а в Великих лаврентийских озёрах (США) – 16 диатомей и 1 цианобактерию [List of Alien Species, s. a.]. В последнем случае за наиболее вероятный способ их распространения считают проникновение с балластными водами. Однако перенос спор и клеток водорослей

может осуществляться самыми разнообразными путями: мигрирующими животными, водным транспортом, перемещением воздушных потоков. Этому процессу также способствует строительство каналов и водохранилищ. Все перечисленные способы заноса аллохтонных видов существуют уже достаточно давно, однако интенсификация процесса расселения стала заметна лишь в последние три десятилетия.

Предполагают, что причина распространения чужеродных видов водорослей в водохранилищах Волги – гидростроительство и изменение климата, повлекшие за собой трансформацию гидрологического и гидрохимического режима реки [Korneva, 2003, 2007]. Влиянию изменения климата на инвазийные процессы в последние годы уделяют внимание и другие исследователи [Briand et al., 2004; Hamilton et al., 2005; Mooij et al., 2005; Conroy et al., 2007; Wiedner et al., 2007; Paerl, Huisman, 2009]. При этом основным фактором, способствующим расширению биогеографических границ южных видов в сторону более высоких широт, считают, прежде всего, увеличение температуры воды. Повышение температуры может способствовать улучшению условий прорастания акинет цианобактерий [Wiedner et al., 2007], а также смещению сроков начала и продолжительности вегетации аборигенных видов [Gerten, Adrian, 2000; Blenckner, Chen, 2003; Korneva, 2007]. Все перечисленные инвазийные виды планктонных водорослей максимального развития в водоёмах реципиентах обычно достигают летом, в период максимального прогрева водной толщи. Особенно это характерно для цианобактерий. Однако условия оптимального развития, например *Cylindrospermopsis raciborskii*, совпадают с таковыми, необходимыми для интенсивной вегетации цианобактерий вообще [Harmful Cyanobacteria..., 2005]. Экологической особенностью этого

вида является устойчивость к высокой концентрации солей (до 4‰). Сведения об изменении ионного состава в водоёмах, где появляются виды-вселенцы, приводятся крайне редко. Основное внимание уделяют содержанию биогенных элементов, что важно для оценки трофии вод. Однако именно изменение концентрации и соотношения солей могло быть потенциальной причиной того, что в оз. Балатон (Венгрия) развитие сообщества пошло по пути как автохтонной адаптации аборигенных видов, так и за счёт аллохтонной миграции цианобактерий [Padisák, Reynolds, 1998].

Проявления современных тенденций изменения климата и их последствий разнообразны. Наряду с увеличением температуры воздуха происходит увеличение количества осадков, изменение локальных погодных условий (засуха, шторм, наводнения), изменение направления ветров, сроков таяния (паводков) и становления ледяного покрова. Все это приводит к изменению показателей гидрологического и гидрохимического режимов водоёмов: температуры, прозрачности и цветности воды, световых условий, потоков биогенных и минеральных веществ, смещению термоклина и др. [Schindler et al., 1990; The impact of Climate..., 2010].

К одному из прогнозируемых последствий глобального потепления относят аридизацию территории Волжского бассейна [Коломыц, 2003], которая приведёт к изменению почвенно-растительного покрова и сдвигу зональных природных комплексов. Процесс аридизации под воздействием глобальных климатических процессов может ускоряться за счёт активной неразумной человеческой деятельности: вырубки лесов, откачки подземных вод, эрозии почв, вызванной неэффективным сельским хозяйством, мелиорацией и т.п. Антропогенное нарушение влагообмена способствует увеличению степени засоления почв за

счёт поднятия уровня грунтовых вод, уменьшения мощности зоны аэрации и роста испарения [Долгов, 2003]. Изменение химического состава почв влечёт за собой трансформацию гидрохимического режима водных экосистем. Увеличение минерализации и изменение соотношения ионов отмечено в пресных водах, расположенных в разных географических зонах Евразии (Ладожское озеро, Волга, Днепр, Дон, Кубань, Сырдарья, Амударья, Кашкадарья, Припять, Дунай, водохранилища Свердловской и Челябинской областей) [Тарасов, Бесчётнова, 1987; Былинкина и др., 1993; Журавлёва, 1998; Курейшевич и др., 2002; Ладожское озеро..., 2002; Законнова, Литвинов, 2005; Ерёмкина, Ярушина, 2011]. Повышение концентрации кальция и сульфатов наблюдается в крупном северо-американском оз. Онтарио [Schindler et al., 1990], в реке Шарк (Shark River) во Флориде [Flora, Rosendahl, 1982], увеличение электропроводности, концентрации натрия и снижение содержания кремния – в озёрах Эфиопии [Zinabu et al., 2002]. Перечисленные примеры свидетельствуют о том, что во многих внутренних водоёмах и водотоках мира происходит трансформация ионного состава воды и увеличение минерализации. Но причины подобных изменений могут быть разные, как климатические, так и антропогенные. Этому может способствовать изменение гидрологического режима рек. К колебаниям речного стока особенно чувствительны сульфаты [Скорород, Цыцарин, 1995]. Увеличение концентрации сульфатов в средних и крупных реках может происходить за счёт повышения доли подземного стока в летне-осенний меженьный период путём улучшения условий питания рек подземными более высокоминерализованными водами [Семёнов, Семёнова, 2003]. Строительство плотин на реках влечёт за собой нарушение биогеохимического цикла: изменение потока органического углерода, баланса биогенных и

минеральных веществ и термического режима [Тарасов, Бесчётнова, 1987; Былинкина и др., 1993; Журавлёва, 1998; Friedl, Wüest, 2002]. Под воздействием антропогенного влияния масштабно увеличивается солёность рек и озёр, расположенных в аридной и полуаридной зоне [Williams, 2001]. Поэтому помимо роста температуры важнейшим фактором, стимулирующим внедрение эвригалинных и галофильных видов в пресноводные водоёмы, может быть изменение их ионного состава. В некоторых случаях появление аллохтонных видов связывают не только с повышением минерализации, но и с увеличением трофии вод [Mayer et al., 1997; Korneva, 2007; Moustaka-Gouni et al., 2007], которые неразрывно взаимосвязаны между собой. В экспериментах на первых этапах повышения минерализации происходит увеличение доли в сообществе мелкоклеточных видов водорослей с высоким относительным содержанием хлорофилла [Курейшевич и др., 2002], что характерно при нарастании продуктивности вод. Интенсивное развитие большинства видов-вселенцев планктонных водорослей ассоциируется с высоко трофными водами.

Поднятие грунтовых вод и увеличение поверхностного стока за счёт роста количества атмосферных осадков в гумидной зоне может приводить к повышению содержания растворённых органических веществ и цветности в водоёмах [Forsberg, 1992], то есть к прогрессивной гумидизации территории [Клиге и др., 2000]. Наряду с эвтрофированием это может быть катализатором расширения ареала некоторых бореальных видов и активизации их развития, как например *Gonyostomum semen*, который требователен одновременно к высоким трофии и цветности воды [Korneva, 2001].

Заключение

Таким образом, к настоящему времени к чужеродным, проникающим

в новые экологические пространства, причисляют около пяти десятков видов планктонных водорослей, относящихся в основном к цианобактериям и диатомовым, которые определяют структуру планктонных альгоценозов пресных водоёмов Голарктики. Основное направление их распространения – с юга на север, у некоторых видов (*Gonyostomum semen*) – с севера на юг и юго-восток. Современные последствия стремительных трансформаций водных экосистем: повышение температуры, минерализации, цветности и трофии пресных вод, обусловленные как естественными природными (климат), так и антропогенными воздействиями, становятся толчком к экспансии видов, более адаптированных к изменяющимся условиям среды. Пути их расселения в различных регионах могут быть самые разнообразные. При этом, однако, следует учитывать, что выявление новых чужеродных видов во многом определяется тщательностью исследований: частотой отбора проб, степенью совершенствования методов изучения и квалификацией специалистов. Наиболее достоверные сведения об их появлении и натурализации могут быть получены в условиях организации длительных наблюдений – экологического и флористического мониторинга. Поэтому нужно с большой осторожностью и ответственностью относиться к находкам новых видов, прежде чем причислять их к чужеродным.

Литература

- Аверинцев С.В. Материалы к познанию фауны простейших в окрестностях Бологовской Биологической станции // Тр. Преснов. биол. станции СПб. общ. естеств. СПб., 1901. № 1. С. 205–238.
- Аксёнова Е.И. Редкие представители синезелёных водорослей планктона нижнего Дона и Цимлянского водохранилища // Новости систематики низших растений. 1974. С. 76–84.
- Бабаназарова О.В., Александрина Е.М., Рахмангулов Р.А. Всплеск развития субтропического потенциально токсического вида *Cylindrospermopsis raciborskii* в гипертрофном озере Неро (Россия) // Тез. докл. IV Международная научная конференция «Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды», 12–17 сентября 2011 г., к.п. Нарочь, Беларусь. 2011. С. 48.
- Балашова Н.Б., Белякова Р.Н., Лукницкая А.Ф., Ковальчук Н.К., Басова С.Л., Жакова Л.В. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные). СПб: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1999. С. 13–78.
- Беляева П.Г. К вопросу о распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Камском и Воткинском водохранилищах // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Водная экология. Пермь: Пермский гос. университет, 2011. Т. IV. С. 19–23.
- Былинкина Н.А., Калинина П.А., Генкал Л.Ф., Петухова Л.А. Гидрохимический режим Ивановского водохранилища в 1984–1985 гг. // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоёмах и их моделирование. СПб.: Гидрометеоиздат, 1993. С. 183–204.
- Ветрова З.И., Охупкин А.Г. Современное состояние изученности рафидофитовых водорослей в Советском Союзе // Бот. журнал. 1990. № 5. С. 631–636.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Волошко Л.Н. Фитопланктон Нижней Волги и некоторых основных рукавов её дельты // Гидробиол. журнал. 1969. Т. 5. № 2. С. 32–38.

- Воякина Е.Ю. Динамика структурных показателей *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. В малых лесных озёрах о. Валаам (Ладожское озеро) // Современные проблемы гидроэкологии: Тезисы докл. 4-й Межд. науч. конф. СПб., 2010. С. 41.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С.И., Беляева П.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия) // Альгология. 2011. Т. 21. № 3. С. 312–320.
- Генкал С.И., Голоколенова Т.Б. Центрические диатомовые водоросли Цимлянского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2008. № 3. С. 178–189.
- Генкал С.И., Елизарова В.А. *Actinocyclus variabilis* (Makar.) Makar. – новый представитель Bacillariophyta в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 1996. № 1. С. 92–93.
- Генкал С.И., Корнева Л.Г. Новые находки диатомовых водорослей (Centrophyceae) из волжских водохранилищ (Россия) // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 457–461.
- Генкал С.И., Кузьмин Г.В. О таксономии и биологии малоизвестных пресноводных видов *Skeletonema* Grev. (Bacillariophyta) // Гидробиол. журнал. 1980. Т. XVI. № 4. С. 25–30.
- Генкал С.И., Куликовский М.С. К морфологии, экологии и распространению *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyta) // Поволжский экологический журнал. 2009. № 3. С. 183 – 189.
- Генкал С.И., Лабунская Е.Н. Новые и интересные диатомовые водоросли планктона Волги и Каспийского моря // Биология внутр. вод. Инф. бюлл. 1992. № 93. С. 8–14.
- Генкал С.И., Охупкин А.Г. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация) // Гидробиол. журнал. 2013. Т. 49. № 1. С. 44–49.
- Генкал С.И., Трифонова И.С. Диатомовые водоросли планктона Ладожского озера и водоёмов его бассейна. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2009. 72 с.
- Генкал С.И., Щербак В.И. Новые данные о флоре диатомовых водорослей (Bacillariophyta, Centrophyceae) Киевского водохранилища // Укр. Ботан. журнал. 1987. Т. 43. № 1. С. 61–65.
- Генкал С.И., Королева Н.Л., Попченко И.И., Буркова Т.Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биология внутренних вод. Информ. бюл. СПб.: Наука, 1992. № 94. С. 14–17.
- Генкал С.И., Михеева Т.М., Куликовский М.С., Лукьянова Е.В. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) реки Свислочь (Белоруссия). Сообщение 1. Centrophyceae // Гидробиол. журнал. 2010. Т. 46. № 1. С. 21–36.
- Генкал С.И., Паутова В.Н., Номоконова В.Н., Тарасова Н.Г. О находке *Cyclotella ambigua* (Bacillariophyta) в Куйбышевском водохранилище // Биол. внутр. вод. 2008. № 1. С. 9–15.
- Генкал С.И., Теренько Л.М., Нестерова Д.А. Новые данные о флоре центрических диатомовых водорослей (Centrophyceae) придунайского района Чёрного моря // Гидробиол. журнал. 2009. Т. 45. № 4. С. 52–72.
- Генкал С.И., Щербак В.И., Майстрова Н.В. Морфологическая изменчивость и таксономия *Thalassiosira faurii* (Gasse) Hasle (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 26–33.
- Генкал С.И., Ярмошенко Л.П., Охупкин А.Г. Первые находки морского вида *Cyclotella marina* (Bacillariophyta) в пресноводных водоёмах Европы // Альгология. 2012. Т. 22. № 4. С. 431–440.
- Герасимова Н.А. Фитопланктон и первичная продукция водохранилища в 1968–1971 гг. // Саратовское водохранилище. Гидрохимический режим, кормовая база и состояние

- запасов рыб. Тр. Сар.отд. ГосНИОРХ Т. XII. Саратов: Приволжское книжное изд-во, 1973. С. 40–60.
- Герасимова Н.А. Фитопланктон Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Тольятти, 1996. 200 с.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезелёные водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Советская Наука, 1953. Вып. 2. 652 с.
- Гусев Е.С. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озёр карстового происхождения Центральной России (Владимирская область): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок, 2007. 24 с.
- Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л.: Наука, 1988. Т. II, вып. 1. 116 с.
- Дмитриева О.А. «Цветение» синезелёных водорослей как показатель эвтрофирования Куршского залива // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Мат. II Межд. науч. конф. 22–26 сентября 2003 г. Минск; Нарочь, 2003. С. 260–263.
- Долгов С.В. Гидроэкологические последствия изменений антропогенной нагрузки на водосборы южной части России в 1990-е годы // Антропогенные воздействия на водные ресурсы России и сопредельных государств в конце XX столетия. М.: Наука, 2003. С. 241–266.
- Ерёмкина Т. В., Ярушина М. И. Степень изученности видового состава водорослей некоторых водоёмов Среднего и Южного Урала // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 104–110.
- Есырева В.И. Фитопланктон Волги по наблюдениям 1931 г. против г. Горького // Уч. Зап. Горьковс. Гос. ун-та. 1935. Вып. 4. С. 83–117.
- Журавлёва Л.А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра // Гидробиол. журнал. 1998. Т. 34. № 4. С. 88–96.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Изменение ионного стока реки Волги за многолетний период // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение РЭА, 2005. Вып. 3. Т. 1. С. 187–192.
- Зеленевская Н.А. Мониторинг фитопланктона и оценка экологического состояния Саратовского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Киселёв В.И. К вопросу о количественном и качественном составе фитопланктона водохранилища на Волге // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1948. Т. 8. Вып. 3. С. 567–584.
- Клиге Р.К., Ковалевский В.С., Федорченко Е.А. Влияние глобальных климатических изменений на водные ресурсы Волжского бассейна // Глобальные изменения природной среды. М.: Научный мир, 2000. С. 220–236.
- Коломыц Э.Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука, 2003. 371 с.
- Комаренко Л.Е. Планктон бассейна реки Яны. М.: Наука, 1968. 151 с.
- Кондратьева Н.В. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Клас гормогонієві – Hormogoniophyceae // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ: Наукова Думка, 1968. Вип. I. Ч. 2. 523 с.
- Корнева Л.Г. Пространственно-временное распределение диатомовых, вселившихся в водоёмы бассейна Волги // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Рыбинский Дом печати, 2003. С. 58–64. (Korneva L.G. Spatial and temporal distribution of invading brakish-water diatoms in the Volga river reservoirs // Invasion of alien species in holarctic. Borok, 2003. С. 352–360.

- Корнева Л.Г., Генкал С.И. Таксономический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона волжских водохранилищ // Каталог растений и животных водоёмов бассейна Волги. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2000. С. 3–103.
- Коршиков А.А. Материалы к флоре водорослей России. Альгологические исследования, произведённые летом 1915 г. на Бородинской Биологической станции // Тр. Бор. биол. станции. Петроград, 1917. Т. IV. № 1. С. 219–267.
- Крахмальный А.Ф. Новый вид рода *Peridiniopsis* Lemm. (Peridinales, Dinophyta) // Альгология. 2001. Т. 11. № 4. С. 468–473.
- Кузьмин Г.В. Водоросли планктона Шекснинского и сопредельной акватории Рыбинского водохранилища // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976. С. 3–60.
- Кузьмин Г.В., Макарова И.В., Волошко Л.И. О нахождении в Волге малоизвестной диатомовой водоросли *Stephanodiscus subtilis* (Van Goor) A. Cl. // Гидробиол. журнал. 1970. Т. VI. № 3. С. 95–97.
- Курейшевич А.В., Морозова А.А., Шуляренко А.В., Пахомова М.Н. Минерализация воды как фактор, определяющий развитие фитопланктона и содержание в нём фотосинтезирующих пигментов // Гидробиол. журнал. 2002. Т. 38. № 5. С. 32–46.
- Ладожское озеро – прошлое, настоящее, будущее. СПб.: Наука, 2002. 327 с.
- Левшакова В.Д. Некоторые экологические особенности фитопланктона Северного Каспия // Тр. КаспНИРХ. 1971. Т. 26. С. 67–82.
- Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 223 с.
- Макарова И.В. Диатомовые водоросли морей СССР: род *Thalassiosira* Cl. Л.: Наука, 1988. 116 с.
- Макарова И.В., Кузьмин, Г.В., Рябкова Л.П. Новые данные о тонкой структуре панциря *Thalassiosira incerta* Makar. и *Stephanodiscus tenuis* Hust. (Bacillariophyta) // Новости систематики низших растений. 1976. Т. 13. С. 28–31.
- Матвієнко О.М. Водорості болот Харківської області // Уч. зап. Харьк. держ. ун-ту. (Тр. н-д і-ту бот., Т. 4). 1941. Т. 22. С. 19–39.
- Матишов Г.Г., Фуштей Т.В. К проблеме вредоносных «цветений» воды в Азовском море (Электронный документ) // Электронный журнал «Исследовано в России». 2003. № 6. С. 213–226. // (<http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/022.pdf>). Проверено 25 09.2013.
- Миргородченко Н.Н. Фитопланктон // Распределение и численность промысловых рыб Куйбышевского водохранилища и обуславливающие их факторы. Тр. Татарск. отд. Гос НИОРХ, Вып. XII. Казань: Татарск. книжн. изд-во, 1972. С. 10–15.
- Михеева Т.М. О нахождении *Anabaenopsis raciborskii* (Wolosz.) V. Miller в Белорусской ССР и некоторые заметки о роде *Anabaenopsis* V. Miller // Acta Universitatis Carolinae – Biologica. 1967. P. 257–265.
- Михеева Т.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: БГУ, 1999. 396 с.
- Неврова Е.Л., Шадрин Н.В. Донные диатомовые водоросли гиперсолёных водоёмов Крыма // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования. Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. С. 112–185.
- Никулина В.Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодно-ацидных и гумифицированных озёр южной Карелии // Реакция озёрных экосистем на изменение биотических и

- абиотических условий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 29–47.
- Никулина В.Н., Генкал С.И. *Skeletonema subsalsum* – доминирующий вид фиотозеноза эстуария р. Невы // Биология внутр. вод: Инф. бюлл. 1990. № 85. Р. 31–34.
- Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли Азовского моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1963. 190 с.
- Прошкина-Лавренко А.И., Макарова И.В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 295 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рябушко Л.Н. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: ЭКОСИ-гидрофизика, 2003. 288 с.
- Семёнов В.А., Семёнова И.В. Антропогенные и климатические изменения гидрологического и гидрохимического режимов рек бассейнов Верхней Оки // Метеорология и гидрология. 2003. № 10. С. 76–85.
- Скорород А.И., Цыцарин А.Г. Изменение солевого состава Среднего и Южного Каспия за период инструментальных наблюдений // Водные ресурсы. 1995. Т. 22. № 1. С. 101–109.
- Тарасов М.Н., Бесчётнова Э.И. Гидрохимия Нижней Волги при зарегулировании стока (1935–1980 гг.) // Гидрохимические материалы. Л.: Гидрометеиздат, 1987. Т. СЛ. 120 с.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Куйбышевском водохранилище и других водоёмах Средней и Нижней Волги // II Международный Симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике» (Борок–2). Рыбинск; Борок: ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2005. С. 60–61.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Фитопланктон Куйбышевского водохранилища в августе 2009 г. // Известия Самарского научного центра РАН. 2010. № 1. С. 174–178.
- Теренько Л.М. Планктонные микроводоросли Тилигульского лимана // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовых зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. Вып. 12 / НАН Украины, МГИ, ИГН, ОФ ИнБюм. Севастополь, 2005. С. 622–361.
- Трифопова И.С., Афанасьева А.Л., Павлова О.А. Распределение и экология *Gonyostomum semen* (Ehrenb.) Diesing в водоёмах Северо-Запада России // Актуальные проблемы современной альгологии: Тезисы докладов IV Межд. конференции. Киев, 2012. С. 305–306.
- Фитопланктон Нижней Волги. Водоохранилища и низовье реки. СПб.: Наука, 2003. 232 с.
- Щербак В.И., Генкал С.И., Майстрова Н.В. Центрические диатомовые водоросли в фитопланктоне Киевского и Каневского водохранилищ // Биология внутр. вод. Инф. бюлл. 1992. № 93. С. 25–30.
- Щербак В.И., Генкал С.И., Майстрова Н.В., Семенюк Н.С. Центричні діатомові (Centrophyceae) різнотипних водойм урбанізованих територій // Природничий альманах. Сер.: Біол. науки, вип. 8. Херсон: Персей, 2006. С. 309–315.
- Эльдарова-Сергеева М.К. Фитопланктон дельты р. Волги за 1909 г. // Тр. Астрахан. Ихтиол. лабор. Астрахань, 1913. Т. 2. Вып. 7. 83 с.
- Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. Vol. 1: Cyanoprocarvota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta / P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Ruggel, 2006. 713 p.
- Alves-de-Souza C., Menezes M., Huszar V. Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil // Acta bot. bras. 2006. Vol. 20 (3). P. 701–708.

- Balzano S., Sarno D., Kooistra W. C. F. Effects of salinity on the growth rate and morphology of ten *Skeletonema* strains // J. Plankton Research. 2011. Vol. 33. № 6. P. 937–945.
- Belcher J., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyceae) // Br. Phycology. 1979. Vol. 14. P. 225–229.
- Belcher J.H., Swale E.M.F. Notes on some small *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from the plankton of the lower Thames and other British Estuaries (identified by transmission electron microscopy) // British Phycological Journal. 1986. Vol. 21. № 2. P. 139–145.
- Berger C., Ba N., Gugger M., Bouvy M., Rusconi F., Coute A., Troussellier M., Bernard C. Seasonal dynamics and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Lake Guiers (Senegal, West Africa) // FEMS Microbiology Ecology. 2006. Vol. 57 (3). P. 355–366.
- Bergner A.G.N. Lake-level fluctuation and late-quaternary climate change in the Central Kehya rift // Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades Doktor der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.) in der Wissenschaftsdisziplin Geologie eingereicht an der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Potsdam. Potsdam, 2003. 151 p.
- Blenckner T., Chen D. Comparison of the impact of regional and North Atlantic atmospheric circulation on an aquatic ecosystem // Climate Research. 2003. Vol. 23. P. 131–136.
- Bloch I. Global Change Impacts on Phytoplankton Communities in nutrientpoor Lakes // Licentiate Thesis Swedish University of Agricultural Sciences. Uppsala, 2010. 34 p.
- Borics G., Grigorszky I., Szabó S., Padisák J. Phytoplankton associations in a small hypertrophic fishpond in East Hungary during a change from bottom-up to topdown control // 11th Workshop of the International-Association-of-Phytoplankton-Taxonomy-and-Ecology (IAP). Shrewsbury, England, 1998. P. 79–90.
- Bormans M., Ford P.W., Fabbro L., Hancock G. Onset and persistence of cyanobacterial blooms in a large impounded tropical river, Australia // Marine and Freshwater Research. 2004. Vol. 55 (1). P. 1–15.
- Bouvy M., Ba N., Ka S., Sane S., Pagano M., Arfi R. Phytoplankton community structure and species assemblage succession in a shallow tropical lake (Lake Guiers, Senegal) // Aquatic Microbial Ecology. 2006. Vol. 45 (2). P. 147–161.
- Bouvy M., Molica R., De Oliveira S., Marinho M., Beker B. Dynamics of a toxic cyanobacterial bloom (*Cylindrospermopsis raciborskii*) in a shallow reservoir in the semi-arid region of northeast Brazil // Aquatic Microbial Ecology. 1999. Vol. 20 (3). P. 285–297.
- Bowling L. Occurrence and possible causes of a severe cyanobacterial bloom in Lake Cargelligo, New South Wales // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 1994. Vol. 45 (5). P. 737–745.
- Briand J.F., Leboulanger C., Humbert J.F., Bernard C., Dufour P. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid-latitudes: Selection, wide physiological tolerance, or global warming? // Journal of Phycology. 2004. Vol. 40 (2). P. 231–238.
- Briand J.F., Robillot C., Quiblier-Llobéras C., Humbert J.F., Coutéa A., Bernard C. Environmental context of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) blooms in a shallow pond in France // Water Research. 2002. Vol. 36. Issue 13. P. 3183–3192.
- Brient L., Lengronne M., Bormans M., Fastner J. First occurrence of *Cylindrospermopsis* in freshwater in France // Environ. Toxicology. 2009. Vol. 24 (4). P. 415–420.

- Burchardt L. Changes in phytoplankton composition of Lake Pałnowskie, receiver of heated water and waste water from a sugar factory (1972/73) // Wydawnictwo Naukowe Uniwersytetu im. A. Mickiewicza w Poznaniu, Seria Biologia. 1977. T. 8. S. 1–119.
- Caraus I. The algae of Romania. Studii si Cercetari. Universitatea Bacau. Biologie. 2002. Vol. 7. 694 p.
- Castillo J.A., Delcastillo M.E.M., Hernandez-Becerril, D.U. Morphology and distribution of species of the diatom genus *Skeletonema* in a tropical coastal lagoon // Eur. J. Phycology. 1995. Vol. 30. P. 107–115.
- Cellamare M., Leitaño M., Coste M., Dutarte A., Haury J. Tropical phytoplankton taxa in Aquitaine lakes (France) // Hydrobiologia. 2010. Vol. 639. P. 129–145.
- Chapman A.D., Schelske C.L. Recent appearance of *Cylindrospermopsis* (cyanobacteria) in five hypereutrophic Florida lakes // Journal of Phycology. 1997. Vol. 33. P. 191–195.
- Chellappa N.T., Costa M.A.M. Dominant and co-existing species of Cyanobacteria from a eutrophied reservoir of Rio Grande do Norte State, Brazil // Acta Oecologica. 2003. Vol. 24 (suppl. 1). P. 3–10.
- Chonudomkul D., Yongmanitchal W., Theeragool G., Kawachi M., Kasal F., Kaya K., Watanabe M. Morphology, genetic diversity, temperature tolerance and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) strains from Thailand and Japan // FEMS Microbiology Ecology. 2004. Vol. 48 (3). P. 345–355.
- Cirikaltindag S., Coute A., Cirik S. Some uncommon cyanophyceae from the Bafa lake (Turkey) // Cryptogamie Algologie. 1992. Vol. 13. P. 235–246.
- Clarke K.B. *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge: some accounts of its occurrence in East Anglia // Quekett Journal of Microscopy. 1995. Vol. 37. № 6. P. 476–484.
- Claus G. Contribution to the knowledge of the blue-green algae of the Salzlackengebiet in Austria // International Revue der Gesamten Hydrobiologie. 1961. Vol. 46 (4). P. 514–541.
- Cleve-Euler A. Die Diatomeen von Schweden und Finnland // Bih. Kgl. Sven. vetenskapsakad. handl. 1951. Teil 1. Bd. 2. № 1. 162 s.
- Conroy J.D., Quinlan E.L., Kane D.D., Culver D.A. *Cylindrospermopsis* in Lake Erie: Testing its Association with Other Cyanobacterial Genera and Major Limnological Parameters // Journal of Great Lakes Research. 2007. Vol. 33 (3). P. 519–535.
- Cooper S.R. The history of water quality in North Carolina estuarine waters as documented in the stratigraphic record. 2000. (Электронный документ) // (<http://repository.lib.ncsu.edu/dr/bitstream/1840.4/1930/1/NC-WRRI-327.pdf>). Проверено 25.09.2013.
- Couté A., Leita M., Martin C. Première observation du genre *Cylindrospermopsis* (Cyanophyceae, Nostocales) en France // Cryptogamie / Algologie. 1997. Vol. 18 (1). P. 57–70.
- Cronberg G., Lindmark G., Bjork S. Mass development of the flagellate *Gonyostomum semen* (Raphidophyta) in Swedish forest lakes – an effect of acidification? // Hydrobiologia. 1988. Vol. 161. № 1. P. 217–276.
- Cvijan M., Krizmanić J. *Anabaena bergii* Ostenf. [f. *minor* (Kisselev) Kossinsk.] (Cyanoprokaryota) – The first record in Serbia, its taxonomic status, and that of the genus *Anabaena* Bory ex Born. & Flah. // Arch. Biol. Sci., Belgrade. 2009. Vol. 61 (4). P. 883–890.
- Devercelli M. Phytoplankton of the Middle Paraná River during an anomalous hydrological period: a morphological and functional approach // Hydrobiologia. 2006. Vol. 563. № 1. P. 465–478.
- Devercelli M. Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the

- Middle Parana. River (Argentina) // *Hydrobiologia*. 2010. Vol. 639. P. 5–19.
- Dobberfuhl L. D.R. *Cylindrospermopsis raciborskii* in three Central Florida Lakes: Population dynamics, controls, and management implications // *Lakes and Reservoir Management*. 2003. Vol. 19 (4). P. 341–348.
- Dokulil M., Mayer J. Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis* – *Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria // *Archiv für Hydrobiologie/Algological Studies*. 1996. Vol. 83. P. 179–195.
- Drouet F., Cohen A. The morphology of *Gonyostomum semen* from Woods Hole, Massachusetts // *Biol. Bull.* 1935. Vol. 68. P. 422–439.
- Druart J.-C., Briand J.-F. First record of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju (Cyanobacteria) in lotic system in France // *Ann. Limnol.* 2002. Vol. 38. № 4. P. 339–342.
- Druvietis I. *Gonyostomum semen* (Ehrb.) Diesing expansion in Latvia's lakes // *Book of Abstracts: 4th International Conference "Research and conservation of biological diversity in Baltic Region" 25–27 April 2007*. Daugavpils: Daugavpils University Academic Press «Saule», 2007. P. 30.
- Druvietis I., Spiņģe G., Driede A., Kokorīte I., Parele E. A Comparative Assessment of Bog Aquatic Environment of Ramsar Site Teiči Nature Reserve and North Vidzeme Biosphere Reserve, Latvia // *Mires and Peat*. Riga: University of Latvia Press, 2010. P. 19 – 40.
- Dyble, J., Paerl H.W., Neilan B.A. Genetic characterization of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) isolated from diverse geographic origins based on *nifH* and *cpcBA*-IGS nucleotide sequence analysis // *Applied and Environmental Microbiology*. 2002. Vol. 68 (5). P. 2567–2571.
- Eloranta P., Räike A. Light as a factor affecting the vertical distribution of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in lakes // *Aqua Fenn.* 1988. Vol. 25. P. 15–22.
- Ersanli E., Gönülol A. A study on the phytoplankton of Lake Simenit, Turkey // *Cryptogamie Algologie*. 2006. Vol. 27. P. 289–305.
- Findlay L., Paterson M.J., Hendzel L.L., Kling J. Factors influencing *Gonyostomum semen* blooms in a small boreal reservoir lake // *Hydrobiologia*. 2005. Vol. 533. № 1–3. P. 243–252.
- Flora M.D., Rosendahl P.C. Historical changes in the conductivity and ionic characteristics of the source water for the Shark River Slough, Everglades National Park, Florida, U.S.A. // *Hydrobiologia*. 1982. Vol. 97. P. 249–254.
- Flower R., Ryves D.B. Diatom preservation: differential preservation of sedimentary diatoms in two saline lakes // *Acta Bot. Croat.* 2009. Vol. 68. № 2. P. 381–399.
- Forsberg C. Will an increased greenhouse impact in Fennoscandia give rise to more humic and coloured lakes? // *Hydrobiologia*. 1992. Vol. 229. № 1. P. 51–58.
- The freshwater algal flora of the British Isles / D.M. John, B.A. Whitton, A.J. Brook. London: Cambridge University Press, 2002. 702 p.
- Friedl G., Wüest A. Disrupting biogeochemical cycles – Consequences of damming // *Aquat. Sci.* 2002. Vol. 64. P. 55–65.
- Friedrich G., Pohlmann M. Long-term plankton studies at the Lower Rhine/Germany // *Limnologia*. 2009. Vol. 39. P. 14–39.
- Gasse, F. L'évolution des lacs de l'Afar Central (Ethiopie et T. F. A. I.) du Plio-Pleistocene à l'actuel. Reconstruction des paleomilieux lacustres à partir de l'étude des Diatomées // *Docteur es Sciences*

- Naturelles. P' Universite de Paris. 1975. Vol. 2-3. P. 1–103.
- Geissler U., Kies L. Artendiversität und Veränderungen in der Algenflora zweier städtischer Ballungsgebiete Deutschlands: Berlin und Hamburg // *Nova Hedwigia*. 2003. Beih. 126. 1–777.
- Gerrath J.F., Denny P. Freshwater algae of Sierra Leone III. Cyanophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Chloromonadophyta, Cryptophyta, Dinophyta // *Nova Hedwigia*. 1980. Vol. 33. P. 933–947.
- Gerten D., Adrian R. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnology and Oceanography*. 2000. Vol. 45. P. 1058–1066.
- Gibson C.E., Anderson N.J., Zhou Q., Allen M. and Appleby P.G. Changes in Sediment and Diatom Deposition in Lower Lough Erne c. 1920-90 // *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*. 2003. Vol. 103B. № 1. P. 31–39.
- Gibson, C.E., McCall R.D., Dymond A. *Skeletonema subsalsum* in a freshwater Irish Lake // *Diatom Research*. 1993. Vol. 8(1). P. 65–71.
- Gosselain V., Descy J.-P., Everbecq E. The phytoplankton community of the River Meuse (Belgium): seasonal dynamics (year 1992) and the possible incidence of zooplankton grazing // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 289. № 1–3. P. 171–179.
- Grigorszky I., Dévai G., Kiss K.T., Tóthmérész B., Gligora M., Plenkovic-Moraj A., Kraj K., Béres V.B., Schnitichen C., Borics G., Nagy A.S. Importance of acidic phosphatase activity in P supply and *Gonyostomum semen* Ehrenberg (Raphidophyta) occurrence in a Hungarian peat bog, Keleméri Kis-Mohos (Ne Hungary) // *Acta Biologica Hungarica*. 2010. Vol. 61 (1). P. 111–121.
- Grigorszky I., Vasas F., Borics G., Klee R., Schmidt A., Borbély G. *Peridiniopsis kevei* sp. nov., a new freshwater dinoflagellate species (Peridiniaceae, Dinophyta) from Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 2001. Vol. 43(1–2). P. 163–174.
- Gugger M., Molica R., Le Berre B., Dufour P., Bernard C., Humbert J.-F. Genetic diversity of *Cylindrospermopsis* strains (Cyanobacteria) isolated from four continents // *Applied and Environmental Microbiology*. 2005. Vol. 71 (2). P. 1097–1100.
- Hällfors G. Checklist of Baltic Sea Phytoplankton Species (including some heterotrophic protistan groups) // *HELCOM Balt. Sea Environ. Proc.* 2004. № 95. 208 p.
- Hamilton P.B., Ley L.M., Dean S., Pick F.R. The occurrence of the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Constance Lake: an exotic cyanoprokaryote new to Canada // *Phycologia*. 2005. Vol. 44 (1). P. 17–25.
- Harmful Cyanobacteria of [Aquatic Ecology Series](#). Vol. 3. / J. [Huisman](#), H.C.P. [Matthijs](#), P.M. [Visser](#). Springer, 2005. 243 p.
- Hasle G.R. Morphology and taxonomy of *Actinocyclus normanii* f. *subsalsa* (Bacillariophyceae) // *Phycologia*. 1977. Vol. 16 (3). P. 321–328.
- Hasle G.R. Some freshwater and brackish water species of the diatom genus *Thalassiosira* Cleve // *Phycologia*. 1978. Vol. 17 (3). P. 263–292.
- Hasle G.R., Evensen D.L. Brackish-water and fresh-water species of the diatom genus *Skeletonema* Grev. I. *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve). Bethge // *Phycologia*. 1975. Vol. 14 (4). P. 283–297.
- Hasle G.R., Evensen D.L. Brackish water and freshwater species of the diatom genus *Skeletonema*. II. *Skeletonema potamos* comb. nov. // *Journal of Phycology*. 1976. Vol. 12 (1). P. 73–82.
- Hasle G.R., Lange C.B. Freshwater and brackishwater *Thalassiosira* (Bacillariophyceae): taxa with tangentially undulated valves // *Phycologia*. 1989. Vol. 28 (1). P. 120–135.

- He Z.H., Li Y.H. Studies on the water quality of the highyield fish-ponds in the Lie Commune, Muxi Shi. 2. Plankton // J. Fish. China. 1983. Vol. 7. № 4. P. 287–299.
- Herodek S., Vörös L., Tóth F. The mass, production of phytoplankton, the eutrophication in Lake Balaton III. The Balatonszemes basin in 1976–1977 and the Siofok basin in 1977 // Hidrológiai Közlöny. 1982. № 62. P. 220–229.
- Hindák F. Planktic species of two related genera *Cylindrospermopsis* and *Anabaenopsis* from western Slovakia // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1988. Vol. 50–53. P. 283–302.
- Hindák F. Several interesting planktic Cyanophytes // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1992. Vol. 66. P. 1–15.
- Hindák F. Morphological variation of four planktic nostocalean cyanophytes-members of the genus *Aphanizomenon* or *Anabaena*? // Hydrobiologia. 2000. Vol. 438. P. 107–116.
- Hindakova A., Hindak F. Diverzita fytoplanktonu rybníka v Devínskej Novej Vsi v Bratislave. Diversity of the phytoplankton of a fishpond at Devínska Nová Ves (Bratislava, W Slovakia) // Bull. Slov. Bot. Spoločn. 2012. Roč. 34. Č. 1. S. 11–18.
- Hirose H., Hirano M. Class Cyanophyceae // In: Illustrations of the Japanese freshwater algae, 2nd edn. / Eds. Hirose H., Yamagishi T. Tokyo: Uchida Rokahuho Publ. Co., 1981. p. 151.
- Hong Y., Steinman A., Biddanda B., Rediske R., Fahnenstiel G. Occurrence of the toxin-producing cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* in Mona and Muskegon Lakes, Michigan // Journal of Great Lakes Research. 2006. Vol. 32. P. 645–652.
- Horecká M., Komárek J. Taxonomic position of three planktonic blue-green algae from the genera *Aphanizomenon* and *Cylindrospermopsis* // Preslia. 1979. Vol. 51. P. 289–312.
- Horiguchi T. Origin and Evolution of Dinoflagellates with a Diatom Endosymbiont // Proceedings of International Symposium on "Dawn of a New Natural History – Integration of Geoscience and Biodiversity Studies", March 5–6, 2004. Sapporo. 2004. P. 53–59.
- Humpage A. Toxin types, toxicokinetics and toxicodynamics // Advances in experimental medicine and biology. 2008. Vol. 619. P. 383–415.
- Hutorowicz A. *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in Lake Smolak in northern Poland // Fragm. Flor. Geobot. 1993. Vol. 38. № 1. P. 163–171.
- Ibelings B., Admiraal W., Bijkerk R., Ietswaart T., Prins H. Monitoring of algae in Dutch rivers: does it meet its goals? // Journal of Applied Phycology. 1998. Vol. 10. № 2. P. 171–181.
- The impact of Climate change on European Lakes / Ed. G. George. Springer, 2010. 507 p.
- Ittisukananth P. Integrated water quality analysis on the reservoir of the Isahaya-Bay sea reclamation // Doctoral Dissertation. Saga University, Japan, September 2008, 182 p.
- Janse I., Kardinaal W.E., Agterveld M.K., Meima M., Visser P.M., Zwart G. Contrasting microcystin production and cyanobacterial population dynamics in two *Planktothrix*-dominated freshwater lakes // Environ. Microbiol. 2005. Vol. 7. P. 1514–1524.
- Jones W.W., Sauter S. Distribution and Abundance of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Indiana Lakes and Reservoirs // SPEA-Indiana University. 2005. Vol. 4/05. 46 p.
- Jung S.W., Yun S.M., Lee S.D., Kim Y.-O., Lee J.H. Morphological Characteristics of Four Species in the Genus *Skeletonema* in Coastal Waters of South Korea // Algae. 2009. Vol. 24. № 4. P. 195–203.

- Kalugin A.I. The character of the algal flora of some oligohumic lakes of South Karelia with different degrees of acidity // Acidification of inland waters. The third Soviet-Karelian – Finnish symposium on water problems, Joensuu, Finland, 3–7 June 1991. Helsinki, 1991. P. 97–101.
- Kastovský J., Hauer T., Mares J., Krautova M., Bešta T., Komárek J., Desortova B., Heteša J., Hindáková A., Houk V., Janeček E., Kopp R., Marvan P., Pummann P., Skácelova O., Zapomělova E. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. № 10. P. 3599–3625.
- Kato S. Geographic distribution of freshwater raphidophycean algae in Japan and the effect of pH on their growth // Jap. J. Phycol. 1991. Vol. 39. P. 179–183.
- Kiss K.T., Ács É., Kovács A. Ecological observations on *Skeletonema potamos* (Weber) Hasle in the River Danube, near Budapest (1991–92, daily investigations) // Hydrobiologia. 1994. Vol. 289. № 1–3. P. 163–170.
- Kiss K.T., Iserentant R., Ács É., Ector L. New occurrence of *Thalassiosira gessneri* Hustedt and *T. lacustris* (Grunov) Hasle in the rivers Moselle (Luxembourg), Rhône et Saône (France) // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 2002. Vol. 107. P. 17–37.
- Kiss K.T., Kovacs K., Dobler E. The fine structure of some *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) in the Danube and the Tisza rivers // Archiv für Hydrobiologie / Algological Studies. 1984. Vol. 67. P. 409–415.
- Kiss K.T., Le Cohu R., Coste M., Genkal S.I., Houk V. *Actinocyclus normanii* (Bacillariophyceae), in some rivers and lakes in Europe. Morphological examinations and quantitative relations // Ouvrage dedie a H.Germain, Koeltz. 1990. P. 111–123.
- Kling H. J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria): A brief historic overview and recent discovery in the Assiniboine River (Canada) // Fottea. 2009. Vol. 9 (1). P. 45–47.
- Korneva L.G. Ecological aspects of mass development of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. (Raphidophyta) // Int. Journal on Algae. 2001. V. 3 (3). P. 40–54.
- Korneva L.G. On the distribution and dispersal of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. emend. Genkal et Korneva (Bacillariophyta) in the reservoirs of the Volga River basin // Int. Journal on Algae. 2003. Vol. 5. P. 68–77.
- Korneva L.G. Recent invasion of planktonic diatom algae in the Volga River and their causes // Inland Water Biology. 2007. № 1. P. 28–36.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. (Unter Mitarbeit von Håkansson H., Nerpel, M.) Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1991. 576 s.
- Krienitz L., Hegewald E. Über das Vorkommen von wärmeliebenden Blaualgenarten in einem norddeutschen Gewässer // Lauterbornia. 1996. Vol. 26. P. 55–63.
- Kusber W.-H. Typification of the four European species of *Gonyostomum* (Raphidophyceae) and first records of *G. depressum* from NE Germany // Willdenowia. 2003. Vol. 33. P. 467–475.
- Kusel-Fetzmann E. Das Phytoplankton // Plankton und Benthos der Donau. IAD-Sil. Ergebnisse der Donau-Forschung, 1998. Band 4. S. 11–162.
- Lange E.K. Role of diatom algae *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. in phytoplankton structure of the Curonian lagoon // The III International Symposium «Invasion of alien species in holarctic». Borok; Myshkin, Yaroslavl District, Russia, 2010. P. 65–66.
- Laugaste, R., Nõges, P. Nuisance alga *Gonyostomum semen*: implications for its global expansion // Aquatic ecosystems,

- conservation, restoration and management. / T.V., Ramachandra, N. Ahalya, C.R. Murty. Capital Publishing Company, 2005. P. 77–87.
- Le Cohu R., Guitard J., Comoy N., Brabet J. *Gonyostomum semen* (Raphidophycees), nuisance potentielle des grands reservoirs francais L'exemple du lac de Pareloup // Arch. Hydrobiol. 1989. Vol. 117. № 2. P. 223–276.
- Lepistö L., Antikainen S., Kivinen J. The occurrence of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing in Finish lakes // Hydrobiologia. 1994. Vol. 273. № 1. P. 1–8.
- Lepistö L., Saura M. Effects of forest fertilization on phytoplankton in a boreal brown-water lake // Boreal Environment Research. 1998. Vol. 3. P. 33–43.
- Licursi M., Gomez N. Aplicacion de indices bioticos en la evaluacion de la calidad del agua en sistemas loticos de la llanura // Biologia Acuatica. 2003. № 21. P. 31–49.
- Lind O.T. Patterns of phytoplankton populations and their relationships to trophic state in an elongate reservoir // Verh. Internat. Verein. Limnol. 1984. Vol. 22. P. 1465–1469.
- List of Alien Species Introduced into the Great Lakes and the St. Lawrence River (Including the reported date of introduction for each region and the site of first report for the Great Lakes (Электронный документ) // (http://www.icaiss.org/pdf/alien_species_table.pdf). Проверено 25.09. 2013.
- Manti G., Mattei D., Messineo V., Melchiorre S., Bogianni S., Sechi N., Casiddu P., Lugliè A., Di Brizio M., Bruno M. First report of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Italy // Harmful algae news. 2005. № 28. P. 8–9.
- Mayer J., Dokulil M.T., Salbrechter M., Berger M., Posch T., Pfister G., Kirschner A.K.T., Velimirov B., Steitz A., Ulbricht T. Seasonal successions and trophic relations between phytoplankton, zooplankton, ciliate and bacteria in a hypertrophic shallow lake in Vienna, Austria // Hydrobiologia. 1997. Vol. 342. P. 165–174.
- McCarthy P.M. Census of Australian Marine Diatoms. Australian Biological Resources Study, Canberra (Электронный документ) // (http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine_Diatoms/index.html). Проверено 25.09. 2013.
- McGregor G.B., Fabbro L.D. Dominance of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanoprokaryota) in Queensland tropical and subtropical reservoirs: implications for monitoring and management // Lakes and Reservoirs: Research and Management. 2000. Vol. 5 (3). P. 195–205.
- Mills E., Leach J., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. Great Lakes Res. 1993. Vol. 19 (1). P. 1–54.
- Moisander P.H., McClinton III E., Pearl H.W. Salinity effects on growth, photosynthetic parameters, and nitrogenase activity in estuarine planktonic cyanobacteria // Microbial Ecology. 2002. Vol. 43. P. 432–442.
- Mooij W.M., Hülsmann S., Domis L.N.D., Nolet B.A., Boedelier P.L.E., Boers P.C.M., Pires L.D.M., Gons H.J., Ibelings B.W., Noordhuis R., Portielje R., Wolfstein K.K. & Lammanes H.R.R. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review // Aquatic Ecology. 2005. Vol. 39 (4). P. 381–400.
- Moore D., McGregor G.B., Shaw G. Morphological changes during akinete germination in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) // Journal of Phycology. 2004. Vol. 40 (6). P. 1098–1105.
- Moore D., O'Donohue M., Garnett C., Critchley C., Shaw G. Factors affecting akinete differentiation in *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanobacteria) // Freshwater Biology. 2005. Vol. 50 (2). P. 45–352.
- Moustaka-Gouni M., Vardaka E., Tryfon E. Phytoplankton species succession in a

- shallow Mediterranean lake (L. Kastoria, Greece): steady-state dominance of *Limnothrix redekei*, *Microcystis aeruginosa* and *Cylindrospermopsis raciborskii* // *Hydrobiologia*. 2007. Vol. 575. P. 129–140.
- Negro A. I., Hoyos C., Vega J. C. Phytoplankton structure and dynamics in Lake Sanabria and Valparaíso reservoir (NW Spain) // *Hydrobiologia*. 2000. Vol. 424. P. 25–37.
- Németh J. Red list of algae in Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 2005. Vol. 47. № 3-4. P. 379–417.
- Nixdorf B., Mischke U., Rucker J. Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502. P. 111–121.
- Paasche E., Johansson S., Evensen D.L. An effect of osmotic pressure on the valve morphology of the diatom *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge // *Phycologia*. 1975. Vol. 14. P. 205–211.
- Padisák J. Occurrence of *Anabaenopsis raciborskii* Wolozs. in the pond Tumulom near Sopron, Hungary // *Acta Botanica Hungarica*. 1991. Vol. 36. № 1–4. P. 163–165.
- Padisák J. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya et Subba Raju, an expanding, highly adaptive cyanobacterium: worldwide distribution and a review of this ecology // *Arch. für Hydrobiologie. Monography Studies*. 1997. Vol. 4. P. 563–593.
- Padisák J. Estimation of minimum sedimentary inoculum (akinete) pool of *Cylindrospermopsis raciborskii*: a morphology and life-cycle based method // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502. P. 389–394.
- Padisák J., Kovács A. *Anabaena compacta* (Nygaard) Hickel – a new blue green algal species in the sediments and plankton of lake Balaton // *Hidrológiai Közlöny*. 1997. № 77. P. 29–32.
- Padisák J., Reynolds C.S. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes // *Hydrobiologia*. 1998. Vol. 384. P. 41–53.
- Paerl H.W., Huisman J. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environmental Microbiology Reports*. 2009. Vol. 1(1). P. 27–37.
- Pęczuła W. Mass development of the algal species *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in the mesohumic Lake Płotycze (centraleastern Poland) // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2007. Vol. XXXVI. Suppl. 1. P. 163–172.
- Pentecost A. Phylum Raphidophyta // *The Freshwater Algal Flora of the British Isles: An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae*. Cambridge University Press, The Natural History Museum, London and the British Phycological Society. 2002. P. 208–210.
- Perez M. D. C., Maidana N.I., Comas A. Phytoplankton composition of the Ebro River estuary, Spain // *Acta Bot. Croat*. 2009. Vol. 68. № 1. P. 11–27.
- Prescott G.W., Andrews T.F. A new species of *Anabaenopsis* in a Kansas Lake with notes on Limnology // *Hydrobiologia*. 1955. Vol. 7. P. 60–63.
- Ramberg L. Phytoplankton succession in the Sanyati Basin, Lake Kariba // *Hydrobiologia*. 1987. Vol. 153 (3). P. 193–202.
- Rengefors K., Pålsson C., Hansson L.A., Heiberg L. Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloomforming alga *Gonyostomum semen* // *Aquat. Microb. Ecol*. 2008. Vol. 51. P. 87–96.
- Reynolds C., Huszar V., Kruk C., Naselli-Flores L., Melo S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton // *J. Plankton Res*. 2002. Vol. 24. P. 417–428.

- Romo S., Miracle M.R. Population Dynamics and Ecology of Subdominant Phytoplankton Species in a Shallow Hypertrophic Lake (Albufera of Valencia, Spain) // *Hydrobiologia*. 1994. Vol. 273. № 1. P. 37–56.
- Saker M.L., Griffiths D.J. The effect of temperature on growth and cylindrospermopsin content of seven isolates of *Cylindrospermopsis raciborskii* (Nostocales, Cyanophyceae) from water bodies in northern Australia // *Phycologia*. 2000. Vol. 39 (4). P. 349–354.
- Saker M.L., Nogueira I.C.G., Vasconcelos V.M. Distribution and toxicity of *Cylindrospermopsis raciborskii* (cyanobacteria) in portuguese freshwaters // *Limnetica*. 2003. Vol. 22 (3-4). P. 129–136.
- Schindler D.W., Beaty K.G., Fee E.J., Cruikshank D.R., DeBruyn E.R., Findlay D.L., Linsey G.A., Shearer J.A., Stainton M.P., Turner M.A. Effects of Climatic Warming on Lakes of the Central Boreal Forest // *Science*. 1990. Vol. 250. № 4983. P. 967–970.
- Shafik H.M., Herodek S., Presing M., Vörös L. Factors affecting growth and cell composition of cyanoprokaryote *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Subba Raju // *Archiv für Hydrobiologie, Algological Studies*. 2001. Vol. 140 (2p.1/4). P. 75–93.
- Skuja H. Süßwasseralgen aus Griechenland und Kleinasien // *Hedwigia*. 1937. Vol. 77. P. 15–70.
- Spaink P.A., Ietswaart T., Roijackers R. Plankton dynamics in a dead arm of the River Waal: a comparison with the main channel // *J. of Plankton Research*. 1998. Vol. 20. № 10. P. 1997–2007.
- Stachura K., Witkowski A. Responce of the Gdansk diatom flora to the sewage runoff from the Vistula river // *Fragm. Flor. Geobot.* 1997. Vol. 42 (2). P. 517–545.
- Stefaniak K., Kokocinski M. Occurrence of invasive Cyanobacteria species in polimictic lakes of the Wielkopolska region (western Poland) // *Oceanol. Hydrobiol. Stud.* 2005. Vol. 34 (Suppl. 3). P. 137–148.
- Stoermer E.F. Phytoplankton assemblages as indicators of water quality in the Laurentian Great Lakes // *Transactions of the American Microscopical Society*. 1978. Vol. 97. P. 2–16.
- Stoermer E.F., Wolin J.A., Schelske C.L., Conley D.J. An assessment of ecological changes during the recent history of lake Ontario based on siliceous algal microfossils preserved in the sediments // *J. Phycol.* 1985. Vol. 21. № 2. P. 257–276.
- Stoyneva M.P. Steady-state phytoplankton assemblages in shallow Bulgarian wetlands // *Hydrobiologia*. 2003. Vol. 502 (1–3). P. 169–176.
- Stüken A., Rüker J., Endrulat T., Preussel K., Hemm M., Nixdorf B., Karsten U., Wiender C. Distribution of three alien cyanobacterial species (Nostocales) in northeast Germany: *Cylindrospermopsis raciborskii*, *Anabaena bergii* and *Aphanizomenon aphanizomenoides* // *Phycologia*. 2006. Vol. 45. P. 696–703.
- Szalai I. Adatok a Körösök pseudophytoplanktonja ismeretéhez. (Data to the knowledge of pseudophytoplankton of the Körös River) // *Acta Universitatis Szegedienzis, Pars Botanica*. 1942. Vol. 1. P. 113–154.
- Taft C.E., Taft C.W. Algae of Western Lake Erie College of Biological Sciences // *Bulletin Ohio State University Columbus Ohio*. 1971. Vol. 4. № 1. 189 p.
- Takano Y., Hansen G, Fujita D., Horiguchi T. Serial replacement of diatom endosymbionts in two freshwater dinoflagellates, *Peridiniopsis* spp. (Peridinales, Dinophyceae) // *Phycologia*. 2008. Vol. 47. P. 41–53.
- Takemoto Y., Furomoto K., Tada A. Bloom and Limiting Factor of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) in Kawahara Lake // *Journal of Japan Society on Water Environment*. 2001. Vol. 24. № 11. P. 709–714.

- Taxaliste der Gewässerorganismen Deutschlands (Электронный документ) // (http://www.lfu.bayern.de/wasser/gewaesserqualitaet_fluesse/qualitaetssicherung/doc/taxa_einleitender_textteil.pdf). Проверено 25.09.2013.
- Trifonova I.S., Pavlova O.A., Rusanov A.G. Phytoplankton as an indicator of water quality in the rivers of the Lake Ladoga basin and its relation to environmental factors // Arch. Hydrobiol. 2007. Suppl. Vol. 161/3–4. P. 527–549.
- Tucci A., Sant'Anna C.L. *Cylindrospermopsis raciborskii* (Woloszynska) Seenayya and Suba Raju (Cyanobacteria): weekly variation and relation with environmental factors in an eutrophic lake, Sao Paulo, SP, Brazil // Revista Brasileira de Botanica. 2003. Vol. 26 (1). P. 97–112.
- Van Dam H., Mertens A., Sinkeldam J. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands // Netherlands Journal of Ecology. 1994. Vol. 28. № 1. P. 117–133.
- Vardaka E., Moustaka-Gouni M., Cook C.M., Lanaras T. Cyanobacterial blooms and water quality in Greek waterbodies // Journal of Applied Phycology. 2005. Vol. 17. P. 391–401.
- Wasmund N., Nausch G., Postel L., Witek Z., Zalewski M., Gromisz S. et al. Trophic status of coastal and open areas of the south-eastern Baltic Sea based on nutrient and phytoplankton data from 1993–1997 // Meereswissenschaftliche Berichte. Marine Science Reports. 2000. Vol. 38. 86 p.
- Wiedner C., Rücker J., Brüggemann R., Nixdorf B. Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions // Oecologia. 2007. Vol. 152. P. 473–484.
- Willén E. Dominance patterns of planktonic algae in Swedish forest lakes // Hydrobiologia. 2003. Vol. 502. P. 315–324.
- Williams W.D. Anthropogenic salinization of inland waters // Hydrobiologia. 2001. Vol. 466. P. 329–327.
- Wojtal A.Z., Kwadrans J. Diatoms of the Wyżyna Krakowsko-Częstchowska Upland (S Poland) – Coscinodiscophyceae (Thalassiosirophyceae) // Polish Botanical Journal. 2006. Vol. 51. № 2. P. 177–207.
- Woloszynska J. Das Phytoplankton einiger Javanian Seen mit Berücksichtigung des Sawa-Planktons // Bull Int Acad Sci Cracoviae. 1912. Ser B 6. P. 649–709.
- Yilmaz M., Philips E.J., Szabo N.J., Badylak S. A comparative study of Florida strains of *Cylindrospermopsis* and *Aphanizomenon* for cylindrospermopsin production // Toxicon. 2008. Vol. 51. P. 130–139.
- Zapomelová E., Jezberová J., Hrouzek P., Hisem D., Reháková K., Komárková J. Polyphasic characterization of three strains of *Anabaena reniformis* and *Aphanizomenon aphanizomenoides* (cyanobacteria) and their re-classification to *Sphaerospermum* gen. nov. (incl. *Anabaena kisseleviana*) // J. Phycol. 2009. Vol. 45 (6). P. 1363–1373.
- Zinabu G.M., Kebede-Westhead E., Desta Z. Long-term changes in chemical features of waters of seven Ethiopian rift-valley lakes // Hydrobiologia. 2002. Vol. 477. P. 81–91.

INVASIONS OF ALIEN SPECIES OF PLANKTONIC ALGAE INTO HOLARCTIC FRESHWATERS (REVIEW)

© 2014 Korneva L.G.

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Russia, Borok, Yaroslavl Region, 152742, korneva@ibiw.yaroslavl.ru

On the basis of analysis of published literary data and our original research of phytoplankton Volga reservoirs the scales and rates of spreading of some alien species of planktonic algae into freshwaters of Eurasia and North America are presented, and the possible reasons for their expansion are discussed.

Key words: biological invasions, phytoplankton.