

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ВНУТРИСЕЗОННУЮ СУКЦЕССИЮ ЛИТОРАЛЬНОГО ФИТОПЛАНКТОНА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. Г. Девяткин

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: robinson@mail.ru*

Поступила в редакцию 14.07.09 г.

Влияние гидрометеорологических факторов на внутрисезонную сукцессию литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища. – Девяткин В. Г. – Внутрисезонную сукцессию фитопланктона можно рассматривать как последовательность развития экоценов - адаптивных ассоциаций водорослей, формирующихся при определенных экологических условиях и образующих при кластерном анализе кластеры первого (низшего) порядка. Продолжительность существования экоценов в литорали Рыбинского водохранилища обычно колеблется от 2 до 7 сут, а временные границы совпадают со сменой доминирующих видов планктонных водорослей. Результаты статистического анализа свидетельствуют, что плавное течение сезонной сукцессии фитопланктона нарушается при резких колебаниях синоптических условий. Иерархическая структура экоценов и наиболее крупные разрывы в их последовательности также в значительной степени зависят от гидрометеорологических условий. В результате летний фитопланктон, развивающийся в периоды длительного похолодания, может проявлять значительное сходство состава с весенним или осенним фитопланктоном. Фитопланктон периодов максимального прогрева водоёма также демонстрирует заметное сходство видового состава и соотношения численности доминирующих видов. Таким образом, внутри основного сезонного цикла появляются дополнительные. Адаптивные ассоциации водорослей – экоцены, по-видимому, являются достаточно устойчивыми для данного водоёма сочетаниями видов водорослей, которые в условиях повторяемости гидрометеорологических условий могут возобновляться в процессе внутрисезонной сукцессии фитопланктона в разные годы существования водоёма.

Ключевые слова: фитопланктон, сукцессия, видовой состав, динамика развития.

Hydrometeorological factor influence on the intraseasonal succession of the littoral phytoplankton in the Rybinsk reservoir. – Devyatkin V. G. – The intraseasonal succession of phytoplankton can be considered as a sequence of the development of ecocenes, i.e. adaptive algae associations formed under certain ecological conditions and making first (lowest)-order clusters at cluster analysis. The ecocene existence duration in the Rybinsk reservoir littoral usually varies from 2 to 7 days and the temporal boundaries coincide with the dominating species alternation in the planktonic algae. The results of our statistical analysis give evidence that the disturbance in the gradual course of seasonal succession can be caused by sharp variations of the synoptic conditions. The hierarchical structure of the ecocenes and the largest gaps in their sequence strongly depend on hydrometeorological conditions. As a result, the summer phytoplankton growing in the periods of prolonged temperature falls can show a significant similarity with the composition of the spring or autumn phytoplankton. The phytoplankton developing during the periods of maximum heating of the reservoir also has a similar specific composition and a relationship between the abundance of the dominating species. Thus, additional cycles appear within the main seasonal cycle. Adaptive algae associations (ecocenes) are apparently rather stable combinations of algae species in this waterbody, which can recur during the intraseasonal succession of the phytoplankton under hydrometeorological condition cyclicality in different years of the reservoir existence.

Key words: phytoplankton, succession, species composition, dynamics of development.

ВВЕДЕНИЕ

В озёрах и водохранилищах умеренной зоны циклические изменения притока солнечной радиации, температуры, плотности толщи воды, концентрации биогенных веществ и других факторов определяют сезонные циклы развития фитопланктона. К настоящему времени достаточно хорошо изучены процессы сезонной сукцессии фитопланктона в макромасштабе (весна, лето, осень) временной шкалы (Киселев, 1980; Talling, 1971; Reynolds, 1984, 1990; Maberly et al., 1994). Гораздо слабее изучена сукцессия фитопланктона в масштабе от нескольких дней до нескольких недель, что затрудняет прогнозирование зависящего от фитопланктона экологического состояния водоёмов: скорости самоочищения или, наоборот, вторичного загрязнения, интенсивности фотосинтетической азотации, «цветения», накопления альготоксинов в реальном масштабе времени. В настоящее время нет единого мнения о способности фитопланктона образовывать устойчивые ассоциации водорослей, подобные фитоценозам сосудистых растений. Крайняя точка зрения предполагает стохастичность их появления и смены в водоёме (Weiher, Keddy, 1995). В самом деле, без предварительного знакомства с историей водоёма трудно предположить какие виды водорослей входят в состав его фитопланктона (Drake, 1990). Практически мы можем утверждать, что развитие тех или иных видов фитопланктона характеризует определенный трофический статус водоёма, но предсказать какие именно виды водорослей (тем более их ассоциации) будут развиваться в водоёме с определенным трофическим статусом мы не в состоянии (Rojo et al., 2000). Можно предположить, что подобная неопределенность в представлениях о способности фитопланктона образовывать достаточно устойчивые ассоциации видов водорослей связана с чрезвычайно высоким видовым разнообразием фитопланктона, позволяющим производить «тонкую настройку» сочетаний наиболее востребованных для существующей в водоёме в некоторый момент времени экологической ситуации. Относительно короткий период существования ассоциаций планктонных водорослей и быстрая их смена при изменении экологических условий также затрудняет их выявление.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основе данного сообщения положены результаты проводившихся в районе стационара ИБВВ РАН «Сунога» в течение нескольких вегетационных сезонов ежедневных наблюдений над видовым составом и показателями обилия фитопланктона. Отбор и обработка проб проводились по принятой в ИБВВ РАН методике (Методика изучения..., 1975; Девяткин, 1983, 2003). Для анализа сезонной сукцессии планктонных водорослей, исходя из данных по составу, обилию и соотношению входящих в планктонные альгоценозы видов, использовали корреляционный, кластерный и факторный анализ.

Для сравнения степени сходства или различия между выборками фитопланктона, образованными в результате подсчета численности входящих в его состав видов, могут использоваться различные показатели. Нами для этих целей чаще всего применялся коэффициент корреляции Пирсона. Эта метрика имеет фиксированную размерность от -1 до +1, широко используется в гидробиологических ис-

следованиях и встроена в большинство статистических пакетов. Использовались также коэффициенты абсолютного и относительного сходства А. С. Константинова (1969), основанные на теории множеств, значения которых также колеблются в пределах ± 1 .

Эффективность классификационных построений в большой степени зависит от соответствия применяемых методов объединения кластеров с исходной матрицей данных. Так, методика объединения с помощью метода ближайшего соседства «Single linkage (nearest neighbor)» основана на определении расстояния между двумя наиболее близкими объектами (самыми близкими соседями) в различных кластерах. При этом наблюдается тенденция к образованию связей по типу «цепочечных». По-видимому, этот метод наиболее применим к полученным нами материалам ежедневных наблюдений, которые фактически представляют собой непрерывную «цепь» определений состава фитопланктона. Предварительно проведенный анализ результатов наблюдений свидетельствует, что обычно используемые в стандартных статистических пакетах прикладных программ методы кластеризации достаточно адекватно описывают внутрисезонную иерархию исследуемого сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В целом внутрисезонная сукцессия литорального фитопланктона Рыбинского водохранилища протекает неравномерно (Вайновский, Девяткин, 1995). Периоды его относительной стабильности, которые обычно не превышают нескольких дней, сменяются периодами более быстрых изменений сообщества. Адаптивные ассоциации водорослей, формирующиеся между периодами его быстрой трансформации, можно назвать экоценами. Помимо фитопланктона это понятие, видимо, может быть применено и к другим экологическим группировкам водорослей, например перифитону и микрофитобентосу (Девяткин, 2003). Внутрисезонную сукцессию фитопланктона как последовательность смены экоценов можно рассмотреть на примере данных ежедневных наблюдений по видовому составу и численности планктонных водорослей, проведенных нами в 1981 г.

При сравнении численности 173 отмеченных в количественных пробах фитопланктона таксонов водорослей с помощью кластерного и факторного анализа можно выделить весенний, летний и осенний периоды. Весенний период по данным кластерного анализа длился с 23 мая по 21 июня, а по данным факторного – с 23 мая по 17 июня. Летний период закончился 29 августа.

Весна. В периодичности развития весеннего фитопланктона, в свою очередь, можно выделить собственно весенний (до 31 мая) и поздневесенний (1 – 17 июня) периоды. По структуре фитопланктона отчетливо выделяется экоцен, развивавшийся с 22 по 28 мая, в котором доминировали диатомовые (*Diatoma vulgare*^{*}, *Stephanodiscus hantzschii*, *Asterionella formosa* и др.) водоросли. Рассчитывая коэффициенты корреляции Пирсона между составом фитопланктона по численности в этот период с подобными данными последующих наблюдений этого года, нетруд-

^{*} Авторы видов водорослей приведены в таблице.

но заметить определенное сходство видового состава и соотношения численности анализируемого экоцена с последующими. Так, видовой состав и соотношение наиболее массовых видов, наблюдаемые в конце мая, в значительной мере повторяются в начале июля и в конце первой декады сентября (рис. 1, а).

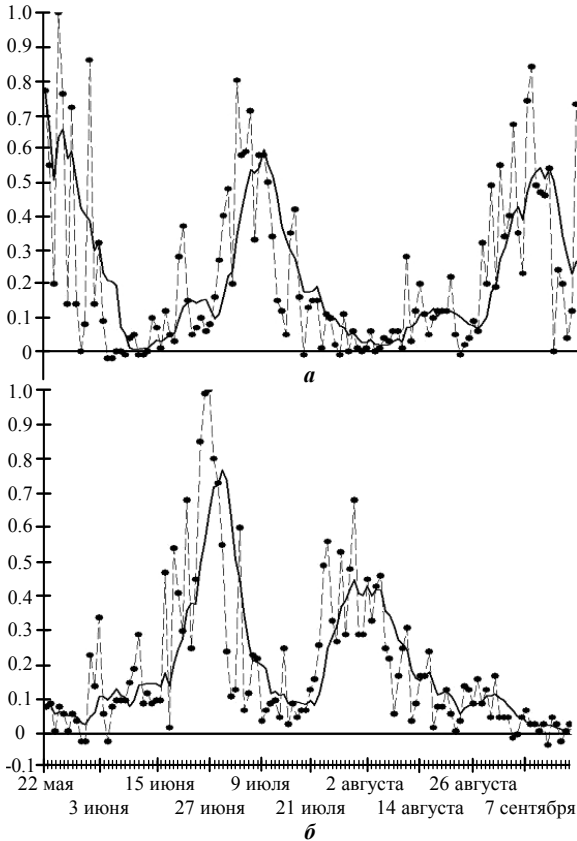


Рис. 1. Корреляция (ось ординат) видового состава и численности фитопланктона 25 мая (а) и 28 июня (б) с данными других дней наблюдений 1981 г. Пунктирная линия – фактические данные, сплошная – осреднение по 7 соседним точкам

провожении *Aulacosira granulata*. Подобный состав фитопланктона также более не воспроизводился в течение данного вегетационного сезона. Можно отметить сравнительную стабильность набора наиболее массовых форм фитопланктона в течение всего весеннего периода. Так, периодически почти каждый вид из числа содоминантов выходил на ведущую позицию и становился на короткое время основным доминантом, не выпадая полностью из состава планктона.

В самом конце мая наблюдался подъем численности золотистых водорослей (*Dinobryon divergens*). Последний становится основным доминантом в сопровождении диатомовых. Как и предыдущий, экоцен 29 – 31 мая в значительной степени был воспроизведен в начале июля и середине сентября.

В поздневесенний период (1 – 17 июня) можно выделить 3 экоцена. Для первого из них характерно доминирование *Pandorina morum* в сопровождении тех же форм диатомовых, криптофитовых и золотистых водорослей, которые входили в число доминантов и субдоминантов в мае. В период с 5 по 10 июня доминировала *Diatoma vulgare*, которая в течение всего весеннего периода входила в число субдоминантов в сопровождении *Aulacosira subarctica*. Состав фитопланктона начала июня практически не повторялся в течение данного вегетационного сезона.

В период с 11 до 17 июня *Aulacosira subarctica* стала основным доминантом в со-

Лето. В период с 18 по 21 июня наибольшей численности достигали *Micractinium pusillum*, *Tetrastrum staurogeniaformae* и *Aulacosira subarctica*. При этом наблюдался высокий уровень полидоминантности фитопланктона. В период с 22 по 26 июня в нем наблюдались резкие изменения. В его составе стали доминировать синезеленые водоросли *Oscillatoria* sp., *Anabaena lemmermannii* и *Aphanizomenon flosaquae*. В то же время в заметном количестве присутствовал *Dinobryon divergens*, что и определило своеобразие фитопланктона.

В связи с дальнейшим прогревом водоёма в фитопланктоне продолжали доминировать синезеленые *Anabaena lemmermannii* и *Anabaena scheremetievii* в сопровождении *Dinobryon divergens*. Практически в том же составе фитопланктон повторился в середине августа (рис. 1, б).

Похолодание, наблюдавшееся в начале июля, привело к заметным изменениям в составе фитопланктона. В это время в нем вновь доминировали *Chroomonas acuta*, *Cryptomonas marssonii* и *Aulacosira subarctica*, т.е. виды, характерные для весеннего и осеннего периодов, а обилие синезеленых сильно уменьшилось.

Вследствие прохладной для этого времени года погоды фитопланктон середины июля во многом сохранял весенний облик. В нем доминировали *Dinobryon divergens* var. *angulatum*, *Pandorina morum* и *Chroomonas acuta*. Своеобразный состав фитопланктона с участием значительного количества жгутиковых форм (*Trachelomonas volvocina*, *Pandorina morum*, *Cryptomonas ovata* и др.) и высоким уровнем полидоминантности сформировался в условиях «плохой» погоды в период 15 – 20 июля. Впоследствии сходный по составу фитопланктон наблюдался в начале сентября. «Улучшение» погодных условий привело к формированию фитопланктона смешанного типа. В условиях дальнейшего повышения температуры воды сформировался фитопланктон, представленный преимущественно синезелеными водорослями при заметном доминировании *Aphanizomenon flosaquae*. Впоследствии сходный по составу фитопланктон наблюдался в начале и середине августа.

В начале августа фитопланктон также был представлен преимущественно синезелеными водорослями, но в другом сочетании и был довольно близок фитопланктону конца июля. 9 – 14 августа в фитопланктоне при явном доминировании синезеленых водорослей сочетались переходные особенности: полидоминантность, присутствие криптонад и диатомовых водорослей. 15 – 21 августа фитопланктон был полидоминантен и своеобразен по составу. Сохраняя многие черты летнего фитопланктона, он довольно близок фитопланктону середины июля. Фитопланктон конца августа был еще более полидоминантен и во многих чертах был сходен с фитопланктоном середины июля.

Осень. Фитопланктон начала сентября во многих отношениях был сходен с таковым конца мая и фитопланктоном «плохой погоды» начала и середины июля.

Результаты кластерного анализа, проведенного по составу и численности фитопланктона, свидетельствуют, что границы кластеров первого (низшего) порядка обычно совпадали с доминированием и сменой тех или иных видов фитопланктона (таблица).

Доминирующие виды и последовательность кластеров, выделенных
на основе анализа данных по видовому составу и численности фитопланктона

Кластеры	Дата	Доминирующие виды
1	22 – 28 мая	<i>Chroononas acuta</i> Uterm., <i>Diatoma vulgare</i> Bory, <i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun., <i>Asterionella formosa</i> Hass.
2	29 – 31 мая	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> (Seligo) Brunth.
3	1 – 4 июня	<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory, <i>Diatoma vulgare</i>
4	5 – 10 июня	<i>Diatoma vulgare</i> , <i>Aulacosira subarctica</i> (O. Müll.) Haworth
5	11 – 17 июня	<i>Aulacosira subarctica</i> , <i>Aulacosira granulata</i> (Ehr.) Sim.
6	18 – 20 июня	<i>Micractinium pusillum</i> Fres., <i>Tetrastrum staurogeniformae</i> (Schröd.) Lemm., <i>Aulacosira subarctica</i>
7	21 – 23 июня	<i>Aphanizomenon flosaquae</i> (L.) Ralfs, <i>Aulacosira subarctica</i>
8	24 – 25 июня	<i>Oscillatoria</i> sp., <i>Anabaena lemmermannii</i> P. Richt.
9	26 – 29 июня	<i>Anabaena lemmermannii</i> , <i>Anabaena scheremetievii</i> Elenk., <i>Dinobryon divergens</i> Imhof
10	30 июня – 2 июля	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.
11	3 – 4 июля	<i>Actinastrum hantzschii</i> , <i>Chroomonas acuta</i>
12	5 – 8 июля	<i>Chroomonas acuta</i>
13	9 – 14 июля	<i>Pandorina morum</i> , <i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Chroomonas acuta</i> , <i>Gloeopsa</i> sp.
14	15 – 20 июля	<i>Dinobryon divergens</i> var. <i>angulatum</i> , <i>Pandorina morum</i> , <i>Westella botryoides</i> (W. West) De-Wild., <i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.
15	21 – 22 июля	<i>Pandorina morum</i>
16	23 – 28 июля	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.
17	29 июля – 2 августа	<i>Anabaena scheremetievii</i> , <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena lemmermannii</i>
18	3 – 8 августа	<i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Anabaena scheremetievii</i>
19	9 – 14 августа	<i>Anabaena affinis</i> Lemm., <i>Anabaena flos-aquae</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Microcystis pulvereae</i> (Wood) Forti emend Elenk.
20	15 – 19 августа	<i>Microcystis pulvereae</i>
21	20 – 26 августа	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> , <i>Microcystis pulvereae</i>
22	27 – 29 августа	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood, <i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>Chrysococcus</i> sp.
23	30 августа – 10 сентября	<i>Chroononas acuta</i> , <i>Diatoma vulgare</i> , <i>Microcystis pulvereae</i> , <i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja, <i>Trachelomonas ornata</i> (Swir.) Skv., <i>Coelosphaerium dubium</i> Grun., <i>Monoraphidium contortum</i> Pasch. et Korsch.
24	11 – 18 сентября	<i>Coelosphaerium dubium</i> Grun., <i>Snowella litoralis</i> (Häyrén) Komárek et Hindák, <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turp.) Bréb., <i>Chroomonas acuta</i>

Гидрометеорологические условия и последовательность экокенов. Анализ полученных данных свидетельствует, что в некоторые моменты структура летнего фитопланктона в значительной мере совпадала с весенней и осенней. В целом внутрисезонная сукцессия фитопланктона, в отличие от сукцессии перифитона (Девяткин, 2003), помимо определенной цикличности, не проявляла видимой направленности и характеризовалась заметной повторяемостью. Можно предположить, что некоторые сочетания видов фитопланктона достаточно устойчивы и могут быть адаптивными ассоциациями водорослей (экоценами) к определенному комплексу средообразующих факторов. Так, при кластерном анализе фитопланктон начала и середины июня выделяется в отдельную подгруппу кластеров. Фитопланктон конца июня объединяется с фитопланктоном конца июля – начала августа, а фитопланктон середины и конца июля – с фитопланктоном конца августа. Фитопланктон середины

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

августа объединяется с фитопланктоном середины сентября, а фитопланктон начала августа, так же как фитопланктон начала июня, своеобразен по составу и объединяется с фитопланктоном начала 20-х чисел этого месяца (рис. 2).

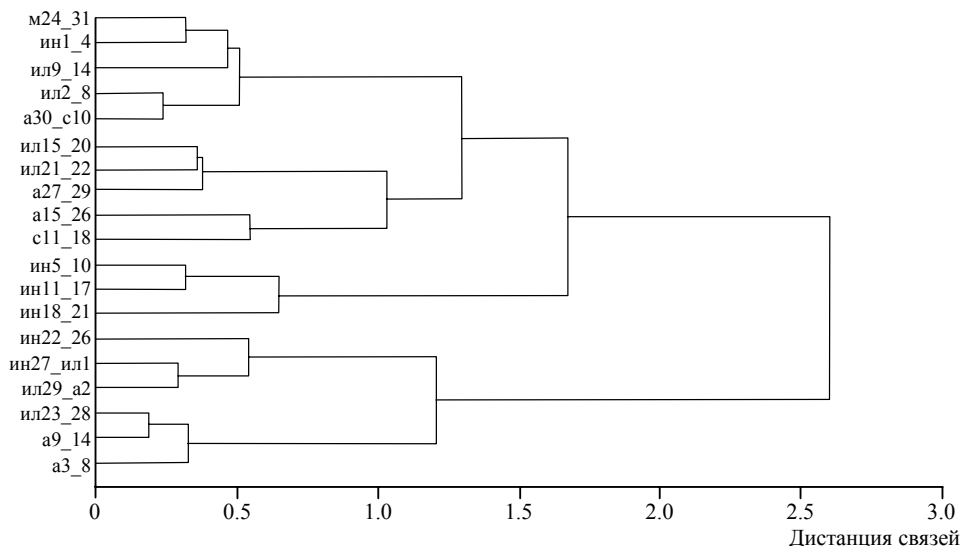


Рис. 2. Дендрограмма экокенов фитопланктона на основе учета численности 173 таксонов водорослей: м – май, ин – июнь, ил – июль, а – август, с – сентябрь

Факторный анализ, дополняя кластерный, также свидетельствует об объединении весеннего фитопланктона с фитопланктоном начала и середины июля и начала сентября, а также некоторой обособленности экокенов начала и середины июня (рис. 3).

Сходная картина наблюдалась и в другие годы наблюдений. Так, по данным наблюдений 1979 г. фитопланктон начала мая был сходен по видовому составу и соотношению численности наиболее массовых видов с фитопланктоном начала июня, а фитопланктон начала августа – с фитопланктоном начала сентября.

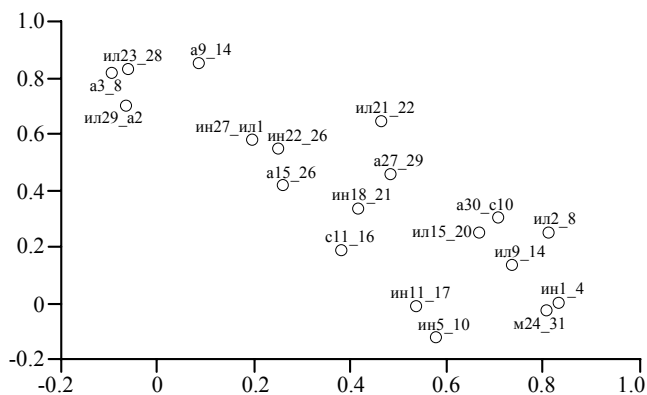


Рис. 3. Распределение экокенов фитопланктона 1981 г. в пространстве двух первых факторов (метод главных компонент – около 50% общей дисперсии) на основе учета численности 173 таксонов водорослей. Условные обозначения см. рис. 2

Отметим, что начало июня и начало августа 1979 г. в результате усиления циклонической активности характеризовались понижением инсоляции и температуры воды. Сильные дожди в июле 1980 г. и связанное с прохождением серии циклонов понижение температуры воды привели к разделению экоценов фитопланктона этого года на две отчетливые подгруппы, причем фитопланктон периода «плохой» погоды, развивавшийся в середине июля, оказался близким по составу с фитопланктоном середины и конца сентября этого года наблюдений.

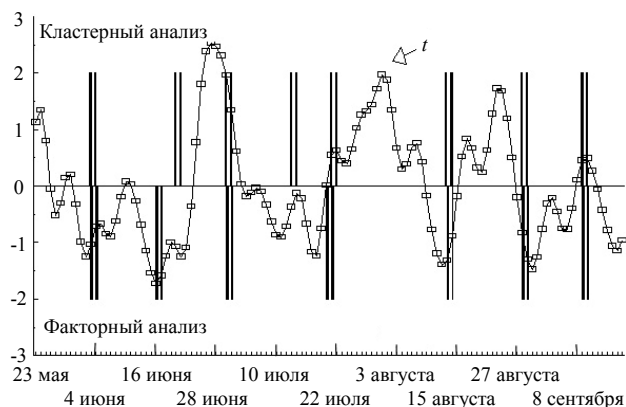


Рис. 4. Динамика температуры воды (стандартизированные отклонения – t) и периоды разрывов в непрерывности состава фитопланктона по данным кластерного (верхние столбики) и факторного (нижние столбики) анализа в 1981 г.

ности экоценов, судя по результатам кластерного и факторного анализа, были связаны с заметным понижением или повышением температуры воды (рис. 4).

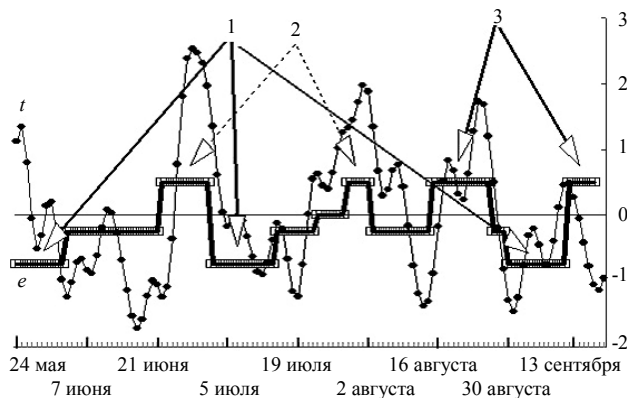


Рис. 5. Особенности объединения экоценов (стрелки) в зависимости от температуры воды (стандартизированные отклонения, t , правая ось ординат) по данным кластерного анализа. Жирной линией e обозначено отклонение температурных условий периода формирования соответствующих экоценов от среднего уровня в 1981 г.

тона этого года на две отчетливые подгруппы, причем фитопланктон периода «плохой» погоды, развивавшийся в середине июля, оказался близким по составу с фитопланктоном середины и конца сентября этого года наблюдений.

Таким образом, можно предполагать, что формирование адаптивных ассоциаций фитопланктона (экоценов) в значительной степени зависело от гидрометеорологических условий. Так, наиболее крупные разрывы в последовательности экоценов, судя по результатам кластерного и факторного анализа, были связаны с заметным понижением или повышением температуры воды (рис. 4).

При кластерном анализе наиболее часто объединялись экоцены, формировавшиеся в сходных погодных условиях. Так, весенний фитопланктон 1981 г. сходен с летним фитопланктоном периодов пониженной температуры воды («плохой» погоды). Доминирование синезеленых в фитопланктоне конца июня и конца июля 1981 г. связано с максимальным для этого года прогревом водоёма.

Можно предполагать также, что адаптивные ассоциации водорослей – экоцены – достаточно ус-

ВЛИЯНИЕ ГИДРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

тойчивые для данного водоёма сочетания видов водорослей. Вероятно, они могут в той или иной степени возобновляться в процессе сукцессии фитопланктона в разные годы. В пользу этого предположения свидетельствует проведенный анализ состава фитопланктона разных лет исследований. Так, при кластерном анализе видового состава и численности фитопланктона в 1979 – 1981 гг. легко объединялись экоцены разных лет наблюдений.

Помимо заметной близости состава экоценов разных лет наблюдений, развивающихся при повышенном или пониженном температурном фоне, отмечается ассоциированность летних экоценов, формирующихся в периоды пониженного температурного фона, с весенним и осенним фитопланктоном.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Внутрисезонную сукцессию фитопланктона можно рассматривать как последовательность развития экоценов – адаптивных ассоциаций водорослей, формирующихся при определенных экологических условиях и образующих при кластерном анализе кластеры первого (низшего) порядка. Продолжительность существования экоценов обычно колеблется от 2 до 7 сут., а временные границы обычно совпадают со сменой доминирующих видов планктонных водорослей.

Результаты статистического анализа свидетельствуют, что плавное течение сезонной сукцессии фитопланктона нарушается при резких колебаниях синоптических условий. Иерархическая структура экоценов и наиболее крупные разрывы в их последовательности также в значительной степени зависят от гидрометеорологических условий. В результате летний фитопланктон, развивающийся в периоды длительного похолодания, может проявлять значительное сходство состава с весенним или осенним фитопланктоном. Фитопланктон периодов максимального прогрева водоёма также демонстрирует заметное сходство видового состава и соотношения численности доминирующих видов. Таким образом, внутри основного сезонного цикла появляются дополнительные.

Адаптивные ассоциации водорослей – экоцены, по-видимому, являются достаточно устойчивыми для данного водоёма сочетаниями видов водорослей, которые в условиях повторяемости гидрометеорологических условий могут возобновляться в процессе внутрисезонной сукцессии фитопланктона в разные годы существования водоёма.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайновский П. А., Девяткин В. Г. О влиянии изменчивости гидрометеорологических характеристик на фотосинтетическую активность фитопланктона // Водные ресурсы. 1995. Т. 22, № 4. С. 435 – 438.
- Девяткин В. Г. Состав и продуктивность фитопланктона в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их экология. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1983. С. 51 – 70.
- Девяткин В. Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 44 с.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1980. Т. 2. 440 с.

Константинов А. С. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе // Успехи совр. биологии. 1969. Т. 67, вып. 1. С. 99 – 108.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 240 с.

Drake J. A. The mechanics of community assembly and succession // J. Theor. Biol. 1990. Vol. 147. P. 213 – 233.

Maberly S. C., Hurley M. A., Butterwick C., Corry J. F., Heaney S. I., Irish A. E., Jaworski G. H. M., Lund J. W. G., Reynolds C. S., Roscoe J. V. The rise and fall of *Asterionella formosa* in the South Basin of Windermere : analysis of a 45-year series of data // Freshwater Biology. 1994. Vol. 31. P. 19 – 34.

Reynolds C. S. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge : Cambridge University Press, 1984. 384 p.

Reynolds C. S. Temporal scales of variability in pelagic environments and the response of phytoplankton // Freshwater Biology. 1990. Vol. 23. P. 25 – 53.

Rojo C., Ortega-Mayagoitia E., Alvarez-Cobelas M. Lack of pattern among phytoplankton assemblages. Or, what does the exception to the rule mean? // Hydrobiologia. 2000. Vol. 424. P. 133 – 139.

Talling J. F. The underwater light climate as a controlling factor in the production ecology of freshwater phytoplankton // Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie. 1971. Bd. 19, № 2. S. 14 – 243.

Weiher E., Keddy P. A. Assembly rules, null models, and trait dispersion : new questions from old patterns // Oikos. 1995. Vol. 74. P. 159 – 164.