

УДК 574.21

О. А. Тимошкин¹, Н. А. Бондаренко¹, Е. А. Волкова¹,
И. В. Томберг¹, В. С. Вишняков^{1,2}, В. В. Мальник¹

**МАССОВОЕ РАЗВИТИЕ ЗЕЛЕННЫХ НИТЧАТЫХ
ВОДОРосЛЕЙ РОДОВ SPIROGYRA И
STIGEOCLONIUM (CHLOROPHYTA) В
ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЮЖНОГО БАЙКАЛА***

В результате шестилетних (2008—2013 гг.) исследований макроводорослей прибрежной зоны западного берега южной котловины Байкала (исток р. Ангары — зал. Лиственничный, междисциплинарный полигон у м. Березового, бух. Большие Коты от р. Черной до пади Варначки) обнаружено, что на глубине от 0,3 до 3,0 м во второй половине лета — осенью доминируют виды р. *Spirogyra* Link, ранее в озере не встречаемые. Изучение биологии водорослей в природной среде и в условиях культуры позволило идентифицировать один из доминирующих видов как *S. fluviatilis* Hilse. В зоне уреза бух. Большие Коты в ноябре 2012 г. впервые в масштабе всей бухты отмечено массовое развитие другой нитчатой водоросли — *Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kütz. Оценены масштабы продуцирования представителей р. *Spirogyra* в районе исследований. Показано, что в период максимального развития (ноябрь) водоросли могут создавать фитомассу до 317 ± 143 г/м² при 100%-ном проективном покрытии каменистого субстрата дна.

Ключевые слова: прибрежная зона, зеленые нитчатые водоросли, массовое развитие, *Spirogyra*, *Stigeoclonium tenue*, оз. Байкал.

Макроводоросли являются важным компонентом первичного трофического звена прибрежья озер и водохранилищ, они оказывают влияние на кислородный и биогенный режим, служат пищей и убежищем для беспозвоночных. Известно, что изменение трофического статуса водоемов (в том числе и в результате антропогенного воздействия) может приводить к массовому развитию несвойственных им макроводорослей, смене аборигенных видов-доминантов или к нарушению естественной для экосистемы поясности в их распределении [15, 23, 31, 34]. Великие Американские озера являются классическим примером массового развития зеленых нитчатых водорослей, связанного с увеличением биогенной нагрузки [16, 26—29, 38]. Береговые скопления детрита, состоящие в основном из отмерших и перегнивающих талломов водорослей, могут создавать серьезные проблемы. Известно,

* Работа выполнена в рамках госбюджетного проекта Сибирского отделения РАН № VI.51.1.10 «Современное состояние, биоразнообразие и экология прибрежной зоны озера Байкал».

© О. А. Тимошкин, Н. А. Бондаренко, Е. А. Волкова, И. В. Томберг,
В. С. Вишняков, В. В. Мальник, 2014

что эти процессы негативно сказываются на рекреационных свойствах водоемов, вода становится непригодной для использования в пищевых целях. Гниющие водоросли являются одной из основных причин так называемого вторичного загрязнения водоемов органическими веществами и тяжелыми металлами, при этом могут происходить массовые заморы донных животных и рыб [24, 35, 36]. Кроме того, гниющие водоросли являются субстратом для размножения патогенных организмов кишечной микрофлоры [21, 25].

Большое значение макроводорослей для функционирования прибрежных сообществ оз. Байкал показано ранее [5, 6, 9]. Хорошо изучены их систематический состав, количественные параметры и особенности биологии [3, 5, 8, 11]. В годовой динамике развития донных макроводорослей озера выделяется летний максимум, когда кроме растущих круглый год видов, не имеющих ярко выраженных сезонных колебаний, в массе обнаруживаются водоросли с коротким периодом вегетации, дающие один пик биомассы. В это время четко выражены все пять известных для Байкала сменяющихся по вертикали растительных поясов [5, 8, 11]. Совсем недавно появились работы, свидетельствующие о нарушении зональности распределения макроводорослей озера. В частности, сообщается о замене в летний период 2011 г. в районе зал. Лиственничного эндемичных видов *Draparnaldiodes*, доминирующих в третьем растительном поясе, нитчатой водорослью *Spirogyra* sp. и о находке в 2012 г. большого количества спирогиры, прикрепленной к каменистому субстрату этого залива на глубине 0,3—0,5 м (в составе I растительного пояса) [3, 7]. Ранее в открытом Байкале нити спирогиры практически не встречались [5]. Также упоминается массовое развитие зеленой водоросли *Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kütz. поздней осенью 2011 г. в урезовой зоне пади Жилище (бух. Большие Коты) [3]. Эта водоросль в значительном количестве была обнаружена на камнях уреза и небольшой глубине в зал. Лиственничном. Массовое развитие стигеоклониума в урезовой зоне Байкала при отсутствии обычного улотрикса до начала наших исследований не отмечалось. *S. tenue* встречается в Байкале вдоль северо-западного побережья южной котловины, в августе — сентябре — на каменистом субстрате на глубине 1,0—2,5 м, в этот же период он обильно вегетирует в р. Большой Котинке, впадающей в бух. Большие Коты [5].

Цель настоящей статьи — дать краткую характеристику новому для прибрежья Байкала явлению — смене видов доминантов (на примере бух. Большие Коты и зал. Лиственничного), привести сведения по экологии представителей родов *Spirogyra* Link. и *Stigeoclonium* Kütz., а также по идентификации доминирующих видов рода *Spirogyra*.

Материал и методика исследований.** В работе использованы материалы, полученные в 2008—2013 гг. как по натурным наблюдениям, так и в условиях культур. Для сравнения приводятся результаты анализа проб, собранных в 2003 г. в районе междисциплинарного полигона Березового на станциях трансект, расположенных над глубинами от 1,2 до 4,2 м. Пробы

** Помощь в отборе проб и организации экспедиций оказали сотрудники ЛИН СО РАН А. Г. Лухнев и Е. П. Зайцева. Авторы благодарны к. б. н. Л. С. Кравцовой за ценные советы и рекомендации.

хранятся в фонде лаборатории биологии водных беспозвоночных Лимнологического института СО РАН (ЛИН СО РАН).

Многолетние полевые исследования проводили у западного берега южной котловины озера, в бух. Большие Коты, от р. Черной до пади Варначки (4—5 км), на базе стационара ЛИН СО РАН, а также в истоке р. Ангары. Распределение макрофитов изучали на трансектах, расположенных перпендикулярно линии берега. Стандартные трансекты, как правило, были длиной не менее 50—70 м и достигали свала глубин. Особенности вегетации макроводорослей обоих родов в пределах первых двух поясов растительности устанавливали на укороченных трансектах (10—20 м) до глубины 1,7—2,0 м. Отбор проб проводили при помощи аквалангистов либо с помощью камнешупов нескольких конструкций по заранее заданной схеме. Она включала: 1) видеопрофилирование трансекты, 2) отбор проб в пределах каждого пояса макрофитов, 3) макрофотографирование ландшафтов и участков дна в месте отбора проб с помощью учетной рамки площадью 0,25 м² или масштабной линейки (для определения площади проективного покрытия) и 4) отбор количественных проб методом «stone-unit» [17].

Для определения площади проективного покрытия не менее трех камней с обрастанием, взятых с каждой глубины и места, фотографировали, используя масштабную линейку. Площадь определяли по макрофотографиям с использованием оригинальной программы *Sponge area*^{***}. Применение этого метода на других группах гидробионтов, его описание и последовательность компьютерной обработки фотографий приведены ранее [33].

Биомассу измеряли на весах Iuchi Sefi (IB-200H) (Япония) и Adventurer Ohaus AR 2140 (Китай). Обрастание с камней счищали скальпелем, тщательно промывали в воде и отделяли от примесей. Перед взвешиванием излишек воды удаляли фильтровальной бумагой. Для определения сухой массы водоросли высушивали в сушильном шкафу при температуре 105°C в течение трех часов.

Для расчета частоты встречаемости водорослей готовили временные прижизненные препараты с двух-трех точек поверхности каждого камня («стоун-юнита»). Конкретному месту и дате отбора соответствовало 25—30 микрофотографий, выполненных при увеличениях, достаточных для определения видовой или родовой принадлежности макроводорослей (от ×200 до ×400). Микрофотографию условно приравнивали к отдельной пробе, в ней отмечали присутствие или отсутствие интересующих водорослей. Для некоторых проб (микрофотографий) просчитывали количество попавших в кадр нитей спирогиры или стигеоклониума, находили их относительное содержание (% общего количества макроводорослей в кадре). Микрофотографии получены с использованием световых микроскопов Olympus CX 21 и Meiji Techno при увеличении от ×40 до ×400, фотоаппаратов Olympus C-3040 с фотонасадкой NY 2000S 01705 и SONY Cyber-shot. Всего проанализировано 135 проб и более 2000 микрофотографий.

^{***} Разработчик программы К. П. Букшук.

Культивировали водоросли в чашках Петри при естественном освещении и комнатной температуре на подоконнике лабораторной комнаты с северной стороны здания. Сначала их помещали в чашки с озерной водой, затем постепенно добавляли питательную среду Z-8 [30], имеющую активную реакцию (рН) соответствующую таковой исходной воды. Такие смешанные культуры в дальнейшем служили для изучения жизненного цикла водоросли и ее идентификации.

Для гидрохимического анализа воды отбирали два вида проб: поверхностные и придонные, последние — при помощи аквалангистов либо вручную, двумя шприцами, объемом 300 мл каждый, закрепленными на шесте длиной 1,5—2 м. Анализ выполнен общепринятыми в химии пресных вод методами [10, 12]. Предварительно пробы фильтровали от взвеси через мембранные (поликарбонатные) фильтры с диаметром пор 0,45 мкм.

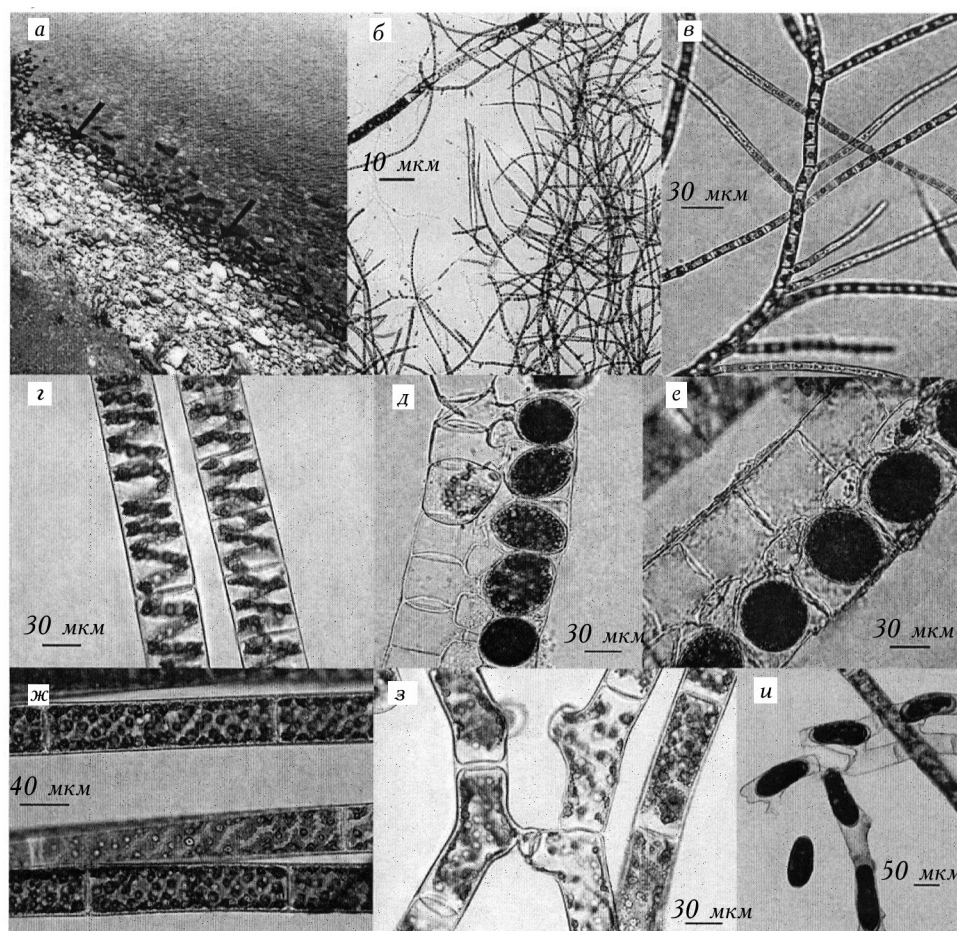
Результаты исследований и их обсуждение

В 2009 г. при исследовании донных альгоценозов в бух. Большие Коты и ее притоках в незначительном количестве были найдены водоросли р. *Spirogyra*. В дальнейшем они были идентифицированы как *S. varians* (Hass.) Kütz. (рис. 1, г, g, e), которая развивается в реках Большой Котинке и Черной, и *S. porticalis* (O. Müll.) Cleve, обитающая в районе устья р. Малой Котинки. В р. Жилище также регистрировались стерильные нити спирогиры, морфологически близкие к *S. varians* из рек Черной и Большой Котинки.

В летне-осенний период 2011—2012 гг. по всему мелководью бух. Большие Коты, где расположен одноименный поселок, уже наблюдали массовую вегетацию чужеродных для озера водорослей р. *Spirogyra*. Они начинали интенсивно развиваться летом при температуре воды выше 10°C, достигая максимальной биомассы в ноябре при температуре воды около 4°C. В зимний период ($t \sim 0^\circ\text{C}$) в прибрежье также отмечались незначительные скопления спирогиры. Аналогичная картина наблюдалась и в мелководной зоне зал. Лиственничного в период открытой воды 2012 г. Биомасса этих водорослей в осенний период сопоставима с максимальными значениями (210 г/м²) обычного обитателя урезовой зоны озера *U. zonata* в его летний пик развития (табл. 1).

При изучении жизненного цикла водорослей в условиях культуры было обнаружено, что по всему побережью доминировал ранее не зарегистрированный в озере вид *Spirogyra fluviatilis* Hilse [37] (см. рис. 1, ж, з, u). Он также не был встречен ни в одном из притоков бух. Большие Коты.

Как известно, *S. fluviatilis* — широко распространенная водоросль, обитающая в теплый период года в озерах, реках и ручьях [18, 32]. Часто массовое развитие представителей р. *Spirogyra* ухудшает качество воды [1, 14 и др.]. Например, увеличение обилия нитчатых водорослей родов *Spirogyra* и *Zygnema* Ag. в литорали оз. Конесус (Conesus Lake, США) привело к изменению экологического статуса этой зоны и может оказать каскадный эффект на экосистему озера в целом [14]. Авторы связывают это явление с контро-



1. Фото прибрежья озера и микрофотографии водорослей: *a* — пояс *Stigeoclonium tenue* (стрелки) в прибрежье оз. Байкал, бух. Большие Коты; *б, в* — *S. tenue*, $\times 100$, $\times 400$; *з, д* — *Spirogyra varians* из р. Большой Котинки: вегетативные нити (*з*), конъюгация с зигоспорами (*д*), $\times 400$; *е* — *S. varians* из р. Черной: конъюгация с зигоспорами, $\times 400$; *ж, з, и* — *S. fluviatilis* из бух. Большие Коты: вегетативные нити (*ж*), конъюгирующие нити (*з*), $\times 400$, конъюгация с зигоспорами (*и*), $\times 100$.

лируемой гидрометеорологическими событиями водностью притоков, приносящих значительное количество растворимых форм фосфора и азота.

Показано, что *S. fluviatilis* интенсивно развивается летом в водах, богатых азотом и фосфором. При этом важным фактором для успешного потребления питательных элементов водорослями и интенсивности их фотосинтеза является умеренная скорость течения (от 12 до 15 см/сек) [18, 19].

Стерильные нити спирогиры в оз. Байкал отмечены многими авторами [5, 6, 8 и др.], однако ее массовое развитие ранее никогда не регистрировалось. Недостаток регулярных исследований донных макроводорослей за последние 15 лет не позволяет точно установить начало обсуждаемого явления. В связи с этим был проведен анализ проб, отобранных в 2003 г. Обнару-

1. Площадь проективного покрытия и масса *S. fluviatilis* (осень 2012 г.)

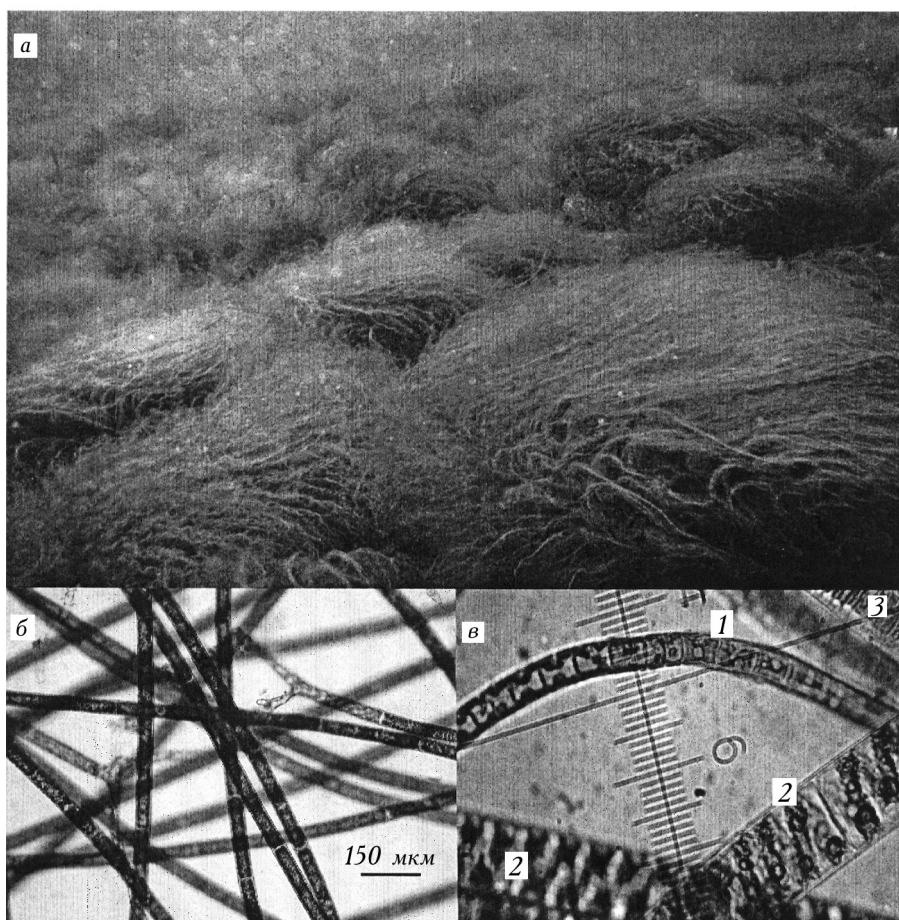
Дата	Места отбора	Проективное покрытие, %	Сырая масса, г/м ²	Сухая масса, г/м ²
18 сентября	Бух. Большие Коты, напротив биостанции, глубина 1,0—1,5 м	53 ± 13,5	190 ± 70	33,90 ± 12,65
9 ноября	Бух. Большие Коты, напротив стационара ЛИН СО РАН, глубина 1,0—1,5 м	72 ± 27,5	176 ± 91	31,45 ± 18,44
26 ноября	Зал. Лиственничный, напротив Байкальского музея, глубина 1,0—1,5 м	89 ± 23,6	317 ± 143	56,62 ± 22,67

жено, что в составе макроводорослей встречались лишь единичные стерильные нити р. *Spirogyra*. В истоке р. Ангары (возле пирса Байкальского музея в пос. Листвянке) постоянное присутствие небольшого количества этих водорослей мы регистрировали с 2008 г. Все это свидетельствует о том, что развитие представителей р. *Spirogyra* в литорали оз. Байкал приобрело массовый характер лишь за последние несколько лет.

Еще одна нехарактерная для макрофитов Байкала особенность распределения была обнаружена в ноябре 2011 г. в пади Жилище (бух. Большие Коты). Большинство камней, расположенных в зоне уреза, были на 100% покрыты ярко-зеленым обрастанием [3]. Внешне эта зона ничем не отличалась от типичного для открытого Байкала 1-го пояса, состоящего из *U. zonata* (см. рис. 1, а). Микроскопический анализ показал, что обрастание представляет собой нити зеленой водоросли, определенной как *Stigeoclonium tenue* (см. рис. 1, б, в).

В ноябре 2012 г. аналогичные работы проводились в Южном Байкале, в том числе бух. Большие Коты в районе р. Черной до падей Варначки и Сенной. Микроскопическое исследование камней, расположенных в зоне уреза показало, что обрастание на 90—100% состояло из нитчатых водорослей р. *Stigeoclonium* и на 10% и менее — из *Ulothrix*. Средняя сырая биомасса первого составляла 322 ± 58 г/м². Пробы, взятые в урезовой зоне пади Жилище бух. Большие Коты в 2013 г., также содержали значительное количество нитей стигеоклониума.

Таким образом, можно сделать вывод о смене доминирующего вида первого растительного пояса открытого Байкала, происходящей поздней осенью, как минимум в пределах целой бухты в период 2011—2013 гг. Массовые находки стигеоклониума в пробах из урезовой зоны зал. Лиственничного, а также его значительное количество в летне-осенних сборах 2013 г. в урезовой зоне западного побережья Малого моря и северной оконечности Байкала (участок между городами Северобайкальском и Нижнеангарском) значительно расширяют масштабы этого нового для Байкала явления.



2. Подводная фотосъемка и микрофотографии донных водорослей: *a* — массовое развитие спирогиры на каменистом субстрате в бух. Большие Коты, ноябрь 2012 г., глубина 1,0—1,5 м; *бв* — примеры микрофотографий с разным относительным обилием водорослей на препаратах: *б* — нитчатые водоросли рода *Spirogyras* — смешанные обрастания: 1 — *Ulothrix zonata*; 2 — *Spirogyra* sp.; 3 — *Fragilaria* sp.

Что же вызвало сложившуюся ситуацию в Байкале? Один из вариантов ответа в отношении стигеоклониума может быть весьма прост: маловероятно, но возможно, что предыдущими исследованиями не охватывался поздне-осенний период. Также не исключено, что эти водоросли просто принимались за улотрикс — ведь без микроскопического исследования оба типа обрастания практически неразличимы.

Возможные причины массового развития несвойственных для озера видов легче всего свести к антропогенному фактору. Авторы [7], наблюдавшие такое явление в районе пос. Лиственянка (зал. Лиственничный), связали его с возрастанием биогенной нагрузки на прибрежную зону в результате увеличения потока туристов. Но, как следует из гидрохимических исследований, ни в районе м. Березового, ни в бух. Большие Коты не отмечено значительных изменений в биогенной нагрузке по сравнению с таковой в 1950-е и 1960-е годы, служащие фоновыми для дальнейших исследований [4, 13].

2. Концентрация химических компонентов в прибрежной воде (1 м от берега) зал. Лиственничного и бух. Большие Коты

Дата	Бух. Большие Коты			Зал. Лиственничный		
	Р _{мин} , мкг/дм ³	Сумма N _{мин} , мг/дм ³	ПО, мг О/дм ³	Р _{мин} , мкг/дм ³	Сумма N _{мин} , мг/дм ³	ПО, мг О/дм ³
2011 г.						
июнь	0—4	0,01—0,01	0,93—0,94	×	×	×
август	0—4	0,03—0,08	0,63—1,1	×	×	×
сентябрь	1—7	0,01—0,05	1,01	10	0,10—0,11	1,24—1,86
ноябрь	4—8	0,04	0,92	8	0,12	0,92
2012 г.						
июнь	3—7	0,03—0,07	0,92—1,77	×	×	×
июль	1—7	0,04—0,1	0,69—1,58	5	0,13	0,85
сентябрь	0—7	0,02—0,04	0,69—1,27	2—5	0,17—0,32	1,7—1,9
7 ноября	6—11	0,03—0,1	0,69—1,27	10	0,14—0,16	0,88—1,00
26 ноября*	×	×	×	8—10	0,09—0,18	0,69-2,00
	×	×	×	4—10	0,08—0,62	1,33—4,61

П р и м е ч а н и е. ПО — перманганатная окисляемость; × — исследования не проводили; * отбор придонных проб воды шприцами вблизи камней с обрастаниями.

Было показано, что содержание фосфатного фосфора в прибрежных водах озера и в 100 м от уреза было невысоким — 1—6 мкг/дм³ [13] и только в воде зал. Лиственничного оно возрастало до 10,5 мкг Р/дм³

Наше исследование химии воды показало, что концентрация минерального фосфора в прибрежной воде в бух. Большие Коты в летние месяцы снижалась до нулевых значений, а осенью достигала максимальных — 11 мкг Р/дм³ (табл. 2).

В прибрежной воде зал. Лиственничного концентрация фосфатов летом не опускалась ниже 2 мкг Р/дм³, а осенью не превышала 10 мкг Р/дм³, содержание минерального азота было в 2—8 раза выше, чем в бухте. В первом случае 70—95% суммарного количества составлял нитратный азот, во втором эта форма преобладала только в летние месяцы. В начале июня и сентябре — ноябре в прибрежной воде бух. Большие Коты доля аммонийного увеличивалась до 60% общего содержания минерального азота. Содержание органических веществ в прибрежной воде заливов в летне-осенний период не превышало 2 мг О/дм³ (по ПО). Однако осенью, при отмирании и разложении макроводорослей, в придонной воде (пробы, отобранные шприцами) этот показатель возрастал до 4,6 мг О/дм³, а содержание минерального азота — до 0,62 мг N/дм³.

У западного берега от бух. Песчаной до зал. Лиственничного существуют области с устойчивыми течениями. Подо льдом скорость достигает 9—10 см/сек, в период открытой воды она на порядок выше [2], то есть превышает оптимальные (от 12 до 15 см/сек) для успешного роста водорослей. Тем не менее в Южном Байкале отмечена интенсивная вегетация *S. fluviatilis*. В заливах влияние циклонических течений выражено слабее, спирогиры развиваются в прибрежной полосе шириной 20—30 м.

На современном этапе оценить причины ситуации, сложившейся в литорали озера Байкал, и дать прогноз непросто. Можно предположить две основные причины массового развития чужеродных для озера нитчатых водорослей. Во-первых, это может быть следствием естественной цикличности в их развитии под воздействием глобальных факторов, например климатических. Во-вторых, массовое развитие спирогиры зачастую приурочено к местам повышенной концентрации биогенных элементов, обусловленной, в частности, сбросом недостаточно очищенных сточных вод [20, 22]. Населенные пункты, располагающиеся в прибрежной зоне оз. Байкал, как правило, не имеют централизованной системы очистки бытовых сточных вод. Количество частных гостиниц и туристов за последние годы выросло в несколько раз. Грунты надводной и заплесковой зон являются своеобразным буфером, фильтром, защищающим чистоту озер, однако их фильтрационная способность явно ограничена. В зал. Лиственничном предел этой способности, по-видимому, уже превышен. По нашим данным, в поровых водах зоны заплеска, а также в пробах придонной воды на мелководье бух. Большие Коты и зал. Лиственничного в летний период 2010—2013 гг. регулярно обнаруживались следы фекального загрязнения, обусловленного прежде всего пассивной фильтрацией сточных вод прибрежных поселков. Например, в ноябре 2012 г. количество термотолерантных колиформных бактерий (ТКБ) и энтерококков в пос. Листвянка, в лунке, выкопанной на пляже, было очень высоким (соответственно 15 000 и 3700 КОЕ/100 мл). Значительное количество общих колиформных бактерий, ТКБ и энтерококков в это же время было обнаружено и в пробах придонной воды, взятых шприцами: соответственно 210, 80 и 66 КОЕ/100 мл.

Заключение

Многолетние (2003, 2008—2013 гг.) исследования структуры и количественных характеристик макроводорослей прибрежной зоны западного берега южной котловины Байкала показали, что на глубинах от 0,3 до 3,0 м (и более) во второй половине лета — осенью доминируют не отмечаемые ранее в озере виды р. *Spirogyra*. Изучение биологии водорослей в природной среде и в условиях культуры позволило идентифицировать один из доминирующих видов как *S. fluviatilis* Hilse. Этот вид приводится для флоры озера впервые и пока в притоках исследуемого района не обнаружен. В период максимального развития (ноябрь) биомасса водорослей может достигать 317 ± 143 г/м² при 100%-ном проективном покрытии каменистого субстрата дна. В зоне уреза бух. Большие Коты и зал. Лиственничного отмечено массовое развитие и другой нитчатой водоросли — *Stigeoclonium tenue* (C. Agardh) Kütz., которая ранее встречалась в озере на глубине 1—2,5 м, а в заметном количестве развивалась только в р. Большой Котинке. Осенью при отмирании и разложении макроводорослей в придонной воде проис-

ходит значительное увеличение содержания органических веществ (в 2,0—2,5 раза). Полученные результаты, наряду с литературными сведениями, свидетельствуют о начале евтрофикации участков прибрежной зоны Байкала, приуроченных к ряду населенных пунктов.

**

У статті наведено матеріали щодо масового розвитку у прибережній смугі південної частини оз. Байкал нитчастих водоростей р. Spirogyra, які раніше в озері не зустрічались, та Stigeoclonium tenue у другій половині літа — восени. Обговорюються причини цього явища.

**

Paper deals with unusual mass vegetation of filamentous microalga of the gen. Spirogyra and Stigeoclonium tenue in late summer — autumn in the coastal zone of the southern section of Lake Baikal over the years 2008—2013. Probable reasons of this phenomenon are discussed.

**

1. Вассер С.П., Конгратьева Н.В., Масюк Н.П. и др. Водоросли. Справочник. — Киев: Наук. думка, 1989. — 605 с.
2. Верболов В.И. Течения и водообмен в Байкале // Вод. ресурсы. — 1996. — Т. 23, № 4. — С. 413—423.
3. Вишняков В.С., Тимошкин О.А., Ижболдина Л.А., Волкова Е.А. Таксономический список макроводорослей прибрежной зоны бухты Большие Коты и залива Лиственничный (Южный Байкал) // Изв. Иркут. ун-та. Сер. Биология. Экология. — 2012. — Т. 5, № 3. — С. 147—159.
4. Голобокова Л.П., Сакирко М.В., Онищук Н.А. и др. Гидрохимическая характеристика вод литорали северо-западного участка Южного Байкала // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. — Новосибирск: Наука, 2009. — Т. 2: Водоемы и водотоки юга Восточной Сибири и Северной Монголии. Справочники и определители по фауне и флоре озера Байкал. — С. 760—784.
5. Ижболдина Л.А. Атлас и определитель водорослей бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии. — Новосибирск: Наука-центр, 2007. — 248 с.
6. Кожов М.М. О видообразовании в озере Байкал // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1960. — Т. 65, № 6. — С. 39—47.
7. Кравцова Л.С., Ижболдина Л.А., Ханаев И.В. и др. Нарушение вертикальной зональности зеленых водорослей в прибрежной части залива Лиственничный озера Байкал // Докл. РАН. — 2012. — Т. 447, № 2. — С. 227—229.
8. Мейер К.И. Введение во флору водорослей оз. Байкал // Бюл. МОИП. — 1930. — Т. 39, № 3—4. — С. 179—392.
9. Окунева Г.Л. Сезонные изменения мезобентоса на каменистой литорали (район пос. Большие Коты) // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. — Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та, 1974. — С. 137—152.

10. *Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши*. Ч. 1 / Под ред. Л. В. Боевой. — Ростов н/Д: НОК, 2009. — 1044 с.
11. Скабичевский А.П. О распределении донной растительности Байкала в окрестностях Больших Котов // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1966. — Т. 71, № 6. — С. 108—119.
12. Строганов Н.С., Бузинова Н.С. Практическое руководство по гидрохимии. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. — 193 с.
13. Томберг И.В., Сакирко М.В., Домышева В.М. и др. Первые сведения о химическом составе интерстициальных вод заплесковой зоны озера Байкал // Изв. Иркут. ун-та. Сер. Биология. Экология. — 2012. — Т. 5, № 3. — С. 64—74.
14. D'Aiuto Peter E. The impact of stream nutrient loading on metaphyton in Conesus Lake and the use of metaphyton incubation chambers for measurement *in situ* of changes in biomass // Environ. Sci. Biol. Theses. — 2002. — Paper 1. http://digitalcommons.brockport.edu/env_theses/1.
15. Anderson D.M., Glibert P.M., Burkholder J.M. Harmful algal blooms and eutrophication: Nutrient sources, composition and consequences // Estuaries. — 2000. — N 25. — P. 704—726.
16. Barbiero R.P., Tuchman M.L. Long-term dreissenid impacts on water clarity in Lake Erie // J. Gr. Lakes Res. — 2004. — Vol. 30, N 4. — P. 2111—2125.
17. Biodiversity research methods // Ed. by T. Nakashizuka, N. Stork. — Kyoto: Kyoto University Press and Trans Pacific Press, 2002. — 216 p.
18. Borchardt M.A. Effects of flowing water on nitrogen- and phosphorus-limited photosynthesis and optimum N : P ratios by *Spirogyra fluviatilis* (Charophyceae) // J. Phycol. — 1994. — Vol. 30, N 3. — P. 418—430.
19. Borchardt M.A., Hoffmann J.P., Cook P.W. Phosphorus uptake kinetics of *Spirogyra fluviatilis* (Charophyceae) in flowing water // Ibid. — 1994. — Vol. 30, N 3. — P. 403—417.
20. Bruun K. Algae can function as indicators of water pollution. The Washington State Lake Protection Association Newsletter, Waterline. — 2012. <http://www.walpa.org>.
21. Byappanahalli M.N., Whitman R.L. *Clostridium botulinum* type E occurs and grows in the alga *Cladophora glomerata* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 2009. — Vol. 66, N 6. — P. 879—882.
22. Derlet R.W., Richards J.R., Tanaka L.L. et al. Impact of summer cattle grazing on the Sierra Nevada watershed: aquatic algae and bacteria // J. Environ. Pub. Health. — 2012. — www.hindaws.com/journals/jeph/N760108.
23. Duarte C.M. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes // Ophelia. — 1995. — Vol. 41. — P. 87—112.
24. Gubelit Yu.I., Berezina N.A. Coastal eutrophication phenomena in the Eastern Gulf of Finland // Conf. Proc. US/EU, Baltic Intern. Symp. — Tallinn, 2008. — P. 1—4.
25. Gubelit Yu.I., Vainshtein M.B. Growth of enterobacteria on algal mats in the eastern part of the Gulf of Finland // Inland Water Biol. — 2011. — Vol. 4, N 2. — P. 132—136.
26. Higgins S.N., Howell E.T., Hecky R.E. et al. An ecological review of *Cladophora glomerata* (Chlorophyta) in the Laurentian Great Lake // J. Phycol. — 2008. — Vol. 44. — P. 839—854.

27. Malkin S.Y., Guildford S.J., Hecky R.E. Modeling the growth response of *Cladophora* in a Laurentian Great Lake to the exotic invader *Dreissena* and to lake warming // Limnol. Oceanogr. — 2008. — Vol. 53, N 3. — P. 1111—1124.
28. Malkin S.Y., Sorichetti R., Wiklund J., Hecky R.E. Seasonal abundance, community composition, and silicon concentration of diatoms epiphytic on *Cladophora glomerata* // J. Gr. Lakes Res. — 2009. — Vol. 35, N 3. — P. 199—205.
29. Olapade O.A., Depas M.M., Jensen E.T., McLellan S.L. Microbial communities and fecal indicator bacteria associated with *Cladophora* mats on beach sites along Lake Michigan shores // Appl. Environ. Microbiol. — 2006. — Vol. 72. — P. 1932—1938.
30. Rippka R. Recognition and identification of cyanobacteria // Methods Enzymol. — 1988. — Vol. 167. — P. 28—67.
31. Shao H.B., Cui B.S., Bai J.H. Outlook: Wetland ecology in China // Clean — Soil, Air Water. — 2012. — N 40. — P. 1011—1014.
32. Saygideger S. Bioaccumulation and toxicity of zinc in *Spirogira fluviatilis* Hilse (Chlorophyta) // Water, air, soil pollut. — 1998. — Vol. 101, N 1—4. — P. 323—331.
33. Timoshkin O.A., Sutturin A.N., Maximova N.V. et al. Rock preferences and microdistribution peculiarities of Porifera and Gastropoda in the shallow littoral zone of Lake Baikal (East Siberia) as evidenced by underwater macrophotograph analysis // Berl. Palaeobiologische Abhandlungen. — 2003. — Vol. 1. — P. 193—200.
34. Valiela I., McClellan J., Hauxwell J. et al. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences // Limnol. Oceanogr. — 1997. — N 42. — P. 1105—1118.
35. Vershinin A., Kamnev A. *Cladophora* blooms at Anapa beaches (Black Sea) — result of anthropogenic eutrophication // Phycologia. — 2001. — Vol. 40, N 4. — P. 45.
36. Vershinin A., Kamnev A. Harmful algae in Russian European coastal waters // Harmful algal blooms 2000. Proc. 9-th Intern. Conf. on Harmful Algal Blooms. — UNESCO, 2001. — P. 112—115.
37. Volkova V., Bondarenko N., Tomberg I., Timoshkin O. Intensive growth of *Spirogira fluviatilis* Hilse (Streptophyta): structural changes in the benthic flora of lake Baikal coastal zone, East Siberia // ECSA 53: «Estuaries and Coastal Areas in Times of Intense Change», 13—17 Oct. 2013. — 2013. (12459).
38. Whitman R. L., Shively D.A., Pawlik H. et al. Occurrence of *Escherichia coli* and Enterococci in *Cladophora* (Chlorophyta) in nearshore water and beach sand of Lake Michigan // Appl. Env. Microbiology. — 2003. — Vol. 69, N 8. — P. 4714—4719.

¹ Лимнологический институт СО РАН, Иркутск, РФ

² Институт биологии внутренних вод, Борок, РФ

Поступила 23.06.14