

УДК 574.582 (282)

Т. Н. Середа

**ФИТОПОТАМОПЛАНКТОН РЕЧНЫХ СИСТЕМ:
РЕТРОСПЕКТИВА ИССЛЕДОВАНИЙ, ПОИСК
МЕТОДИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ**

В работе представлены методические подходы к изучению фитопотамо-планктона равнинных рек на основе анализа ретроспективных и современных литературных источников, а также многолетнего опыта автора. Показана важность изучения фитостока рек с учетом динаминости формирования потока.

Ключевые слова: фитопотамопланктон, равнинные реки, динаминость потока, фитосток.

Ретроспектива развития потамобиологических исследований. Потамобиология (от греч. *potamos* — река) — одно из направлений гидробиологической науки, всесторонне исследует жизнь рек, представляя комплексность физико-географических, гидрологических и биологических особенностей реки как единого целого. Потамобиологические исследования, начатые в конце XIX — начале XX веков, положили начало экологическим исследованиям фауны и флоры равнинных рек (Ока, Волга, Вятка, Днестр, Днепр, Десна и др.) во взаимосвязи со средой обитания и имели вначале описательный характер. С появлением биологических станций на многих реках России и Украины были начаты систематические исследования, что ознаменовало важный этап становления потамобиологической науки.

Вопросы экологических и методологических подходов в изучении рек, обсуждаемые в работах К. И. Мейера [16—18], А. П. Скабичевского [36], Н. Н. Воронихина [7], Л. А. Шкорбатова [42], В. С. Порецкого [23], В. М. Рылова [33] и других альгологов, сводились не только к уточнению понятий «планктонный организм», «фитопланктон», «фитопотамопланктон», но и к определению экологической роли водорослевых сообществ в жизни рек и ценотической полноценности.

Альгологические исследования начала прошлого века показали, что речной планктон в основном состоит из случайно планктонных форм, а истинно планктонные немногочисленны или единичны. Многие авторы пришли к выводу, что игнорировать эти формы нельзя (как предлагали А. П. Скабичевский, К. И. Мейер и др.), иначе можно заключить, что планктон в реках отсутствует. Случайно планктонные формы, возникшие в ценозах перифи-

© Т. Н. Середа, 2016

тона и бентоса, оказавшись в толще воды, продолжают развиваться, являясь, таким образом, неотъемлемым компонентом планктона. Предложение В. С. Порецкого [23] распределить состав планктона реки на ест- и псевдо-планктонные организмы (т. к. последние в том или ином отношении характеризуют состав речного планктона со всеми вытекающими отсюда признаками определенного ценоза) определило точку зрения многих гидробиологов.

На ход развития потамобиологического направления отечественной гидробиологии определенным образом повлияли работы зарубежных исследователей рек конца XIX — первой половины XX вв. Фитопланктон рек Северной Германии изучали Захариас [68], р. Одер — Шредер [62], р. Везер — Леммерманн [56], р. Рейн — Лаутерборн [55] и Марссон [57], водотоков Великобритании — Фритч [49—51] и Бетчер [45, 46], Северной Америки — Кофоид [53, 54].

Дискуссии отечественных и зарубежных исследователей в конечном счете сводились к выяснению роли «перерабатывающей способности реки» [цит. по 9] в формировании речных биоценозов. В большинстве работ подчеркивалась зависимость происхождения потамопланктона, но при этом не отрицались его самостоятельное значение и специфичность. Многочисленные исследования, по мнению В. И. Жадина [9], показали, что под влиянием «перерабатывающей способности реки» фитопотамопланктон приобретает характерные черты, которые определяются присутствием в нем достаточно постоянного отбора форм — занесенных из стоячих водоемов, связанных с рекой, развивающихся в затонах и других русловых биотопах с замедленным течением, поднимающихся в толщу воды, взмученных потоком и т.п.

Трудно не согласиться с В. И. Жадиным [9, 10] в том, что разнородный по происхождению планктон под воздействием течения, взвешенных минеральных и органических веществ и других особенностей водного потока приобретает определенные черты, которые позволяют считать его специфическим потамопланктоном. Такой тип планктона, гетерогенный и динамичный, является отражением биологических свойств данного водотока, приходит к заключению А. И. Прошкина-Лавренко [26] при исследовании альгофлоры степных рек как элементов ландшафта. Ценотический подход в изучении фитопотамопланктона равнинных водотоков позволил определить реки с различным планктоном — озерным, озерно-прудовым, прудовым, болотным, степным (или планктоном засоленных рек) [29].

Используя опыт изучения характера альгофлоры пойменных водоемов р. Оки, К. И. Мейер [18] установил закономерность изменения состава водорослей параллельно с эволюционным прошлым реки (от стадии рукава до стадии кочкарного болота), положив начало исследованиям реки во взаимосвязи с ее поймой. Комплексные исследования пойменных водоемов Днепра и Десны [4, 8], а также некоторых других рек показали, что «водоемы генетического ряда Жадина», будучи производными реки и подвергаясь регулярному ежегодному воздействию с ее стороны, отражают на себе особенности режима реки на каждом данном ее участке» [10].

В своих работах К. И. Мейер при изучении р. Оки [16—18], П. Л. Пирожников и П. И. Усачев — р. Енисей [цит. по 29], а несколько позднее — Я.В. Ролл на примере Днепра и Десны [27—30] отметили изменение и обогащение фитопланктона по мере движения от истока к устью и, таким образом, предприняли попытку районирования реки. Опыт альгологического районирования реки по качественному составу водорослей использовал в своих работах Я. В. Ролл и представил эколого-флористическую характеристику фитопланктона среднего течения Днепра [27], а несколько позднее, совместно с коллегами — гидробиологическое районирование с использованием количественных методов [28]. Определенный интерес представляют расчеты биомассы планктона (биосток) [31], подтверждающие ее увеличение за счет воссоздания и заноса с придаточной системы реки, что является отражением особенностей водотока как открытого и подвижного биотопа.

«Как речное русло, так и ее пойма — динамичны и подвергаются непрерывной перестройке», — пришел к выводу В. Н. Беклемишев [3]. Используя опыт отечественных и зарубежных коллег, он заключил, что понятие сукцессии вполне применимо к жизни речных биоценозов, но сукцессии их своеобразны. Мнение, что жизнь речного планктона представляет собой не циклический, а однозначно направленный процесс, подтверждено многими исследователями речных систем. В работах зарубежных гидробиологов, изучающих равнинные реки, также было показано, что планктонные водоросли успешно размножаются в условиях постоянного течения и формируют автохтонные популяции, генетически сформированные из водорослей бентоса и обрастаний [59, 60, 66].

Накопленный материал потамобиологических исследований в 20—40 гг. XX в. послужил теоретической и практической базой для развития новых направлений в изучении жизни рек. Характерной чертой этого периода, по словам В. И. Жадина [10], была «экстенсивность работы», положившая начало биogeографическим исследованиям рек, изучению условий и механизмов формирования потамопланктона, типологии и классификации водотоков, их генезиса. «В области изучения рек большой интерес представляет генезис (исторический и современный) биологической картины рек различных географических ландшафтов», констатирует В. И. Жадин [10, 61]. Это получило развитие и продолжение в дальнейших отечественных и зарубежных потамологических исследованиях.

В 50—60 гг. XX в. формируется учение об экологической зональности рек. Если река, с учетом ее гидрологических, физико-химических и биологических особенностей, по словам В.И. Жадина [9, 10], очень часто представляет азональное явление, то пойменные водоемы сохраняют черты азональности только в период наполнения речными (паводковыми) водами. В остальное же время водоемы речной поймы находятся под большим влиянием местных факторов, накладывающих сильный отпечаток на их режим и обуславливающих как физико-химические особенности водоемов, так и их население. Обилие и разнообразие озер, сконцентрированных на сравнительно небольшой территории поймы, делают их не только интересным, но и удобным объектом для теоретической разработки проблемы типологии водотоков. Только поймы крупных рек (Волги, Днепра, Дона) частично подчи-

няются закону зональности, так как продолжительное весеннееводье, быстрое течение воды, обилие приносимого наилка накладывают специфические черты на почвообразовательный процесс, делая их почвы как бы вкрапленными в различные зоны — интразональными. Лишь в нижнем течении этих рек резко проявляются зональные черты в явлениях солонцеватости и засоленности пойменных почв [10].

В то же время основное внимание зарубежных гидробиологов [47, 48, 52] уделялось изучению биоценотической структуры и гидрографических свойств водотоков. Повышение температуры воды и снижение скорости течения от истока к устью было признано универсальной закономерностью для всех рек независимо от их географического положения. В основу классификации водотоков положены изоценотические закономерности развития речных биоценозов в зависимости от степени воздействия двух основных факторов — скорости течения и температуры воды. Иллиес [47, 48], а несколько позднее Хайнс [52] установили, что, несмотря на непрерывность изменений этих факторов, в реках образуются строго ограниченные биоценозы, четко прослеживающиеся на примере горных рек. Так, согласно их классификации, выделены зоны *кренали* (преимущественно истоки горных рек и ручьев — с холодной чистой водой, относительно слабым течением, преобладанием аллохтонного питания), *ритрали* (среднее течение быстрых и довольно мощных водотоков — с каменистым дном, прохладной водой и преобладанием реофильной биоты) и *потамали* (равнинные участки горных рек — с замедленным течением, хорошим прогреванием воды, развитием макрофитов вдоль берегов, заивлением дна и преобладанием пело- и псаммофильных сообществ).

Такая типологическая классификация использована П. А. Цимдинь [37, 39] при изучении рек Латвии. Автор пришел к выводу, что наиболее достоверные данные о гидробиологических особенностях реки можно получить, исследуя реку как единое целое от истока к устью, применяя метод пространственно-непрерывного изучения [38]. Поскольку в реках любой участок функционирует под воздействием продуктов метаболизма вышележащего участка, принцип непрерывности можно соблюдать, применяя метод градиента. При классификации экосистем использовали экологический преферендум основных групп гидробионтов, включая данные о развитии и распределении фитопланктона.

При гидробиологическом районировании р. Даугава А. Я. Кумсаре [15], с учетом опыта предшественников [28], пришел к выводу, что скорость течения является главным фактором, влияющим на развитие организмов планктона и бентоса, поскольку от нее зависят характер грунтов, термика и прозрачность воды. Автор обозначил следующие закономерности: если скорость течения в русле превышает 1 м/с, условия жизни планктонных организмов ухудшаются — гибнут колониальные формы диатомовых, их ленты и цепочки разрываются, разрушаются хрупкие панцири динофитовых водорослей (pp. *Ceratium* и *Peridinium*). Другие исследователи фитопланктона рек [59] указывают критическую величину скорости течения, подавляющую вегетацию сообществ, — 0,5 м/с.

Рассматривая структуру сообществ водотоков в рамках биотической концепции потамобиологии, как правило, сталкивались с широчайшим спектром вариаций комплекса факторов, закономерно меняющихся по его профилю. Концепция непрерывности реки, предложенная Ваннотом и др. [67], во многом объяснила картину экологических изменений в реке по градиенту среды от истока к устью, исходя из того, что изменения в составе аллохтонного и автохтонного органического вещества влияют на структурно-функциональную организацию русловых биоценозов вниз по течению. Река рассматривается как целостный динамический природный комплекс со сложной системой взаимодействий между организмами и средой обитания.

Появившаяся в 80-е годы XX в. альтернативная концепция динамики пятен (рефугиумов) Таунсенда [63] предположила, что особую роль в поддержании сообществ гидробионтов играет система естественных рефугиумов, необходимых для переживания неблагоприятных условий среды в русле. Различия двух подходов заключаются в том, что фактором формирования изменений в реке, согласно концепции Ваннота, являются закономерно меняющиеся свойства водотока, а по концепции Таунсенда ведущая роль отводится мозаичной изменчивости биотопов русла и ландшафтов поймы.

«Комбинированная концепция функционирования речных систем» В. В. Богатова [5] объединила подходы концепции речного континуума [67] и динамики пятен [63] и увязала их воедино как взаимодополняющие. При изучении функционирования горных рек автор приходит к выводу, что, несмотря на случайность расположения рефугиумов в реобиоме, при продвижении от истока к устью количество рефугиумов и разнообразие гидробионтов закономерно увеличивается и, соответственно, повышается вероятность появления новых групп. Таким образом, может возникать внутренняя организация речной системы, проявляющаяся в образовании континуума на уровне сообществ и отдельных популяций.

Наряду с такими подходами, для объяснения динамики альгоценозов обрастаний в гетерогенных условиях речных систем используется теория разрушений [12, 22, 58]. Русла исследованных рек, по мнению С. Ф. Комулайнен [12], представляют собой мозаику разнообразных местообитаний, которые формируются взаимодействием между субстратом и течением, поэтому «классический» континуум часто нарушается разветленностью речных систем, обилием проточных озер, заболоченностью водосборов, характером продольного профиля. Экстремальное повышение уровня и скорости потока в период наводнений и паводков приводит к механическому перемешиванию грунта в ложе реки и разрушению субстратов, заселенных водорослями. Согласно такому подходу, распределение сообществ по продольному профилю равнинных рек целиком описывается концепцией динамики пятен и в значительной мере определяется антропогенными и другими (биотическими и абиотическими) нарушениями сообществ в речном континууме, способствующими образованию специфических биотопов [13, 22, 44].

Как справедливо отмечает А. А. Протасов [25], «концепция речного континуума представляет собой пространственную модель, она не описывает

сукцессионные процессы». На основе анализа существующих концепций, более приемлемой, по мнению автора, является позиция Варда [64, 65], сочетавшего пространственные и временные изменения лотических систем, согласно которой единство речной экосистемы представляют речная долина, русло, участки притоков, «исторические дериваты» — пойменные водоемы и старицы.

Важность изучения исторического аспекта для формировании биоты гидрографической сети отмечает С. А. Афанасьев [2], т. к. установление референсных условий, существовавших в реке «до антропогенного влияния», имеет решающее значение для достижения хорошего экологического состояния речной экосистемы согласно требованиям Водной Рамочной Директивы 2000/60/EC [1, 6]. Автор отмечает недостаточно изученный характер геолого-тектонических, геоморфологических и климатических процессов, сформировавших современную структуру речной сети территории Украины и разнообразие биоты.

Значимость системного подхода в изучении рек, основанного на органическом единстве русла и площади водосбора, отмечали в своих работах А. И. Мережко и В. В. Полищук [19, 20] и другие исследователи, считая, что без диалектического единства любой системы нельзя понять, а тем более изучить основные закономерности функционирования как самой системы, так и отдельных ее составляющих.

Следует отметить, что современные концепции функционирования речных систем, рассмотренные выше, базируются преимущественно на изучении макрозообентоса и ихтиофауны водотоков. К сожалению, на сегодня в современной гидробиологии не существует единой концепции, охватывающей комплексные исследования речных сообществ планктона, бентоса и эпифитона и их пространственно-временные трансформации в условиях потока.

Перспективы потамологических исследований

Тщательный анализ различных точек зрения, а также наш многолетний опыт изучения фитопланктона равнинных рек позволяет признать существование истинно речной экологической группировки — *фитопотамопланктона*. Экологические группировки водорослей (планктон, бентос и эпифитон), на наш взгляд, являются потенциально равнозначными для развития своеобразных по структуре и динамике водорослевых сообществ в условиях речного потока.

Поскольку течение является главным фактором, влияющим на формирование состава водорослевых сообществ, их структуру и функционирование в пространственно-временном аспекте, мы пришли к выводу о необходимости поиска новых методологических подходов (или хорошо забытых старых, и по разным причинам не получивших развития в гидробиологической практике).

На наш взгляд, следует обратить внимание на ряд ретроспективных работ 50—60 гг. прошлого столетия, посвященных исследованию планктостока рек, «современенный» опыт которых может послужить отправной точкой для концептуально новых методических подходов к изучению планктона рек. Биологический сток Волги изучали А. А. Кузнецова (фитосток) [14], Ю. П. Рухлядев (зоосток) [32], С. М. Шиклеев (биосток) [40], Днепра — Я. В. Ролл (фитосток) и Ю. М. Марковский (зоосток) [31], Енисея — В. Н. Грэз (зоосток) [цит. по 15], Даугавы и ее притоков — А. Я. Кумсаре (биосток) [15], Оби — А. В. Солоневская (фитосток) [цит. по 15].

С учетом анализа вышеприведенных работ, интерпретация представленных данных по планктостоку методически сводится к следующему. Биомассу организмов планктона определяли традиционно счетно-объемным методом, при этом, в зависимости от задач, экспериментально производили подсчет по сезонам и за год. Величину фитостока ($\text{г}/\text{с}$, $\text{т}/\text{год}$) рассчитывали путем умножения усредненных показателей биомассы фитопланктона ($\text{г}/\text{м}^3$) на расход воды ($\text{м}^3/\text{с}$) за определенный промежуток времени. Таким образом, многолетние ряды данных по биостоку рек оценочно представляют не только расход планктона на определенном створе, но и возможность сопоставить ход сезонной динамики биостока в разные по водности годы с учетом меняющихся параметров поперечного профиля реки (скорость течения, уровневый режим, площадь сечения).

Ключевой работой в данном направлении исследований является монография А. Я. Кумсаре [15], в которой проанализированы наработки предшественников и представлены результаты изучения водного, биогенного и биологического (фито- и зоо-) стока р. Даугавы за 1959—1964 гг. Автор отмечает, что основную роль в формировании биологического стока реки играют экологические, метеорологические (особенно термический режим) и русловые условия, а также физиологические особенности самих организмов.

В своих исследованиях фитопланктона экосистемы р. Десны мы также уделяли внимание изучению фитостока в пространственно-временном аспекте с учетом влияния притоков и пойменных водоемов [34, 35]. На основе расчетов сезонной динамики фитостока в устьевом участке Десны в разные по водности годы мы пришли к выводу, что как сезонный, так и многолетний характер его формирования лимитируется внутригодовым распределением стока и условиями водности года. Сезонную динамику развития водорослевых сообществ следует рассматривать не только как закономерную последовательность смены видов вследствие изменения термического режима, но и как сукцессию их структуры, разнообразия и характера доминирования на фоне смены характеристик стока в пространственно-временном аспекте [35].

В дальнейших исследованиях фитостока рек нами апробированы ловушки для фильтрации биологического материала с определенной площадью входного отверстия из мельничного газа № 76—80, модернизированные с учетом опыта разработки предшественников [14, 31, 32]. Отбор проб, как правило, производили в поверхностном слое 0,5 м, а также на горизонте 0,6

глубины, учитывая тот факт, что для рек характерен турбулентный режим движения водных масс и, согласно эпюре скоростей, близкая к средней по вертикали находится на отметке 0,6 h [14, 24]. Параллельно с отбором проб с помощью портативных полевых приборов измеряли скорость течения и расход воды. Оптимальная экспозиция, как правило, устанавливается в ходе полевых экспериментов и может меняться в зависимости от сезона исследований и условий формирования планкостока. Экспериментально полученный тотальный расход фитопланктона, дает возможность произвести расчет переноса биомассы сообществ посупочно, посезонно и за год на конкретном створе реки с учетом изменяющихся условий стока.

Мы пришли к выводу, что значение фитостока, выраженное в граммах или в энергетических единицах (Дж, калории) на единицу времени, более точно отражает динамичность формирования и переноса водорослевых сообществ, чем биомасса сообществ, полученная в граммах на объем или площадь толщи воды с использованием традиционных для гидробиологической практики методов [11, 21, 24, 41, 43]. При мониторинговых исследованиях рек показатель фитостока отличается информативностью для установления пространственно-временных изменений планктонных сообществ, ввиду высокой динамичности русловых и пойменных процессов.

Заключение

Таким образом, изучение фитопотамопланктона как неотъемлемого компонента планктона, его пространственно-временной динамики в условиях потока посредством определения фитостока является перспективным направлением как в экологическом мониторинге водотоков, так и в выяснении роли водорослевых сообществ в функционировании речных экосистем в целом.

Поскольку методы классической гидробиологии, применяемые для исследования озер и водохранилищ, в водотоках мало эффективны, мы обозначили, на наш взгляд, более репрезентативные методические подходы к изучению динамических сообществ планктона посредством изучения фитостока.

Учитывая климатические особенности последнего десятилетия, характеристики стока приобретают доминирующее положение среди комплекса факторов, оказывающих влияние на формирование фитопотамопланктона в речных системах.

**

У роботі запропоновано методичні підходи до вивчення фітопотамопланктону рівнинних річок на основі аналізу ретроспективних і сучасних літературних джерел, а також багаторічного досвіду автора. Показано важливість вивчення фітостоку річок з урахуванням динамічності формування потоку.

**

On the basis of analysis of retrospective and modern literature sources and own many-year experience methodic approaches were suggested to investigation of phytopotamo-

plankton of the plane rivers. Importance of investigation of algal yield in the rivers taking into account dynamics of the flow forming was shown.

**

1. Афанасьев С.А. Развитие европейских подходов к биологической оценке состояния гидроэкосистем в мониторинге рек Украины // Гидробиол. журн. — 2001. — Т. 37, № 5. — С. 3—18.
2. Афанасьев С.А. Формирование гидробиоты речных систем на территории Украины в связи с историей гидрографической сети // Там же. — 2014. — Т. 50, № 5. — С. 3—14.
3. Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в составе живого покрова Земли // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. — 1956. — Т. VII. — С. 77—98.
4. Белінг Д., Ролл Я., Марковський Ю. та ін. Гідробіологічна характеристика заплавних водойм середньої течії р. Десни // Тр. гідробіол. ст. — 1936. — № 11. — С. 19—139.
5. Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. — 1995, № 3. — С. 51—61.
6. Водна рамкова директива ЄС 2000/60/ЕС: Основні терміни та їх визначення. Офіційне видання. — К. , 2006 . — 240 с.
7. Воронихин Н.Н. Фитопланктон (excl. *Bacillariales*) р. Большой Невки в период 1923—1926 гг. // Тр. Бот. сада АН СССР. — 1931. — Т. 44. — С. 104—244.
8. Гаухман З.С. Фитопланктон и фитобентос среднего течения Днепра и его придаточной системы // Вестн. Днепропетр. ин-та гидробиологии. — 1960. — № 12. — С. 43—50.
9. Жадин В.И. Жизнь в реках // Жизнь пресных вод СССР. — М.; Л.: Изд—во АН СССР, 1950. — Т. 3. — С. 113 —256.
10. Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР. — М.: Учпедгиз, 1961. — 499 с.
11. Киселев И.А. Изучение планктона водоемов. — М.: Изд-во АН СССР, 1950. — 40 с.
12. Комулайнен С. Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Фенноскандии. — Петрозаводск : Изд-во КарНЦ РАН, 2004. — 182 с.
13. Крылов А.В. Зоопланктон равнинных малых рек. — М.: Наука, 2005. — 263 с.
14. Кузнецова А.А. Динамика и сток фитопланктона р. Волги в районе г. Куйбышева // Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР. — М.; Л., 1957. — Вып. 7. — С. 108—110.
15. Кумсаре А.Я. Гидробиология реки Даугавы. — Рига: Зинатне, 1967. — 186 с.
16. Мейер К.И. Фитопланктон р. Оки под г. Муромом по сборам 1919—1921 гг. // Работы Окской биол. ст. — 1923. — Т. 2, № 2. — С. 15—61.
17. Мейер К.И. Введение во флору водорослей р. Оки и ее долины. Ч. I. Река Ока // Тр. Окской биол. ст. — 1926. — Т. 4. — С. 4—53.
18. Мейер К.И. Введение во флору водорослей р. Оки и ее долины. Ч. II. Пойма // Там же. — С. 57—80.

Общая гидробиология

19. Мережко А.И. Структура и характер взаимосвязей в основных компонентах экосистем бассейнов малых рек // Гидробиол. журн. — 1985. — Т. 21, № 6. — С. 3—10.
20. Мережко А.И., Полищук В.В. Исследования малых рек Украины // Там же. — 1990. — Т. 26, № 3. — С. 31—41.
21. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка.— К: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
22. Охапкин А.Г. История и основные проблемы исследований речного фитопланктона // Ботан. журн. — 2000. — Т. 85, №10. — С. 1—14.
23. Порецкий В.С. Наблюдения над фитопланктоном р. Б. Невки в 1923—1926 гг. // Тр. Бот. Сада АН СССР. — 1931. — Т. 44. — С. 245—349.
24. Практическая гидробиология. Пресноводные экосистемы / Под ред. В. Д. Федорова и В. И. Капкова. — М.: ПИМ, 2006. — 367 с.
25. Протасов А.А. Речной и озерный континуумы: попытка анализа и синтеза // Биология внутр. вод. — 2008. — № 2. — С. 3—11.
26. Прошкина-Лавренко А.І. До питання про альгофлору степових річок, як елемент степового ландшафту // Вісник Київ. Бот. Саду. — 1932. — Вип. XIV. — С. 3—30.
27. Ролл Я.В. Фітопланктон Дніпра, Прип'яті і гирла Десни // Тр. наук.-досл. ін-ту риб. госп-ва України. — 1936. — № 2. — С. 43—91.
28. Ролл Я.В. Гідробіологічне районування ріки // Пр. Січневої сесії АН УРСР. — 1947. — № 3. — С. 3—17.
29. Ролл Я.В. Радянська потамобіологія за тридцять років // Ювілейний збірник АН УРСР, присвячений 30-річчю Великої Жовтневої Революції. — 1947. — С. 149—164.
30. Ролл Я., Марковський Ю. Планктон р. Десни на ділянці від м. Н.-Сіверського до гирла (за матеріалами експедицій Всеукраїнської Академії Наук 1932 і 1933 рр.) // Тр. гідробіол. ст. — 1936. — № 13. — С. 3—36.
31. Ролл Я.В., Марковский Ю.М. Планктосток среднего Днепра в связи с прогнозом будущего Кременчугского водохранилища // Зоол. журн. — 1955. — Т. 34, — вып. 3. — С. 506—517.
32. Рухлядев Ю.П. Изучение стока зоопланктона р. Волги в районе г. Куйбышева // Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР. — М.; Л., 1957. — Вып. 7. — С. 111—115.
33. Рылов В.М. Что понимать под «планктонным» организмом // Русск. гидробиол. журн. — 1922. — № 1. — С. 243—248.
34. Серега Т.Н. Специфика формирования структуры сообществ водорослей реки Десны // Гидробиол. журн. — 1999. — Т.35, № 4. — С.22—31.
35. Серега Т.М. Фітопланктон Десни як показник стану річкової екосистеми: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2008. — 23 с.
36. Скабичевский А.П. Об объеме понятий «планктон» и «планктонный организм» // Советская ботаника. — 1939. — №4. — С. 23—33.
37. Цимдинь П.А. Биоценотический анализ экологического состояния малых рек: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — М., 1989. — 44 с.
38. Цимдинь П.А., Лиена Р.А. Концепция речного континуума. Применение на практике // Изв. АН ЛатвССР. — 1989. — № 5. — С. 60—69.

39. Цимдинь П.А., Лиепа Р.А., Уртанс А.В. Типологическая классификация рек // Там же. — 1985. — № 3 (452). — С.104—112.
40. Шиклеев С.М. Биологический и минеральный сток р. Волги в районе г. Куйбышева // Тр. проблемн. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР. — М.; Л., 1957. — Вып. 7. — С. 116—119.
41. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. — Тольятти: Кассандра, 2011. — 255 с.
42. Шкорбатов Л.А. Гидробиологическое изучение микрофлоры реки Сев. Донца и его притоков: Уд и Лопани // Тр. Комиссии по санитарно-биологическому обследованию р. Северского Донца и его притоков (Лопани и Уд). — 1926. — Вып. I. — С. 45—96.
43. Щербак В.І. Методи дослідженъ фітопланктону // Методичні основи гідробіологічних дослідженъ водних екосистем / За ред. В. І. Назаренко. — К.: 2002. — С. 41—47.
44. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды / Под ред. А. В. Крылова, А.А. Боброва. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2007. — 372 с.
45. Butcher R.W. The plankton of the River Wharfe // The Naturalist. — 1924. — Hull. April-June. — P. 175—214.
46. Butcher R.W. Studies on the ecology of rivers. II. The microflora of rivers with special reference to the algae on the river bed // Ann. Bot. — 1932. — Vol. 46. — P. 813—861.
47. Illies J. Der biologische Aspekt der limnologischen Fliesswassertypisierung // Arch. für Hydrobiologie. — 1955. — Suppl. 22. — S. 337—346.
48. Illies J., Botosaneanu L. Problems et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique // Limnologie. — 1963. — № 12. — S. 1—57.
49. Fritsch F.E. Algological notes. 3. Preliminary report on the phytoplankton of the Thames // Ann. Bot. — 1902. — Vol. 16. — P. 1—9.
50. Fritsch F.E. Furser observations on the phytoplankton of the River Thames // Ibid. — 1903. — Vol. 17. — P. 633—646.
51. Fritsch F.E. Algological notes. 6. The plankton of some English rivers // Ibid. — 1905. — Vol. 19. — P. 163—167.
52. Hynes H.B. The ecology of running waters. — Liverpool, 1970. — 555 p.
53. Kofoid C.A. The plankton of the Illinois River, 1894—99 // Bull. 111. St. Lab. Nat. Hist. — 1903. — Vol. 6. — P. 95—629.
54. Kofoid C.A. The plankton of the Illinois River, 1894—99 (II) // Ibid. — 1908. — Vol. 8. — P. 1—360.
55. Lauterborn R. Bericht über die Ergebnisse der 2 Biologischen Untersuchung des Oberreins auf der Strecke Basel-Mainz // Abr. K. Gesundhamt. — 1908. — Bd. 28. — S. 1—28, 62—91.
56. Lemmermann E. Das Plankton der Weser bei Bremen // Arch. Hydrobiol. Plankton. — 1907. — Bd. 2. — S. 393—448.
57. Marsson P.M. Bericht über die Ergebnisse der 2 Biologischen Untersuchung des Oberrheins auf der Strecke Basel-Mainz // Abr. K. Gesundhamt. — 1908. — Bd. 28. — S. 29—61, 92—124.

58. Peterson C. G. Mechanisms of lotic microalgal colonization following space-clearing disturbances acting at different spatial scales. — Oikos. 1996. — Vol. 77. — P. 417—435.
59. Reynolds C.S. Potamophytoplankton: paradigms, paradoxes, prognoses // Algae and Aquatic Environment / Ed. by F. E. Round. — Bristol, 1988. — P. 285—311.
60. Round F.E. The ecology of algae. — Cambridge; London; New York; New Rochelle; Melbourne; Sydney: Cambridge University Press, 1981. — 653 p.
61. Schadin W. Zur Kenntnis der Genesis der Gewässer der Ueberschwemmungsgebiete // Arch. für Hydrobiol. — 1932. — Vol. 24. — P. 17—35.
62. Schröder B. 2. Das Plankton des Oderstromes. B. Das pflanzliche Plankton der Oder // Forschber. biol. Stn. Plön. — 1899. — Bd. 7. — S. 15—24.
63. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. N. Y. Benthol. Soc. — 1989. — Vol. 8, N 1. — P. 36—50.
64. Ward J.V. The four-dimensional nature of lotic ecosystems // Ibid. — 1989. — Vol. 8, N 1. — P. 2—8.
65. Ward J. V., Stanford J. A. The serial discontinuity concept. Extending the model to floodplain rivers // Regulated rivers: research and management. — 1995. Vol. 10. — P. 159—168.
66. Whitton B.A. River ecology. — Oxford, 1975. — 725 p.
67. Vannote R. L., Minshall K. W., Cummins J. R. et al. The river continuum concept // Canad. J. Fish Aquat. Sci. — 1980. — Vol. 37. — P. 130—137.
68. Zacharias O. Das Potamoplankton // Zool. Anz. — 1898. Bd. 21. — S. 41—48.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 04.02.16