

УДК574.583+593.17

ИНFUЗОРИИ ПЛАНКТОНА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД 2023 Г.

© 2024 С.В. Быкова

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН,
г. Тольятти, Россия

Статья поступила в редакцию 17.09.2024

В июле-сентябре 2023 г. проведено исследование пространственного распределения инфузорий в русловой части Саратовского водохранилища. Выявлено около 70 видов, из них 88% видов зарегистрировано в центральной части водохранилища. Количественное развитие инфузорий в Саратовском водохранилище в целом довольно низкое: диапазон варьирования численности составил 20-976 тыс. экз./м³, биомассы – 0,12-49,68 мг/м³. Неоднородность в распределении сообщества инфузорий по акватории водохранилища проявлялась в максимальных показателях развития инфузорий в двух центральных плесах (Сызранский и Хвалынский), где в результате затопления волжской поймы, устьевых участков притоков, больших территорий надпойменной террасы сформировалось много зарастающих мелководий, и минимальных – на верхнем «русловой, или речном» участке водохранилища. В трофической структуре основу численности в целом по водохранилищу составляли альгофаги и неселективные всеядные виды, а основу биомассы – еще и хищники с их преобладанием в сообществе инфузорий в центральных плесах, что свидетельствует о довольно разнообразном, сложно структурированном сообществе в этой части водохранилища.

Ключевые слова: свободноживущие инфузории, биоразнообразие, численность, биомасса, водохранилище, частота встречаемости

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-68-78

EDN: VZUKMJ

Работа выполнена в рамках Госзадания по теме: «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (№ 122032500063-0).

ВВЕДЕНИЕ

Волга в настоящее время считается одной из наиболее изученных рек России и ее водохранилища являются объектами всесторонних научных исследований [1]. Однако данные по свободноживущим планктонным инфузориям волжских водохранилищ, в отличие от фитопланктона и зоопланктона, очень скудны. Особенно это касается участка Нижней Волги от плотины Жигулевской ГЭС до Астрахани и, в частности, Саратовского водохранилища. После создания водохранилища, в 70-е годы и конце 80-х Н.В. Мамаева [2] и З.М. Мыльникова [3], занимались изучением видового состава, количественного развития и сезонной динамики инфузорий в рамках транзитных рейсов по всему Волжскому каскаду водохранилищ. В более поздний период, за исключением 1990 г., когда

исследования проводили сезонно (весна-лето-осень) [4], а также единичных спорадических рейсов в начале 2000-х и в 10-е годы 21 века [5], целенаправленного изучения инфузорий Саратовского водохранилища не проводилось. Цель нашей работы – исследовать пространственное распределение инфузорий планктона вдоль продольной оси Саратовского водохранилища и оценить динамику развития свободноживущих инфузорий в летне-осенний период. Хотелось надеяться, что возобновление работ по исследованию инфузорий положит начало мониторинговым исследованиям этих важных гидробионтов в Саратовском водохранилище.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы отбирали с 26 по 30 июля, с 19 по 21 августа и с 19 по 23 сентября 2023 г. Июльский и сентябрьский отборы проб осуществляли на экспедиционном судне ИЭВБ РАН «Биолог» на 20 станциях, августовский – на судне «Академик Топчиев» ИБВВ РАН на 12 станциях (рис. 1).

Быкова Светлана Викторовна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории гидробиологии. E-mail: svbykova514@gmail.com



Рис. 1. Схема района исследования и станций отбора проб на Саратовском водохранилище в июле-августе 2023г. Нумерация станций приведена для рейсов в июле и сентябре 2023 г.

Районирование водохранилища по: [6].

(The scheme of the research area and sampling stations at the Saratov reservoir in July-August 2023.

This station numbering is given for expedition in July and September 2023.

Zoning of the reservoir is given according to: [6].

Температуру, рН, Eh, электропроводность, соленость, содержание растворённого кислорода в водной толще измеряли в момент отбора проб портативными приборами (кислородомер HI-9143, рН/Eh-метр Mark-903, кондуктометр рН/ЕС-метр EZ-9902, солемер HMDigital TDS-3). Скорость течения воды измеряли поплавочным методом (по регистрации скорости плавущего тела). Гидробиологические пробы отбирали батометром с интервалом глубин 1 м до горизонта 10 м и с интервалом 2 м с глубины более 10 м до дна, смешивали одинаковые объёмы с разных горизонтов и обрабатывали интегральные пробы.

Количественный учёт инфузорий планктона проводили на временных препаратах после концентрирования пробы объемом 250 мл через мембранные фильтры диаметром 8 мкм и фиксирования её насыщенным раствором сулемы (HgCl_2). Индивидуальные веса рассчитывали объёмным методом (по подобию геометрических фигур), плотность принимали равной единице [7]. Идентификацию видов проводили в живом виде, а также используя протозоологические методы окрашивания ядерного аппарата и аргирома под микроскопом Leica DM5500B ($\times 400$ и $\times 1000$). Условную разбивку на трофические группы проводили по [8] с незначительными модификациями.

Для построения диаграмм Венна с целью выявления общности и специфичности видового состава инфузорий в разные месяцы и в разных плесах Саратовского водохранилища, пользовались электронным ресурсом: <https://www.semestr.online/graph/>. Оценку степени влияния абиотических и биотических факторов на различные показатели развития инфузорий проводили с помощью непараметрического корреляционного анализа (ранговый коэффициент Спирмена при уровне значимости $p < 0.05$) в программе Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Район исследования. Саратовское водохранилище – внутрикаскадное водохранилище руслового типа, работает в основном в транзитном режиме, образовано позже остальных водохранилищ Нижней Волги (заполнение начато в 1967 году). От большинства водохранилищ Волжского каскада Саратовское водохранилище отличается очень высоким коэффициентом условного водообмена – 19 [9, 10]. Гидрологический режим крайне неустойчив (пульсационный), во многом определяется характером водохозяйственного использования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Транзитный попуск воды осу-

ществляется в недельно-суточном режиме регулирования стока через ГЭС. Это обуславливает суточные скачки уровня воды (с амплитудой до 2,5 м на верхнем участке водохранилища и до 0,9 м – на нижнем), резкое изменение скорости течения внутри недели и суток. Наибольшие скорости течения наблюдаются в будни, наименьшие в выходные дни. Длина водохранилища 312 км, ширина от 1 до 12 км, максимальная глубина – 31 м., средняя – 7 м [11]. В водохранилище впадает 6 основных притоков: р. Сызранка (по правому берегу), реки Сок, Самара, Чапаевка, Чагра, М. Иргиз (по левому берегу).

При изучении Саратовского водохранилища принято делить его на 3 района – верхний, средний и нижний [12]. Однако более обоснованным, на наш взгляд, выглядит районирование, предложенное Ю.И. Горинным [6]. На основании особенностей гидрологического режима и морфометрии водоема, он выделил 4 плеса (рис. 1): Куйбышевский (характеризуется резким падением скоростей течения по длине плеса и действием попуска Жигулевского гидроузла), Сызранский (характерны незначительные колебания скоростей, более стабильный уровенный режим), Хвалынский (в нем скоростной режим находится под воздействием работы Балаковской ГЭС) и Приплотинный (наиболее глубоководный, на акватории которого происходит полное смешение вод впадающих выше притоков, скорости течения здесь наименьшие).

Абиотические условия для развития гидробионтов. В исследуемый нами период показатели средней для всей акватории водохранилища температуры были максимальны в августе (табл. 1). Вероятно, «цветение» воды (в отличие от сентября) и его большая продолжительность (в отличие от июля) обуславливает меньшую прозрачность, большую щелочность, меньшее содержание кислорода и насыщение им водной толщи в это время. В условиях повышенной гидродинамики водохранилища содержание кислорода благоприятно для гидробионтов во всей толще воды (дефицита кислорода у дна и «заморных» явлений не наблюдалось). Электропроводность и соленость как отражение минерализации довольно закономерно увеличивались, а средняя скорость течения воды снижалась к осени (табл. 1).

Что касается распределения показателей абиотических факторов по продольной оси водохранилища, то сверху вниз от Куйбышевского плеса (нижний бьеф Жигулевской ГЭС) к Приплотинному (верхний бьеф Саратовской ГЭС) снижалась скорость течения, возрастала температура, рН, содержание кислорода и насыщение им (табл. 1). Это обусловлено тем, что гидродинамический режим во многом определяет условия для цветения воды, что, в свою очередь,

меняет свойства водных масс. Электропроводность в июле сверху вниз возрастала, а в сентябре – напротив, уменьшается (табл. 1).

Видовой состав и частота встречаемости как характеристика развития сообщества.

Всего за исследованный период было зарегистрировано около 70 видов (табл. 2): 29 видов – в июле, 46 – в августе, 51 вид – в сентябре.

Видовое разнообразие (по индексу Шеннона) было максимальным в августе ($H_n = 3,64$); в июле и сентябре, соответственно – 3,22 и 3,28. В составе доминирующего комплекса первые позиции как по частоте встречаемости (86 %), так и по вкладу в общую численность во все месяцы занимал *Rimostrombidium hyalinum*. Мелкие уротрихи (*Urotricha farcta*, *U. furcata*, *U. globosa*) тоже можно считать массовыми видами (частота встречаемости – 86 %), входящими в доминантный комплекс в июле и сентябре (по 15 % общей численности). Частота встречаемости доминантов *Tintinnopsis cylindrata* (в среднем 19 % численности) и *Balanion planctonicum* (в среднем 11 % и 17 % численности в августе и сентябре, соответственно) превышала 50 %. Лишь *Mesodinium* sp., вошедший в состав доминирующего комплекса в сентябре, встречался нечасто: в 20 % проб. Доминанты по биомассе, как правило, крупные, не часто встречавшиеся виды: *Pelagodileptus trachelioides* (частота встречаемости – 18 %), *Vorticella campanula* (37 %), *Paradileptus conicus* (24 %), за исключением *Rimostrombidium lacustris* (частота встречаемости превышала 60 %) (табл. 2). К единично встреченным видам можно отнести *Histiobalantium bodamicum*, *Membranicola tamari*, *Monilicaryon monilatum*, *Pelagothrix* sp., *Phascolodon vorticella*, *Placus luciae*, *Rimostrombidium velox*, *Spathidium viride*, *Strobilidium caudatum*, *Strombidium* sp., *Trochilia* sp., cf. *Dimacrocarion*.

В целом, встречаемость видов, наряду с такими показателями как видовое разнообразие, численность и биомасса, является одной из основных характеристик пространственного и временного распределения сообществ гидробионтов, хотя на практике используется реже [13]. Сведения о встречаемости малочисленных видов позволяют судить об их действительной роли в экосистеме. Так, частота встречаемости *Cinetochilum margaritaceum*, *Halteria grandinella*, *Limnostrombidium pelagicum*, *Pelagostrombidium fallax*, *P. mirabile*, *Uronema* sp. составляла от 27 % до 43 %, при том, что их вклад в численность, за исключением *Halteria grandinella*, не превышал 4%. В целом, распределение числа таксонов в различных классах встречаемости (с интервалом 20 %) соответствовало «закону Раункиера» для наземных экосистем [13]: от первого класса к третьему происходило значительное уменьшение количества видов, однако в предпослед-

Таблица 1. Физико-химическая характеристика воды в разных плесах Саратовского водохранилища в летне-осенний период 2023 г. (Physico-chemical characteristics of water in different reaches of the Saratov reservoir in the summer and autumn in 2023)

| Плеса | Куйбышевский | Сызранский | Хвалынский | Приплотинный | В целом |
|-----------------------------|--------------|------------|------------|--------------|-----------|
| июль | | | | | |
| Глубина, м | 7,8±2,9 | 9,3±7,2 | 7,0±0,8 | 7,0±1,4 | 7,9±3,6 |
| Прозрачность, м | 2,3±0,5 | 1,7±0,6 | 2,3±0,7 | 2,1±0,5 | 2,1±0,6 |
| Скорость течения, м/с | 0,31±0,12 | 0,23±0,12 | 0,25±0,05 | 0,21±0,01 | 0,27±0,11 |
| Температура воды, С | 21,5±0,8 | 23,1±0,7 | 22,5±0,4 | 22,0±0,1 | 22,1±0,9 |
| pH | 7,87±0,15 | 8,22±0,19 | 8,61±0,09 | 8,85±0,07 | 8,19±0,39 |
| Eh | 204±82 | 274±48 | 220±47 | 251±36 | 228±71 |
| Содержание кислорода, мг/л | 7,8±0,7 | 9,4±1,5 | 10,3±0,6 | 10,2±0,3 | 8,9±1,4 |
| Насыщение кислородом, % | 95±9 | 115±20 | 123±8 | 120±3 | 107±17 |
| Электропроводность, мкСм/см | 374±13 | 375±12 | 400±13 | 412±2 | 383±18 |
| Соленость | 124±3 | 127±1 | 128±1 | 131±0,5 | 126±3 |
| август | | | | | |
| Глубина, м | 12±6 | 14±4 | 16±5 | 20±12 | 15±6 |
| Прозрачность, м | 1,9±0,2 | 2,7±0,5 | 1,7±0,5 | 1,5±0,2 | 1,9±0,5 |
| Температура воды, С | 23,4±0,1 | 23,3±0,1 | 23,9±0,3 | 24,1±0,3 | 23,8±0,4 |
| pH | 8,85±0,15 | 8,62±0,12 | 8,91±0,18 | 9,04±0,18 | 8,88±0,21 |
| Eh | 83±10 | 84±6 | 102±35 | 118±46 | 99±34 |
| Содержание кислорода, мг/л | 5,97±0,21 | 6,32±0,70 | 8,22±0,84 | 8,30±0,47 | 7,43±1,22 |
| Насыщение кислородом, % | 70±3 | 74±8 | 98±10 | 99±6 | 88±15 |
| Электропроводность, мкСм/см | 382±7 | 380±5 | 385±3 | 379±11 | 382±7 |
| сентябрь | | | | | |
| Глубина, м | 7,3±2,5 | 11±6,3 | 7,0±2,0 | 12,5±9,2 | 8,5±4,3 |
| Прозрачность, м | 3,1±0,2 | 2,8±0,5 | 2,3±0,3 | 3,0 | 2,9±0,4 |
| Скорость течения, м/с | 0,28±0,07 | 0,16±0,13 | 0,09±0,08 | 0,05 | 0,19±0,12 |
| Температура воды, С | 17,7±0,4 | 17,9±0,4 | 17,8±0,2 | 17,7±0,3 | 17,8±0,4 |
| pH | 7,98±0,40 | 8,37±0,10 | 8,37±0,39 | 8,55±0,10 | 8,24±0,38 |
| Eh | 279±39 | 270±53 | 309±25 | 312±22 | 287±43 |
| Содержание кислорода, мг/л | 10,5±1,3 | 11,7±3,0 | 10,5±1,5 | н/д | 10,9±2,1 |
| Насыщение кислородом, % | 115±14 | 129±33 | 116±17 | н/д | 120±23 |
| Электропроводность, мкСм/см | 459±11 | 453±4 | 439±5 | 431±6 | 449±13 |
| Соленость, ЕПС | 146±3 | 146±1 | 141±2 | 138±2 | 144±4 |

нем классе количество видов меньше (в наших наблюдениях только один вид – *Rimostrombidium lacustris*), чем в классе наиболее часто встречающихся (частота встречаемости более 80%) – 2 вида: *Rimostrombidium hyalinum* и *Urotricha* sp.

Пространственное распределение видового богатства. В летне-осенний период 2023 г. 20 видов инфузорий (29 % общего числа видов) присутствовали в сообществе все три месяца (рис. 2а). Специфичность видового состава

нарастала к сентябрю: количество видов, зарегистрированных только в один месяц увеличивалось: 14 – в августе и 16 – в сентябре. Пространственное распределение по акватории водохранилища показало, что общими для всех 4-х плесов были 15 видов (22 % общего числа видов): классические волжские хореотрихи и олиготрихи (рис. 2б). Больше число специфичных («уникальных») видов (17) регистрируется в двух центральных плесах: *Litonotus*

Таблица 2. Видовой состав, вклады инфузорий в общую численность / биомассу, (%) и частота встречаемости (%) видов (Species composition and contribution of ciliates to the total abundance/biomass (%) and frequency of occurrence (%) of species)

| Виды | Численность, %/биомасса, % | | | Частота встречаемости, % | | | |
|---|----------------------------|----------|----------|--------------------------|--------|----------|-------|
| | июль | август | сентябрь | июль | август | сентябрь | итого |
| <i>Acaryophrya sphaerica</i> Foissner, 1983 | <1/<1 | <1/<1 | - | 5 | 33 | - | 8 |
| <i>Actinobolina smalli</i> Holt, Lynn & Corliss 1973 | - | <1/<1 | <1/<1 | - | 22 | 5 | 6 |
| <i>Askenasia acrostomia</i> Krainer & Foissner, 1990 | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>A.chlorelligera</i> Krainer & Foissner, 1990 | - | - | <1/<1 | - | - | 10 | 4 |
| <i>Askenasia</i> sp. | - | <1/<1 | <1/<1 | - | 22 | 15 | 10 |
| <i>A.volvox</i> (Eichwald, 1852) | 1,4/<1 | 1,5 | <1/<1 | 25 | 33 | 15 | 22 |
| <i>Balanion planctonicum</i> Foissner et al., 1994 | 2,4/<1 | 11,3/1,6 | 17,4/1,4 | 35 | 56 | 85 | 59 |
| cf. <i>Bryophyllum</i> | - | - | <1/<1 | 0 | - | 5 | 2 |
| <i>Cinetochilum margaritaceum</i> Perty, 1852 | 3,9/<1 | 3,1/<1 | <1/<1 | 45 | 44 | 35 | 41 |
| <i>Codonella cratera</i> (Leidy, 1887) | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Coleps hirtus viridis</i> Ehrenberg, 1831 | - | <1/<1 | <1/<1 | - | 22 | 5 | 6 |
| <i>Cothurnia</i> cf. <i>annulata</i> Stokes, 1885 | - | <1/<1 | - | - | 22 | - | 4 |
| <i>Ctedoctema acanthocrypta</i> Stokes, 1884 | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Calypotricha lanuginosa</i> (Penard, 1922) | - | <1/<1 | <1/<1 | - | 11 | 5 | 4 |
| <i>Cyclidium</i> spp. | <1/<1 | - | <1/<1 | 10 | 0 | 10 | 8 |
| <i>Cyclotrichium viride</i> Gajewskaja, 1933 | <1/8,8 | - | <1/7,0 | 10 | 0 | 15 | 10 |
| <i>Cyclotrichium</i> sp. | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Didinium nasutum</i> (Müller, 1773) | <1/1,8 | <1/7,3 | - | 5 | 11 | - | 4 |
| <i>Didinium</i> sp. | - | - | <1/<1 | - | - | 10 | 4 |
| <i>Enchelys pupa</i> O.F.Müller, 1786 | <1/<1 | 1,3/1,2 | <1/<1 | 5 | 22 | 10 | 10 |
| <i>Enchelys simplex</i> Kahl, 1926 | <1/1 | <1/<1 | - | 5 | 11 | - | 4 |
| <i>Halteria grandinella</i> (O.F. Müller, 1773) | 6,6/1,4 | 4,8/1,9 | <1/<1 | 70 | 44 | 15 | 43 |
| <i>Haplocaulus</i> sp. | - | 0,2/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Histiobalantium bodamicum</i> Krainer & Muller, 1995 | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Holophrya</i> sp. (<i>H. ovum</i> Ehrenberg, 1831 u <i>H. discolor</i> Ehrenberg, 1833) | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Tachysoma pellionellum</i> (O.F.Müller, 1773) | <1/<1 | <1/<1 | <1/<1 | 15 | 11 | 10 | 12 |
| <i>Limnostrombidium pelagicum</i> (Kahl, 1932) | <1/<1 | <1/<1 | 1,72 | 5 | 33 | 45 | 27 |
| <i>Limnostrombidium viride</i> (Stein, 1867) | <1/<1 | - | <1/<1 | 5 | - | 10 | 6 |
| <i>Litonotus</i> cf. <i>lamella</i> Schewiakoff, 1896 | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Membranicola tamari</i> Foissner et al, 1999 | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Mesodinium</i> sp. | - | <1/<1 | 13,6/<1 | - | 11 | 45 | 20 |
| <i>Monilicaryon monilatam</i> (Stokes, 1886) | - | <1/1,0 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Monodinium balbiani</i> Fabre-Domergue, 1888 | - | - | <1/<1 | - | - | 10 | 4 |
| <i>Monodinium chlorelligerum</i> Krainer, 1995 | <1/<1 | - | <1/<1 | 5 | - | 15 | 8 |
| <i>Paradileptus conicus</i> Wenrich, 1929 | <1/14,2 | <1/1,3 | <1/2,9 | 35 | 11 | 20 | 24 |
| <i>Pelagodileptus trachelioides</i> (Zacharias, 1894) | 1/27,6 | - | 1,4/37,9 | 10 | - | 35 | 18 |
| <i>Pelagohalteria viridis</i> (Fromental, 1876) | - | <1/<1 | <1/<1 | 0 | 22 | 5 | 6 |
| <i>Pelagostrombidium fallax</i> (Zacharias, 1895) | - | <1/4,6 | <1/2,3 | 0 | 22 | 25 | 14 |
| <i>P. mirabile</i> (Penard, 1916) | 1,4/1,4 | <1/1/4 | 2,6/2,3 | 30 | 22 | 30 | 29 |
| <i>Pelagothrix</i> sp. | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Phascolodon vorticella</i> Stein, 1859 | - | - | <1/<1 | 0 | 0 | 5 | 2 |
| <i>Placus luciae</i> (Kahl, 1926) | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Rabdoaskenasia minima</i> Krainer & Foissner, 1990 | - | - | <1/<1 | 0 | 0 | 15 | 6 |
| <i>Rimostrombidium humile</i> (Penard, 1922) | 3,8/<1 | <1/<1 | 6,4/<1 | 20 | 11 | 55 | 33 |
| <i>R. hyalinum</i> (Mirabdulaev, 1985) | 36,3/4,6 | 21,4/4,9 | 17,9/2,3 | 85 | 67 | 95 | 86 |

| | | | | | | | |
|--|----------|----------|----------|----|----|----|----|
| <i>R. lacustris</i> (Foissner, Skogstad & Pratt, 1988) | 3,5/12,3 | 4,9/31,9 | 2,8/5 | 55 | 89 | 55 | 61 |
| <i>R. velox</i> (Fauré-Fremiet, 1924) | - | - | <1/<1 | 0 | 0 | 5 | 2 |
| <i>Spathidium viride</i> Kahl, 1926 | - | <1/<1 | - | 0 | 11 | 0 | 2 |
| <i>Stokesia vernalis</i> Wenrich, 1929 | 0,2/4,4 | - | <1/18,1 | 5 | - | 10 | 6 |
| <i>Strobilidium caudatum</i> (Fromentel, 1876) | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Strombidium</i> sp. | - | <1/<1 | - | - | 11 | 0 | 2 |
| <i>Tintinnidium fluviatile</i> Stein, 1863 | 0,2/<1 | 3,6/2,2 | <1/<1 | 5 | 44 | 5 | 12 |
| <i>Tintinnidium semiciliatum</i> Sterki 1879 | - | <1/<1 | - | - | 33 | - | 6 |
| <i>Tintinnopsis cylindrata</i> Kof. & Cam., 1892 | 4,7/<1 | 18,6/3,5 | 3,8/<1 | 40 | 56 | 65 | 53 |
| <i>Tokophrya lemnarum</i> (Stein, 1859) | - | <1/<1 | - | - | 22 | - | 4 |
| <i>Trochilia</i> sp. | - | - | <1/<1 | - | - | 5 | 2 |
| <i>Uronema</i> sp. | 3,8/<1 | <1/<1 | 1,7/<1 | 50 | 22 | 45 | 43 |
| <i>Urotricha pelagica</i> Kahl, 1935 | <1/<1 | <1/<1 | 1,5/<1 | 5 | 22 | 35 | 20 |
| <i>Urotricha</i> spp. (25-40 мкм) | <1/<1 | 1,3/<1 | 1,5/<1 | 15 | 44 | 30 | 27 |
| <i>Urotricha</i> spp. (<25mk) | 15,1/1,6 | 6,1/1,2 | 15,3/1,7 | 95 | 56 | 85 | 84 |
| <i>Urotricha venatrix</i> Kahl, 1935 | - | <1 | <1 | - | 11 | 5 | 4 |
| <i>Vaginicola</i> cf. <i>ingenita</i> (Müller, 1786) | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| <i>Vorticella campanula</i> Ehrenberg, 1831 | 6,3/16,5 | 4,4/20,9 | <1/1,0 | 50 | 56 | 15 | 37 |
| <i>Vorticella</i> sp. | - | 2,3/1,4 | <1/<1 | - | 56 | 15 | 16 |
| cf. <i>Dimacrocarion</i> | - | <1/<1 | - | - | 11 | - | 2 |
| бродяжка сукторий | - | - | <1/<1 | - | - | 10 | 4 |

Примечание. «-» – отсутствие вида

sp., *Membranicola tamari*, *Rimostrombidium velox*, *Strombidium* sp. *Tokophrya lemnarum*, *Urotricha venatrix*, *Placus luciae* (Хвалынский плес), мелкий *Cyclotrichium* sp., *Pelagothrix chlorel.*, *Strobilidium caudatum* *Spathidium viride*, *Phascolodon vorticella* (Сызранский плес). Всего же в них выявлено 60 видов (т.е. 88 % общего числа видов). В целом, наибольшее видовое богатство и видовое разнообразие зарегистрировано в этих двух центральных плесах (табл. 3), минимальные – в верхнем (Куйбышевском) плесе. Аналогичная тенденция прослеживается и по средним в пробе показателям (табл. 3).

Количественное развитие. В целом, количественное развитие инфузорий в Саратовском водохранилище было довольно низким (табл. 3) без каких-либо достоверных различий в численности и биомассе в разные месяцы. Диапазон варьирования численности составил 20-976 тыс. экз./м³, биомассы – 0,12-49,68 мг/м³: ниже, чем в других волжских и камских водохранилищах [5]. Обусловлено это, вероятно, транзитным характером водохранилища, отсутствием значительной боковой приточности, особенно в верхней части (Куйбышевский плес), где, помимо больших скоростей, значим фактор изменчивости

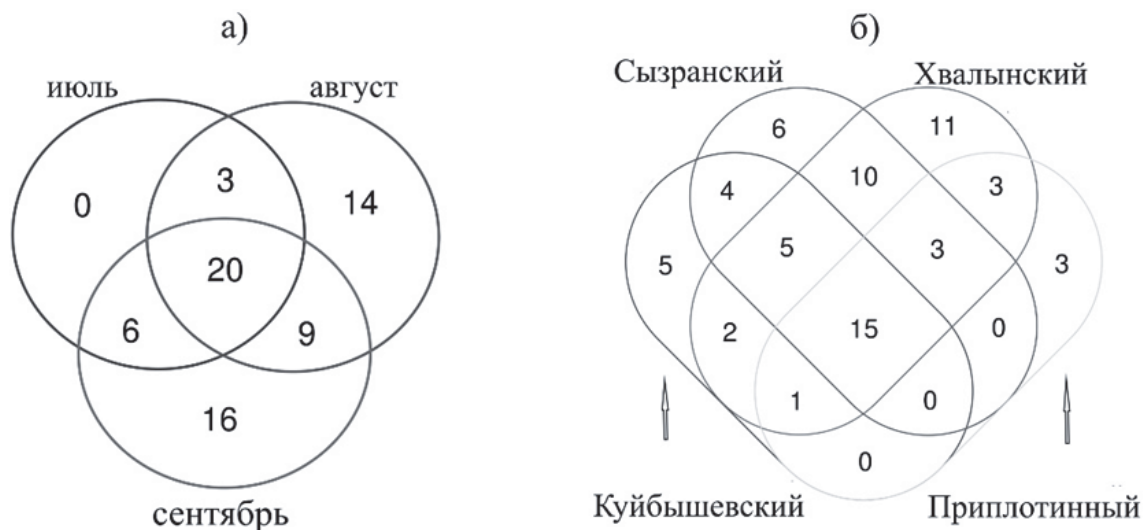


Рис. 2. Распределение числа общих и специфических видов инфузорий (диаграммы Венна) в разные месяцы (а) и по плесам Саратовского водохранилища (б) в 2023 г. (Distribution of the number of common and specific species of ciliates (Venn diagrams) in different months (a) and along the reaches of the Saratov reservoir (b) in 2023)

уровня воды. Кроме того, довольно неоднородно распределение количественных показателей сообщества инфузорий планктона по продольному профилю водохранилища, которое является закономерным отражением гидрологических особенностей отдельных районов. Минимальное развитие инфузорий характерно для обоих приплотинных участков, находящихся под влиянием двух разных гидроузлов: Жигулевского (нижний бьеф) и Балаковского (верхний бьеф).

Наиболее благоприятные условия для инфузорий формировались в озеровидных расширениях, разливах, где значительны площади мелководий и зарослевой зоны. Так в разные

месяцы максимумы численности регистрировались в Приволжье (252 тыс. экз./м³, Хвалынске (976 тыс. экз./м³), Кашпире (976 тыс. экз./м³). Однако в некоторые даты даже в устьевых участках притоков из-за нестабильности гидрологического режима (флуктуации уровня воды, скоростного режима и направления течения (например, устье М. Иргиз) инфузории развивались слабо, либо вовсе отсутствовали.

Из-за небольшой продолжительности наблюдаемого периода трудно делать какие-либо выводы о сезонной сукцессии и заметных временных изменениях. Тем не менее, наибольшая численность инфузорий зарегистрирована в бо-

Таблица 3. Характеристика сообщества планктонных инфузорий в Саратовском водохранилище в июле-сентябре 2023 г. (Characteristics of the planktonic ciliates community in the Saratov reservoir in July-September 2023)

| Месяц | Плеса | | | | |
|--|-------------------|-------------------|-------------------|-------------------|-----------------------|
| | Куйбышевский | Сызранский | Хвалынский | Приплотинный | Водохранилище в целом |
| Число видов, экз. | | | | | |
| июль | 6/2-9 | 10/9-11 | 10/8-11 | 9/7-11 | 8/2-11 |
| август | 8/8-9 | 11/6-16 | 26/19-32 | 12 | 12/6-32 |
| сентябрь | 7/3-14 | 17/11-23 | 17/14-22 | 10/8-12 | 11/3-23 |
| Итого*: | 32 | 43 | 49 | 25 | 68 |
| Индекс Шеннона, бит/ экз. (по численности) | | | | | |
| июль | 1,72/0,92-2,35 | 2,65/2,25-3,09 | 3,09/2,82-3,29 | 2,77/2,42-3,13 | 2,28/0,92-3,29 |
| август | 2,68/2,46-2,86 | 2,95/2,46-3,44 | 3,22/2,88-3,56 | 2,85 | 2,90/2,46-3,56 |
| сентябрь | 2,08/1,06-2,82 | 3,05/2,56-3,87 | 3,35/3,10-3,71 | 2,73/2,64-2,82 | 2,59/1,06-3,87 |
| Итого*: | 3,25 | 3,85 | 4,12 | 3,76 | 4,08 |
| Индекс Шеннона, бит/ экз. (по биомассе) | | | | | |
| июль | 1,44/0,32-2,36 | 2,07/1,52-2,79 | 1,63/0,83-2,17 | 1,35/0,75-1,94 | 1,59/0,32-2,78 |
| август | 2,02/1,88-2,26 | 1,80/0,98-2,63 | 3,48/3,34-3,61 | 1,16 | 2,22/0,98-3,61 |
| сентябрь | 1,91/0,80-3,23 | 2,41/1,98-2,96 | 1,71/1,05-2,41 | 1,47/1,03-1,92 | 1,93/0,80-3,23 |
| Итого*: | 3,03 | 3,52 | 3,11 | 1,92 | 3,70 |
| Численность, тыс. экз./м ³ | | | | | |
| июль | 111/8-212 | 156/76-256 | 87/52-148 | 110/108-112 | 115/8-252 |
| август | 65/60-76 | 118/48-188 | 751/525-976 | 156 | 261/48-976 |
| сентябрь | 110/20-360 | 649/376-976 | 281/188-420 | 146/68-224 | 256/20-976 |
| Итого**: | 105±18 | 346±58 | 274±80 | 134±38 | 194±31 |
| Биомасса, мг/м ³ | | | | | |
| июль | 2,21/0,03-8,93 | 4,01/1,13-7,51 | 5,83/3,38-8,74 | 9,49/2,26-16,73 | 4,02/0,03-16,73 |
| август | 2,31/0,98-4,20 | 2,54/1,79-3,28 | 10,88/5,01-16,76 | 6,68 | 4,49/0,98-16,76 |
| сентябрь | 0,74/0,12-1,68 | 19,90/4,99-49,68 | 19,67/9,60-31,53 | 5,04/4,55-5,53 | 8,79/0,12-49,68 |
| Итого**: | 1,59±0,45 | 10,07±3,53 | 11,24±1,79 | 7,15±2,91 | 6,05±1,27 |
| Средний вес особи в сообществе, мг/м ³ × 10 ⁻³ | | | | | |
| июль | 0,019/0,004-0,059 | 0,028/0,08-0,052 | 0,084/0,037-0,156 | 0,086/0,020-0,155 | 0,041/0,004-0,156 |
| август | 0,034/0,016-0,055 | 0,027/0,017-0,037 | 0,013/0,009-0,017 | 0,043 | 0,028/0,009-0,055 |
| сентябрь | 0,007/0,004-0,022 | 0,029/0,012-0,066 | 0,078/0,034-0,168 | 0,045/0,025-0,067 | 0,030/0,004-0,168 |
| Итого*: | 0,015 | 0,029 | 0,042 | 0,054 | 0,031 |

Примечание. Перед чертой – средние показатели, за чертой – пределы; * – интегральные показатели, ** – среднее значение за весь исследованный период ± стандартная ошибка

лее жаркий август (табл. 1, 3); при этом средний вес особи в сообществе оказался минимальным за счет инфузорий мелкой и средней размерной фракций (*Rimostrombidium hyalinum*, *Tintinnopsis cylindrata*, *Balanion planctonicum*, мелких *Urotricha*). Биомасса же была почти вдвое выше в сентябре, по сравнению с июлем и августом, за счет развития в центральных плесах (Сызранском и Хвалынском) немногочисленных, но крупных видов *Pelagodileptus trachelioides*, *R. lacustris*, *Stokesia vernalis*, *Cyclotrichium viride*. Июль оказался менее благоприятным для сообщества инфузорий (все показатели численности и биомассы видового богатства и разнообразия ниже) вероятно, из-за начавшейся перестройки всего планктонного сообщества в целом, связанного с массовым цветением воды цианобактериями. Тем не менее, в июле при незначительной общей численности в состав доминирующего комплекса по биомассе, помимо *Pelagodileptus trachelioides*, входили крупные виды *Vorticella campanula* (на детрите и ценобиях цианобактерий), *Paradileptus conicus*, *Rimostrombidium lacustris* и, как следствие, средний вес особи в сообществе в этот период был максимальным.

Структурная (трофическая) организация сообщества инфузорий на разных участках Саратовского водохранилища. Разнообразие сообществ гидробионтов зависит от сложности их структуры, которая определяется не только видовым, возрастным, размерным и т.д. составом, но и трофическими связями [14]. Как и в большинстве волжских водохранилищ, по численности в сообществе инфузорий преобладали альгофаги и неселективные всеядные виды, по биомассе – хищники и альгофаги (рис. 3а). Вклады инфузорий детритной пищевой цепи были незначительны: вклад в численность и биомассу бактерио-детритофагов не превышал 13 % (N) и 10% (B), а гистофаги практически отсутствовали, за исключением верхнего речного участка в августе, когда они поступали в водохранилище с водными массами Куйбышевского водохранилища. В июле сверху вниз по акватории водохранилища четко прослеживалось снижение вклада альгофагов и увеличение вклада неселективных всеядных инфузорий (трофических группировок, вместе формирующих основу численности инфузорий (82 %)) (рис. 4б). В августе по структуре разграничивались два центральных плеса и два приплотинных участка, находящиеся под влиянием сбросов разных гидроузлов. В сентябре и так незначительная роль бактерио-детритофагов снижалась еще заметнее, и лишь в нижнем бьефе (Куйбышевский плес), куда они поступают с водами Куйбышевского водохранилища, вклад бактериодетритофагов составил около 13%, а далее вдоль продольной оси водохранилища он не превышал

3-4 % общей численности. Довольно интересна роль хищников. В основном, это крупные виды, поэтому при вкладе в численность всего 5 %, их роль в формировании биомассы значительна – 45 %. В июле прослеживалось увеличение их вклада, начиная с Сызранского плеса к Приплотинному

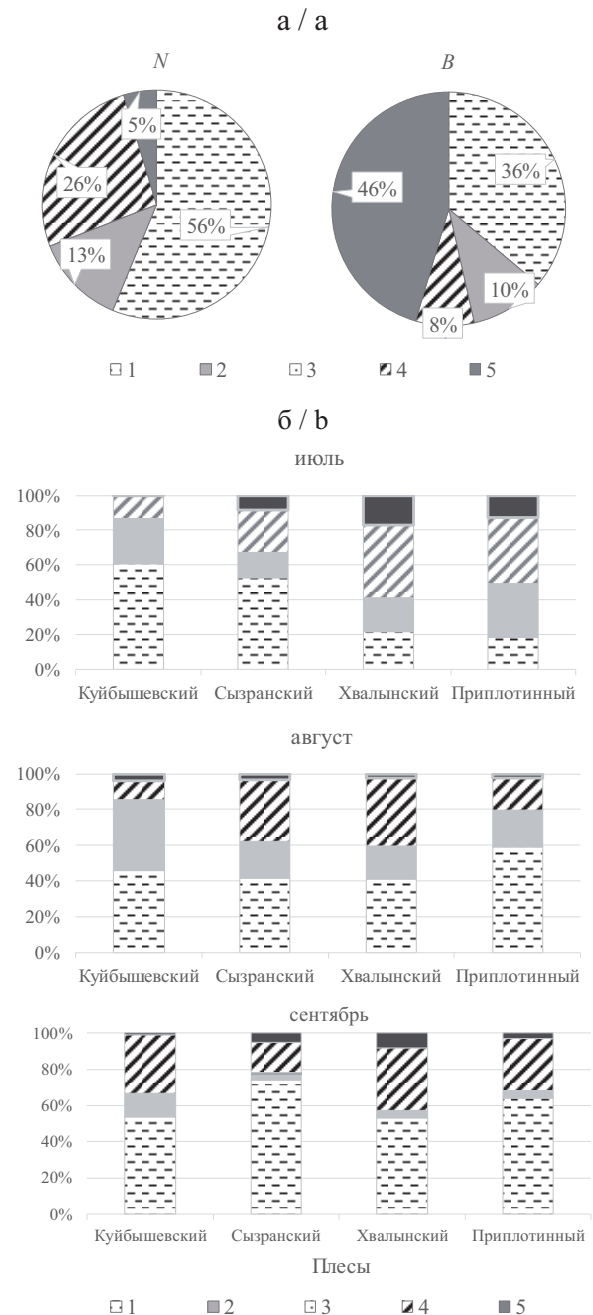


Рис. 3. Соотношение трофических группировок в сообществе планктонных инфузорий Саратовского водохранилища по численности и биомассе в июле-сентябре 2023 в среднем (а/а) и изменение трофической структуры по численности в разных плесах на акватории водохранилища (б/б).

Обозначения: 1 – альгофаги, 2 – бактерио-детритофаги, 3 – гистофаги, 4 – неселективные всеяды, 5 – хищники

тинному (рис. 3б). Считается, что «доля хищных животных больше в более разнообразных (более сложно структурированных) сообществах, по сравнению с менее разнообразными (менее структурированными)» [14]. Это подтверждается большими индексами Шеннона, Пиелу и количеством видов в двух плесах: Сызранском и Хвалынском. Кроме того, «хищники отказываются более чувствительными к нестабильности среды, чем их жертвы, и ухудшение условий внешней среды приводит к уменьшению интенсивности хищничества и разнообразия хищников» [14]. Этим объясняется слабое развитие хищных видов инфузорий на «речном» участке водохранилища (Куйбышевский плес) с его резким падением скоростей течения и флуктуациями уровня воды. На это указывают и достоверно значимые связи (отрицательные – со скоростью течения ($r = -0,44$, при $p < 0,05$ и положительные – с рН среды $r = 0,53-0,57$, которая тоже опосредованно связана со степенью проточности). Роль миксотрофных инфузорий незначительна и сравнима с данными наблюдений в волжских водохранилищах – 4-8% общей численности.

Влияние абиотических факторов на сообщество инфузорий в целом. Непараметрический корреляционный анализ подтвердил некоторые наблюдения по поводу влияния абиотических факторов. Так, повышенные скорости течения, в частности на верхнем («речном») участке водохранилища, приводят к снижению большинства показателей видового богатства, видового разнообразия, снижению общей биомассы и биомассы отдельных трофических групп (табл. 4). Однако численность и биомасса

бактерио-детритофагов, напротив, увеличивается с увеличением скорости течения. Содержание кислорода и насыщение им однозначно положительно влияют на основные характеристики сообщества инфузорий. А вот температура и активная реакция среды имеют разнонаправленные корреляционные связи со многими показателями сообщества инфузорий (табл. 4).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований инфузорий в Саратовском водохранилище в 2023 г. было выявлено около 70 видов. Низкие, по сравнению с другими волжскими водохранилищами, численность и биомасса обусловлены, вероятно, транзитным характером водохранилища. Неоднородность в распределении сообщества инфузорий по акватории водохранилища проявлялась в максимальных показателях видового богатства (зарегистрировано до 88% общего числа видов), численности и биомассы в центральной части (Сызранский и Хвалынский плесы), где после создания водохранилища в результате затопления волжской поймы, устьевых участков притоков, больших территорий надпойменной террасы сформировалось много зарастающих мелководий. Оба приплотинных участка (нижний бьеф Жигулевской ГЭС и верхний бьеф Балаковской ГЭС) характеризовались пониженными характеристиками сообщества инфузорий. В трофической структуре основу численности в целом по водохранилищу формировали альгофаги и неселективные всеядные виды (82%), а основу биомассы – альгофаги и

Таблица 4. Значимые корреляционные связи характеристик сообщества инфузорий и физико-химических параметров среды (при $p \leq 0.05$)
(Significant correlations between the characteristics of the ciliates community and the physico-chemical parameters of the environment (at $p < 0.05$))

| Параметр | V, м/с | S, м | Cond, мкСм/см | pH | Eh | t C | O ₂ | O ₂ , % |
|---|--------|-------|---------------|-------|------|-------|----------------|--------------------|
| Число видов, экз | -0.48 | - | - | - | 0.32 | - | 0.32 | - |
| Индекс Шеннона (H_n), бит/ экз. | -0.45 | - | - | 0.41 | - | - | 0.40 | 0.41 |
| Индекс Пиелу (E_b) | - | - | - | -0.44 | - | - | - | - |
| Численность ($N_{общ}$), тыс. экз./м ³ | - | - | - | - | - | -0.31 | 0.39 | 0.34 |
| Биомасса ($B_{общ}$), мг/м ³ | -0.42 | - | - | - | - | - | - | - |
| Средний вес особи, мг/м ³ × 10 ⁻³ | - | - | - | 0.51 | - | - | - | - |
| Альгофаги (N%) | - | - | - | - | - | -0.44 | - | - |
| Бактерио-детритофаги (N%) | 0.37 | - | -0.45 | - | - | 0.41 | - | - |
| Бактерио-детритофаги (B%) | 0.38 | - | - | -0.32 | - | - | - | - |
| Хищники (N%) | - | -0.38 | - | 0.53 | - | 0.37 | - | - |
| Хищники (B%) | -0.44 | - | - | 0.57 | - | - | - | - |
| Неселективные всеяды (B%) | - | - | - | -0.46 | - | - | - | - |
| Миксотрофы (N%) | -0.51 | -0.37 | - | 0.51 | - | - | - | - |
| Миксотрофы (B%) | -0.61 | - | - | 0.53 | - | - | - | - |

Примечание. «-» – связь не достоверна; N% и B% – вклад в общую численность и биомассу, Cond – электропроводность, S – прозрачность, V – скорость течения воды

хищники (82 %) с преобладанием последних в центральной части водохранилища, что свидетельствует о довольно разнообразном, сложно структурированном сообществе.

БЛАГОДАРНОСТИ.

Автор выражает признательность к.б.н. О.В. Мухортовой, к.б.н. Н.Г. Тарасовой и другим сотрудникам ИБВВ РАН за отбор проб и предоставленные данные по физико-химическим параметрам воды в августе 2023 г. Также автор благодарна команде судна «Биолог» и сотрудникам ИЭВБ РАН за помощь в отборе проб в июле и сентябре.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Минеева Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Отв. Ред. А.И. Копылов. Ярославль: Принтхаус, 2009. 279 с.
2. Мамаева Н.В. Инфузории бассейна Волги. Экологический очерк. Ленинград: Наука, 1979. 150с.
3. Мыльникова З.М. Планктонные инфузории волжских водохранилищ / Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1990. № 85. С. 41.
4. Жариков В.В., Ротарь Ю.М. К оценке реакции свободноживущих инфузорий водохранилищ Средней и Нижней Волги на изменения некоторых факторов среды // Биоиндикация: теория, методы, приложения. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. 1994. С. 205.
5. Быкова С.В. Структура и пространственное распределение инфузорий в планктоне водохранилищ Средней и Нижней Волги // Биология внутренних вод. 2021. № 4. С. 353-366. (Bykova S.V. Structure and spatial distribution of planktonic ciliates from the Middle and Lower Volga reservoirs // Inland Water Biology. 2021. T. 14. № 4. P. 377-390.)
6. Горин Ю.И. Некоторые черты гидрологического режима Саратовского водохранилища // Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ / Тр. ИБВВ АН СССР 1972. Вып. 23(26) С. 193-198.
7. Брянцева Ю.В., Курилов А.В. Расчет объемов клеткок микроводорослей и планктонных инфузорий Черного моря. Севастополь: ИнБЮМ, 2003. 20 с.
8. Pratt J.R., Cairns J.R.J. 1985. Functional Groups in the Protozoa: Roles in Differing Ecosystems 1, 2: protozoan functional groups // Journal of Protozoology. V. 32. 1985. № 3. P. 415.
9. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища / Под ред. В.Н. Знаменского и П.Ф. Чигиринского. Л.: Гидрометеоиздат, 1978. С. 11-12.
10. Основные направления рыбохозяйственного освоения Саратовского водохранилища // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. Том VIII. Саратов: Приволж. кн. изд-во, 1980. С. 3.
11. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
12. Сиденко В.И. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления (1968-1971) // Тр. Саратов. отд. ГосНИОРХ. 1973. Т.12. С. 23-39.
13. Девяткин В.Г., Митропольская И.В. Встречаемость вида водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. 2020. С. 5-22.
14. Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Ленинград: Гидрометеоиздат. 1989. 152 с.

PLANKTON CILIATES OF THE SARATOV RESERVOIR IN THE SUMMER-AUTUMN PERIOD OF 2023

© 2024 S.V. Bykova

Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

Annotation. The spatial distribution of ciliates in the riverbed of the Saratov reservoir was studied in July-September of 2023. About 70 species of ciliates have been identified, of which 88% of the species were registered in the central part of the reservoir. The quantitative characteristics of ciliates community in the Saratov reservoir were generally quite low: the range of variation in the number was 20-976 thousand cells /m³, biomass – 0.12-49.68 mg/m³. There was a heterogeneity in the distribution of characteristics of the ciliates community in the water area of the reservoir. Thus, the maximum number and biomass of ciliates were recorded in two central reaches (Syzransky and Khvalynsky), due to the fact that large territories of the floodplain terrace, many overgrown shallow waters were formed here as a result of flooding of the Volga floodplain, estuaries of tributaries. The minimum characteristics were on the upper “river” section of the reservoir. In the trophic structure, algovores and nonselective omnivorous species formed the basis of the population in the reservoir as a whole. Predators with their predominance in the ciliate community in the central reaches formed the basis of the biomass, which indicates a rather diverse, complexly structured community in this part of the reservoir; this indicated a diverse, complexly structured community in this part of the reservoir.

Keywords: free-living ciliates, biodiversity, abundance, biomass, reservoir, frequency of occurrence

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-68-78

EDN: VZUKMJ

REFERENCES

1. Mineyeva N.M. Pervichnaya produktsiya planktona v vodokhranilishchakh Volgi / Otv. Red. A.I. Kopylov. Yaroslavl': Printkhaus, 2009. 279 s.
2. Mamayeva N.V. Infuzorii basseyna Volgi. Ekologicheskii ocherk. Leningrad: Nauka, 1979. 150 s.
3. Myl'nikova Z.M. Planktonnyye infuzorii volzhskikh vodokhranilishch / Biologiya vnutrennikh vod: Informatsionnyy byulleten'. 1990. № 85. S. 41.
4. Zharikov V.V., Rotar' Yu.M. K rassmotreniyu rezhima svobodnozhivushchikh infuzoriy vodokhranilishch Sredney i Nizhney Volgi na izmeneniye nekotorykh faktorov okruzhayushchey sredy // Bioindikatsiya: teoriya, metody, prilozheniya. Tol'yatti: In-t ekologii Volzhskogo basseyna RAN. 1994. S. 205.
5. Bykova S.V. Struktura i prostranstvennoye rasprostraneniye infuzoriy v planktone vodokhranilishch Sredney i Nizhney Volgi // Biol. vnutri. vod. 2021. № 4. S. 353–366. (Bykova S.V. Structure and spatial distribution of planktonic ciliates from the Middle and Lower Volga reservoirs // Inland Water Biology. 2021. T. 14. № 4. P. 377-390.)
6. Gorin Yu.I. Nekotoryye osobennosti gidrologicheskogo rezhima Saratovskogo vodokhranilishcha // Organicheskoye veshchestvo i elementy gidrologicheskogo rezhima volzhskikh vodokhranilishch / Tr. IBVV AN SSSR 1972. Vyp. 23(26) S. 193-198.
7. Bryantseva Yu.V., Kurilov A.V. Raschet ob'yemov kletok mikrovodorosley i planktonnykh infuzoriy Chernogo morya. Sevastopol': InBYUM, 2003. 20 s.
8. Pratt J.R., Cairns J.R.J. 1985. Functional Groups in the Protozoa: Roles in Differing Ecosystems 1, 2: protozoan functional groups // Journal of Protozoology. V. 32. 1985. № 3. P. 415.
9. Gidrometeorologicheskiiy rezhim ozer i vodokhranilishch SSSR. Kuybyshevskoye i Saratovskoye vodokhranilishcha / Pod red. V.N. Znamenskogo i P.F. Chigirinskogo. L.: Gidrometeoizdat, 1978. S. 11-12.
10. Osnovnyye napravleniya rybokhozyaystvennogo osvoyeniya Saratovskogo vodokhranilishcha // Tr. Sarat. otd. GosNIORKH. Tom VIII. Saratov: Privolzh. kn. izd-vo, 1980. S. 3.
11. Volga i yeye zhizn'. L.: Nauka, 1978. 348 s.
12. Sidenko V.I. Svedeniya o gidrologicheskikh i gidrokhimicheskikh usloviyakh Saratovskogo vodokhranilishcha v gody yego stanovleniya (1968-1971 gg.) // Tr. Sarat. otd. GosNIORKH. 1973. T. 12. S. 23-39.
13. Devyatkin V.G., Mitropol'skaya I.V. Vstrechayemost' vidov okeaney kak pokazatelya biologicheskogo raznoobraziya al'gotsenozov // Dinamika raznoobraziya gidrobiontov vo vnutrennikh vodoyemakh Rossii. 2020. S. 5-22.
14. Alimov A.F. Vvedeniye v produktsionnyuyu gidrobiologiyu. Leningrad: Gidrometeoizdat. 1989. 152 s.