

УДК 582.232 : 574.4 : 581.524 (1-924.81)

Bloom-Forming Cyanoprokaryotes in Kharbeyskie Lakes of Bolshezemelskaya Tundra

Elena N. Patova*

*Institute of Biology, Komi Scientific Centre, UB RAS
28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar, GSP-2, 167982, Russia*

Received 12.03.2014, received in revised form 19.05.2014, accepted 21.08.2014

A short summary of studies on a diversity of bloom-forming cyanoprokaryota in Kharbeyskie Lakes (Bolshezemelskaya Tundra) is presented in comparison with data obtained 40 years ago in the same location. During investigation period, 55 taxa of cyanoprokaryota were found (species with intraspecific taxa). Dolichospermum flos-aquae f. flos-aquae, D. flos-aquae f. gracilis, D. lemmermannii, D. circinale var. cyrtospora, A. solitaria f. solitaria, Planktothrix agardhii, Aphanizomenon flos-aquae, Tolypothrix tenuis and Woronichinia naegeliana were the bloom-forming species. The water bloom was observed during all years of the study. Complexes of planktonic species were stable due to constant hydrochemical characteristics of the lake system.

Keywords: cyanoprokaryota, water bloom, tundra lakes, Bolshezemelskaya tundra.

Цианопрокариоты, вызывающие «цветение» воды в Харбейских озерах Большеземельской тундры

Е.Н. Патова

*Институт биологии Коми НЦ УрО РАН
Россия, 167982, ГСП-2, Сыктывкар, Коммунистическая, 28*

В статье приведены краткие результаты исследования разнообразия цианопрокариот, вызывающих «цветение» воды в системе Харбейских озер (Большеземельская тундра) в сравнении с полученными более 40 лет назад результатами исследований. В сообществах фитопланктона всего за весь период исследований выявлено 55 таксонов (видов с внутривидовыми таксонами) цианопрокариот. Из них массового развития в планктонных сообществах достигали: Dolichospermum flos-aquae, D. flos-aquae f. gracilis, D. lemmermannii, D. circinale var. cyrtospora,

D. solitarium f. solitaria, Planktothrix agardhii, Aphanizomenon flos-aquae, Tolypothrix tenuis u Woronichinia naegeliana. «Цветение» воды наблюдали во все годы исследований. Комплекс видов, вызывающих это явление, за весь период наблюдений не претерпел серьезных перестроек, что связано со стабильностью гидрохимических показателей Харбейской озерной системы.

Ключевые слова: цианопрокариоты, «цветение» воды, тундровые озера, Большеземельская тундра.

Введение

«Цветение» воды наблюдается в результате массового развития одного или нескольких видов водорослей. «Цветение» могут вызывать представители разных таксономических групп. В пресноводных экосистемах «цветение» воды чаще других вызывают синезеленые, золотистые, желтозеленые, диатомовые, криптофитовые и зеленые водоросли (Сиренко, Гавриленко, 1978; Белякова и др., 2006). Это явление наблюдается при нарушении экологического баланса как в ненарушенных природных водоемах, так и в водных объектах, находящихся под влиянием антропогенного эвтрофирования во всех природно-климатических зонах Земли. Северные и арктические регионы не составляют исключения. «Цветут» воды небольших и крупных рек, их эстуариев, больших и мелких озер, прудов и водохранилищ, определенных морских акваторий и морей. Одними из основных и опасных возбудителей «цветения» воды являются многие виды цианопрокариот (*Cyanoprokaryota/Cyanophyta/Cyanobacteria*), способные продуцировать токсины, опасные для человека и животных. Изучению токсических свойств цианопрокариот посвящено значительное число публикаций (Sivonen, 1996; Carmichael, 1997), выделены разнообразные нейротоксины (поражающие нервную систему), цитотоксины (препятствующие синтезу белка) и большая группа гепатотоксинов (поражающих печень и другие внутренние органы) (Rinehart,

1988; Sivonen, 1996; Carmichael, 1997; Willén, Mattsson, 1997).

Массовое развитие токсичных видов представляет серьезную угрозу не только для обитателей водоемов, но и для людей, использующих воду из таких водоемов. Особенно актуальной эта проблема становится со второй половины XX века в связи с интенсивным развитием промышленности и сельского хозяйства, в результате деятельности которых значительно увеличивается поступление в водную среду биогенных элементов и органических веществ, заметно повышающих трофический статус водоемов (Белякова и др., 2006), что приводит к массовому развитию цианопрокариот в водной толще. Система наблюдений за «цветением» водоемов на северо-востоке европейской части России, к сожалению, отсутствует. Это не позволяет проводить своевременную оценку состояния водоемов и делать долгосрочные прогнозы изменения интенсивности процессов «цветения» воды в условиях изменяющегося климата и возрастающей антропогенной нагрузки.

Харбейские озера – одна из немногих крупных озерных систем Большеземельской тундры, используемая в хозяйственных целях для лова рыбы в течение длительного времени. К настоящему времени Харбейские озера являются одними из наиболее хорошо исследованных в этом секторе Арктики. Здесь в конце 60-х годов прошлого столетия проведено комплексное изучение гидробионтов, включая водоросли (Продуктивность озер...,

1976). Изучен видовой состав водорослей планктона и их количественные показатели в период открытой воды на разных глубинах. Это позволяет провести сравнительный анализ развития «цветения» воды цианопрокариотами за относительно большой промежуток времени.

Цель настоящей работы – оценка видовой разнообразия цианопрокариот, вызывающих «цветение» воды в системе Харбейских озер, и сравнение с результатами исследований, полученными более 40 лет назад.

Материалы и методы

Характеристика современного состояния Харбейских озер приведена в статье Е.Б. Федиловой с соавторами (2014), а также в более ранних публикациях (Батурина и др., 2012). Для анализа видовой состава цианопрокариот использованы 20 проб планктона, собранные в летние месяцы (июль–август 2005, 2009, 2010 гг.) специалистами Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Отбор проб фитопланктона осуществлен в центральной и прибрежной частях озера Большой Харбей и в озере Головка путем фильтрации 50 л воды через планктонную сеть с размером ячеек 0,064 мм. Все пробы были отобраны в период «цветения» водоемов в местах, где визуально отмечены сине-зеленые пленки на поверхности воды, образование скоплений всплывших водорослей, образование «пятен цветения» и нагонных масс с целью определить видовой состав цианопрокариот, вызывающих это явление. Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина.

Использована классификация этой группы прокариотных организмов с альгологическими позициями, поскольку идентификация видов проведена в природном материале с привлечением системы, основанной на морфологических признаках, описанных для

естественных популяций *Cyanoprokaryota/Cyanophyta* (Geitler, 1932; Голлербах и др., 1953; Komárek, Anagnostidis 1998, 2005; Белякова и др., 2006), а не по лабораторным штаммам, диагностические признаки которых разработаны для ограниченного числа видов (Rippka et al., 1979).

Результаты и обсуждение

По сведениям М.В. Гецен (Продуктивность озер..., 1976), в фитопланктоне системы Харбейских озер выявлено 399 видовых и внутривидовых таксонов водорослей: *Cyanoprokaryota* – 54 (таблица), *Chrysophyta* – 27, *Bacillariophyta* – 236, *Xanthophyta* – 4, *Pyrrophyta* – 6, *Euglenophyta* – 3, *Chlorophyta* – 69. За прошедший период список видов был дополнен в основном за счет золотистых и диатомовых водорослей (Siver et al., 2005; Стенина, 2009; Волошко, 2012). Ведущие позиции в таксономической структуре фитопланктонных сообществ принадлежат диатомовым и зеленым водорослям, на третьем месте – цианопрокариоты, что в целом характерно для альгофлор пресноводных экосистем арктической и бореальной зон. Из цианопрокариот среди доминантов планктонных сообществ М.В. Гецен приводит *Dolichospermum flos-aquae* f. *flos-aquae*, *D. flos-aquae* f. *gracilis*, *D. lemmermannii*, *D. circinale* var. *cyrtospora* (syn. *Anabaena hassallii* f. *cyrtospora*), *A. solitaria* f. *solitaria*, *Planktothrix agardhii* (syn. *Oscillatoria agardhii* f. *aequicrassa*).

При анализе проб фитопланктона, собранных через сорок лет после проведения предыдущих исследований, заметного изменения видовой состава цианопрокариот не отмечено (табл.). Обнаружено 39 видов цианопрокариот, из которых новым является только *Woronichinia naegelianae*. Более низкое разнообразие видов, скорее всего, связано с небольшим числом исследованных проб, короткими

Таблица. Видовое разнообразие Суанорокагуота в фитопланктоне системы Харбейских озер

Номер	Таксон (синоним)	Данные М.В. Гецен (Продуктивность озер..., 1976)	Сведения автора
1	<i>Anabaena circinalis</i> var. <i>tenuis</i> (<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr. f. <i>tenuis</i> (Wittr.) Elenk.)	+	-
2	<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm.	+	+
3	<i>Anabaena flos-aquae</i> Bréb. f. <i>gracilis</i> (Kleb.) Elenk. ex Born. et Flah.	+	-
4	<i>Anabaena solitaria</i> Kleb. ex Born. et Flah. f. <i>solitaria</i>	+	+
5	<i>Anabaena tenericaulis</i> Nyg.	+	-
6	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault	+	+
7	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. West et G. S. West (<i>Microcystis pulvereae</i> f. <i>delicatissima</i> (W. et G. S. West) Elenk.)	+	+
8	<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronb. et Komárek (<i>Microcystis pulvereae</i> f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk.)	+	+
9	<i>Aphanothece bachmannii</i> Kom.-Legn. et Cronberg (<i>Aphanothece clathrata</i> f. <i>brevis</i> (Bachm.) Elenk.)	+	+
10	<i>Aphanothece clathrata</i> W. West et G. S. West	+	+
11	<i>Aphanothece stagnina</i> (Spreng.) A. Braun	+	+
12	<i>Calothrix braunii</i> Born. et Flah.	+	+
13	<i>Calothrix ramenskii</i> Elenk.	+	-
14	<i>Chamaesiphon confervicolus</i> A. Braun (<i>Chamaesiphon curvatus</i> (Borzi) Nordst.)	+	+
15	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	+	+
16	<i>Dolichospermum lemmermannii</i> (P. Richter) Wacklin et al. (<i>Anabaena lemmermannii</i> Richt.)	+	+
17	<i>Dolichospermum circinale</i> (Rabenhorst ex Born. et Flah.) Wacklin et al. (<i>Anabaena circinalis</i> var. <i>cyrtospora</i> (Wittr.) Lemm., <i>A. hassalii</i> f. <i>cyrtospora</i> (Wittr.) Elenk.)	+	-
18	<i>Dolichospermum circinale</i> (Rabenhorst ex Born. et Flah.) Wacklin et al. var. <i>macrospora</i> (<i>Anabaena circinalis</i> var. <i>macrospora</i> , <i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr. f. <i>macrospora</i> (Wittr.) Elenk.)	+	-
19	<i>Dolichospermum flos-aquae</i> ([Lyngb.] Bréb. ex Born. et Flah.) Wacklin et al. (<i>Anabaena flos-aquae</i> Bréb. f. <i>flos-aquae</i> Bréb. ex Born. et Flah.)	+	+
20	<i>Dolichospermum jacuticum</i> (Kiselev) Wacklin et al. (<i>Anabaena jacutica</i> Kiselev)	+	+
21	<i>Dolichospermum solitarium</i> (Kleb.) Wacklin et al. <i>Anabaena solitaria</i> f. <i>tenuissima</i> (Ussatsch.) Elenk.	+	-
22	<i>Dolichospermum zinserlingii</i> (Kosinsk.) Wacklin et al. (<i>Anabaena solitaria</i> f. <i>zinserlingii</i> (Kossinsk.) Elenk.)	+	-
23	<i>Dolichospermum viguieri</i> (Denis et Frémy) Wacklin et al. (<i>Anabaena viguieri</i> Denis et Frémy)	+	-
24	<i>Geitlerinema amphibium</i> (C. Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek (<i>Oscillatoria amphibia</i> C. Ag.)	+	+
25	<i>Geitlerinema tenue</i> (Anisim.) Anagn. (<i>Oscillatoria amphibia</i> f. <i>tenuis</i> (Anissim.) Elenk.)	+	+

Продолжение таблицы

26	<i>Gloeocapsa punctata</i> Näg.	+	+
27	<i>Gloeotrichia pisum</i> (C. Ag.) Thur. ex Born. et Flah.	+	+
28	<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kütz.	+	+
29	<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chodat	+	+
30	<i>Heteroleibleinia brevissima</i> (Hansg.) Anagn. et Komárek (<i>Lyngbya brevissima</i> (Kütz.) Hansg.)	+	+
31	<i>Heteroleibleinia kuetzingii</i> (Schmidl.) Anagn. et Komárek (<i>Lyngbya kuetzingii</i> (Kütz.) Schmidl.)	+	+
32	<i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Komárek (<i>Phormidium foveolarum</i> (Mont.) Gom.)	+	+
33	<i>Leptolyngbya gelatinosa</i> (Voronich.) Anagn. et Komárek (<i>Phormidium gelatinosum</i> Voronich.)	+	-
34	<i>Limnothrix planctonica</i> (Wołosz.) Meff. (<i>Oscillatoria planctonica</i> Wołosz.)	+	+
35	<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemm.	+	+
36	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	+	+
37	<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti f. <i>pulverea</i> (Wood) Forti	+	+
38	<i>Nostoc kihlmanii</i> Lemm.	+	-
39	<i>Oscillatoria limosa</i> C. Ag. ex Gom.	+	+
40	<i>Oscillatoria tenuis</i> C. Ag. ex Gom. f. <i>tenuis</i> C. Ag. ex Gom.	+	+
41	<i>Oscillatoria tenuis</i> f. <i>nigra</i> (Schkorb.) Elenk.	+	-
42	<i>Oscillatoria tenuis</i> f. <i>tergestina</i> (Woronich.) Elenk.	+	-
43	<i>Oscillatoria tenuis</i> f. <i>uralensis</i> (Woronich.) Elenk.	+	+
44	<i>Oscillatoria tenuis</i> f. <i>woronichiniana</i> Elenk.	+	-
45	<i>Planktolynghya limnetica</i> (Lemm.) Kom.-Legn. et Cronb. (<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.)	+	+
46	<i>Planktothrix agardhii</i> (Gom.) Anagn. et Komárek (<i>Oscillatoria agardhii</i> Gom. f. <i>aequicrassa</i> Elenk.)	+	+
47	<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidl. et Laut.	+	+
48	<i>Rivularia planctonica</i> Elenk.	+	-
49	<i>Spirullina</i> sp.	+	-
50	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.	+	+
51	<i>Synechocystis crassa</i> Voronich.	+	+
52	<i>Tolypothrix lanata</i> Wartm.	+	+
53	<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz.	+	+
54	<i>Woronichinia compacta</i> (Lemm.) Komárek et Hind. (<i>Gomphosphaeria lacustris</i> f. <i>compacta</i> (Lemm.) Elenk.)	+	+
55	<i>Woronichinia naegeliana</i> (Ung.) Elenk.	-	+
	Всего	54	39

Примечание: жирным шрифтом выделены виды, вызывающие «цветение» воды в Харбейских озерах.

сроками сборов и меньшим числом исследованных местообитаний. Большая часть таксонов отмечена с низким обилием или единично, что указывает на то, что они попадают в планктон из перифитонных комплексов в результате ветрового перемешивания (Продуктивность озер..., 1976, Стенина, 2009).

Как показали проведенные исследования, «цветение» воды в системе Харбейских озер отмечалось во все годы наблюдений. Особенно подвержены «цветению» мелководные и хорошо прогреваемые участки этой озерной системы с развитой литоралью. В период наших наблюдений в водоемах системы Харбейских озер «цветение» воды было вызвано развитием в планктоне видов-доминантов, отмеченных ранее и М.В. Гецен (Продуктивность озер..., 1976): *Dolichospermum flos-aquae* f. *flos-aquae*, *D. lemmermannii*, *Planktothrix agardhii*, *D. circinale*, так и видов, которые ранее в комплекс доминантов не входили *Aphanizomenon flos-aquae*, *Tolypothrix tenuis* и *Woronichinia naegeliana* (табл.). Высокое обилие клеток этих цианопрокариот наблюдали в пробах, собранных в хорошо прогреваемых заливах. Развитие в планктонных сообществах *Tolypothrix tenuis* происходит, скорее всего, в результате интенсивного перемешивания вод в прибрежной зоне в период температурного оптимума, вызывающего интенсивное развитие этого вида в перифитоне.

Все перечисленные выше виды часто отмечают при «цветении» воды тундровых водоемов Шведской, Кольской, Таймырской и Канадской тундр (Гецен, 1985). Другие исследователи указывают также на массовое развитие в озерах Большеземельской тундры *Anabaena tenericaulis*, *Planktolyngbya limnetica*, *Anabaena verrucosa* (Миронова, Покровская, 1967; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994, Ярушина, 2004). Обращает на себя внимание тот факт, что большая часть видов, вызываю-

щих «цветение» воды, относится к азотфиксирующим видам, что связано с невысоким содержанием минерального азота в водах тундровых озер (Гецен, 1985).

Массовое развитие цианопрокариот в фитопланктоне, преобладание в планктоне крупных колониальных и нитчатых форм цианопрокариот позволяют говорить о значительном вкладе этой группы в продукцию фитопланктонных сообществ. Для озер Большеземельской тундры численность этой группы микроорганизмов может достигать от 0,4 до 50 млн кл/л, при этом цианопрокариоты формируют до 20-80 % биомассы (Миронова, Покровская, 1967; Гецен, 1985; Трифонова, Петрова, 1994, Ярушина, 2004).

Проведенные наблюдения не выявили заметной трансформации комплекса цианопрокариот, вызывающих «цветение» воды Харбейских озер, что согласуется и с полученными ранее результатами по исследованию изменения гидрохимических параметров озера Большой Харбей (Батурина и др., 2012). Авторами было отмечено отсутствие существенных изменений в химическом составе вод озера за сорокалетний период наблюдений. Стабильность показателей указывает на отсутствие заметного антропогенного влияния на эту озерную систему.

Общеизвестно, что одно из ведущих воздействий на развитие процессов «цветения» оказывают содержание в водной среде азота и фосфора и их соотношение. При сопоставлении роли азота и фосфора в «цветении» водоемов – как основных биогенных веществ – в формировании биологической продуктивности водоемов и их эвтрофикации наиболее критическим признан фосфор, поскольку снижение его концентрации чаще всего изменяет скорость роста цианопрокариот и других водорослей (Сиренко, Гавриленко, 1978). Средние значения содержания

общего фосфора для Харбейских озер составили 0,002-0,008 мг/дм³, содержание общего азота 0,20-0,28 мг/дм³ (Батурина и др., 2012), что соответствует олиготрофным условиям. Из литературы хорошо известно, что развитие цианопрокариот более резко выражено в мелководной части озер, так как скорость оборота минерального фосфора в защищенной прибрежной части водоема, где формируется основное «цветение» воды, на несколько порядков выше, чем в открытой, как правило, глубоководной части водоемов (Сиренко, Гавриленко, 1978), что и отмечено для Харбейских озер. В прибрежной части в массе развивались наиболее требовательные к содержанию азота и фосфора в воде β-мезосапробные виды *Dolichospermum flos-aquae* и *Aphanizomenon flos-aquae*. Еще одним важным фактором, влияющим на концентрацию этих видов на мелководье, являются сгонно-нагонные явления в результате влияния сильных ветров.

Разрастание водорослей наблюдали в разные периоды вегетационного сезона, но в основном массовое развитие цианопрокариот

отмечено с середины июля до начала сентября (Гецен, 1976). Многие авторы указывают на эти же сроки «цветения» воды в тундровых водоемах (Габышев, 1999; Гецен, 1985, Ермолаев и др., 1971; Трифонова, Петрова, 1994; Патова, 2007).

Заключение

В результате проведенного анализа в сообществах фитопланктона Харбейских озер выявлено 55 таксонов (видов с внутривидовыми таксонами) цианопрокариот. Только девять из них вызывали «цветение» воды: *Dolichospermum flos-aquae* f. *flos-aquae*, *D. flos-aquae* f. *gracilis*, *D. lemmermannii*, *D. circinale* var. *cyrtospora*, *A. solitaria* f. *solitaria*, *Planktothrix agardhii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Tolypothrix tenuis* и *Woronichinia naegeliana*. «Цветение» воды наблюдали во все годы исследований. Заметных изменений в формировании планктонных комплексов за период исследования не выявлено, что является следствием стабильности гидрохимических показателей этой озерной системы.

Результаты получены при поддержке гранта РФФИ № 10-04-01446, а также Программы фундаментальных исследований УрО РАН «Арктика» проект № 12-4-7-004-АРКТИКА.

Список литературы

1. Батурина М.А., Лоскутова О.А., Фефилова Е.Б., Хохлова Л.Г. (2012) Зообентос озера Большой Харбей (Большеземельская тундра): современное состояние и анализ ретроспективных данных. Известия Коми научного центра УрО РАН 4 (12): 21-29.
2. Белякова Р.Н., Виноградова Л.Н., Гогорев Р.М., Волошко Л.Н., Гаврилова О.В. (2006) Водоросли, вызывающие «цветение» в водоемах Северо-Запада России. СПб.: Наука, 220 с.
3. Волошко Л.Н. (2012) Новый вид рода *Mallomonas* (Chrysophyta, Synurophyceae) из озер Воркутинской тундры. Ботан. журн. 97 (9): 1090– 1098.
4. Габышев В.А. (1999) Водоросли планктона реки Лены в зоне влияния г. Якутска. автореф. ... канд. биол. наук. Якутск, 21 с.
5. Гецен М.В. (1985) Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л.: Наука, 165 с.

6. Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. (1994) Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 148 с.
7. Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. (1953) Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей. Вып. 2. М.: Советская наука, 653 с.
8. Ермолаев В.И., Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. (1971) Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара. В: И.Ю. Чернов, Н.В. Матвеева (ред.) Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, с. 116-129.
9. Миронова Н.Л., Покровская Т.Н. (1967) Лимнологические исследования в Западной части Большеземельской тундры. В: Л.Л. Россолимо (ред.) Типология озер. М.: Наука, с. 103-135.
10. Оксикюк О.П., Стольберг Ф.В. (1986) Управление качеством воды в каналах. Киев: Наукова думка, 176 с.
11. Патова Е.Н. (2007) Цианопрокариотическое «цветение» водоемов восточноевропейских тундр (флористические и функциональные аспекты). Теоретическая и прикладная экология 3: 4-10.
12. Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры (1976). Г.Г. Винберг, Т.А.Власова (ред.) Л.: Наука, 147 с.
13. Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. (1978) «Цветение» воды и эвтрофирование. Киев: Наукова думка, 230 с.
14. Стенина А.С. (2009) Диатомые водоросли (Bacillariophyta) в озерах востока Большеземельской тундры. Сыктывкар, 176 с.
15. Трифонова И.С., Петрова А.Л. (1994) Структура и динамика биомассы фитопланктона. В: В.Г. Дрabbкова, И.С. Трифонова (ред.) Особенности структуры экосистем озер Крайнего Севера. СПб.: Наука, с. 80-109.
16. Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Лоскутова О.А., Кононова О.Н., Дубовская О.П. (2014) Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах. Журнал Сибирского федерального университета. Серия «Биология». 7 (3): 241-267.
17. Ярушина М. И. (2004) Водоросли. В: В.Н. Большаков (ред.) Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: Изд-во УрГУ, с. 18-56.
18. Carmichael W.W. (1997) «The cyanotoxins». In: J.A. Callow (ed.) Advances in Botanical Research. London: Academic Press, p. 211-256.
19. Geitler L. (1932) Cyanophyceae. Die Süßwasserflora Deutschland Österreich und der Schweiz. Leipzig, Bd. 14. 1196 p.
20. Komarek J., Anagnostidis K. (1998) Cyanoprokaryota I. Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Band 19 (1). Jena. 643 p.
21. Komárek J., Anagnostidis K. (2005) Cyanoprokaryota I. Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (2). München. 643 p.
22. Rinehart K. L., K. Harada, Namikoshi M., Chen C., Harvis C.A. (1988). Nodularin, microcystin and the configuration of Adda. J. Am. Chem. Soc. 110 (25): 8557-8558.
23. Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdman M., Stanier R.Y. (1979) Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of Cyanobacteria. Journal of General Microbiology 111: 1-61.

24. Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V. (2005) The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra (Russia). *Beih. Nova Hedw.* 128: 126–150.
25. Sivonen K. (1996) Cyanobacterial toxins and toxin production. *Phycologia* 35: 12-24.
26. Willén T., Mattsson R. (1997) Water-blooming and toxin-producing cyanobacteria in Swedish fresh and brackish waters, 1981-1995. *Hydrobiologia* 353: 181-192.