

На правах рукописи

СИДЕЛЕВ
СЕРГЕЙ ИВАНОВИЧ

**СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
ВЫСОКОЭВТРОФНОГО ОЗЕРА НЕРО**

03.02.08 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2010

Работа выполнена на кафедре экологии и зоологии Ярославского государственного университета им. П.Г.Демидова

Научный руководитель: кандидат биологических наук
Бабаназарова Ольга Владимировна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Девяткин Владимир Георгиевич

доктор биологических наук
Бондаренко Нина Александровна

Ведущая организация: Учреждение Российской академии наук
Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской
академии наук

Защита состоится 30 сентября 2010 года в 10⁰⁰ на заседании диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, п. Борок Некоузского района Ярославской обл. Тел./факс: (48547) 24042

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан ____ августа 2010 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
доктор биологических наук



Корнева Л.Г.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. В 30-х годах XX века Н. Wundsch, изучая озера в районе восточного Бранденбурга (Германия), обнаружил обильное развитие в них водорослей рода *Oscillatoria* Vauch. и предложил термин “осцилляториевый тип” озер (цит. по Kleeberg, 2003). Подобные водоемы характеризовались преобладанием в фитопланктоне нитчатых безгетероцистных синезеленых водорослей (*Oscillatoria agardhii* Gom., *Oscillatoria redekei* Van Goor) с весны до осени, прозрачностью по диску Секки меньше 1 метра и образованием сероводорода в нижних слоях воды. Данное состояние озер, как предполагалось, было связано с их интенсивным антропогенным эвтрофированием. R. Czerny (1938) и W. Schaperclaus (1941) описали последствия такого эвтрофирования как “осцилляториевую болезнь” озер данного региона (цит. по Kleeberg, 2003). В России И.С. Трифонова при исследовании основной (олиготрофно-эвтрофной) сукцессии озерного фитопланктона также выделила особый тип эвтрофных озер с круглогодичной вегетацией фитопланктона и преобладанием видов рода *Oscillatoria* (Трифопова, 1990). С. Reynolds с соавторами, отмечая своеобразие водоемов с преобладанием *Oscillatoria agardhii*, *Oscillatoria redekei*, *Oscillatoria limnetica* Lemm., обозначили группу этих видов как планктотрихетовый (S_1) тип (Reynolds et al., 2002).

“Осцилляториевая болезнь” поразила многие озера в Европе (Rucker et al., 1997; Scheffer et al., 1997). Исследователи отмечают прогрессивное распространение синезеленых водорослей S_1 -типа в водоемах умеренной зоны (Ляшенко, 2001; Ott et al., 2003). Причины подобной экспансии до сих пор до конца не ясны. Многолетние исследования фитопланктона планктотрихетовых озер в России отсутствуют. В этом отношении озеро Неро можно считать модельным водоемом для изучения особенностей функционирования фитопланктона в переходный период эвтрофно-гиперэвтрофной сукцессии (Babanazarova, Lyashenko, 2007). Актуальность исследования определяется и необходимостью улучшения экологического состояния уникального в природном и культурно-историческом аспектах озера Неро. Одной из задач оздоровления подобных водоемов является снижение обилия видов рода *Oscillatoria*, доминантный комплекс которых устойчив к разным методам восстановительных мероприятий (Kohler et al., 2005; Phillips et al., 2005).

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение структуры, пигментных характеристик и многолетней сукцессии фитопланктона в высокоэвтрофном озере Неро.

В рамках цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить таксономический состав фитопланктона и экологию массовых видов водорослей озера Неро.
2. Выявить особенности сезонной динамики, пространственного распределения и многолетней сукцессии фитопланктона в озере Неро.
3. Исследовать многолетние изменения пигментных характеристик фитопланктона и определить их связь со структурными показателями планктоальгоценоза озера Неро.

4. Провести экспериментальное изучение влияния добавок биогенных элементов на фитопланктон озера Неро.

5. Оценить особенности физико-химических условий существования и структуры фитопланктона в озерах планктотрихетового типа.

Научная новизна. Впервые проведены исследования состава, количественных и пигментных характеристик подледного фитопланктона озера Неро. Составлен сводный таксономический список водорослей фитопланктона, выявленных разными исследователями с 1985 по 2008 гг. За период наблюдений 2004-2008 гг. отмечены новые для озера таксоны водорослей (151) рангом ниже рода. Зафиксирован скачкообразный переход к монодоминированию в фитопланктоне озера видов S_1 -типа в летний период. Изменения гидрологического режима, световой и биогенной обеспеченности выделены как причины, определяющие ход многолетней сукцессии фитопланктона в озере. Впервые проведены экспериментальные исследования *in situ* реакции фитопланктона озера Неро на дополнительное поступление биогенных элементов. Впервые приводится современный обзор литературы по водоемам с преобладанием в фитопланктоне видов р. *Oscillatoria*. Разработана обобщенная схема сезонной сукцессии фитопланктона в озерах планктотрихетового типа. Определены основные закономерности в изменении структуры фитопланктона при переходе озер к “планктотрихетовому” состоянию.

Практическое значение. На основе исследований выработан ряд рекомендаций по оценке и улучшению состояния экосистемы оз. Неро. Материалы переданы в департамент агропромышленного комплекса, природопользования и охраны окружающей среды администрации Ярославской области, в администрацию г. Ростова Великого. По договору с ОАО “Ярославльводоканал” результаты работы использованы при выявлении причин ухудшения органолептических свойств воды реки Которосль в 2005-2008 гг., подаваемой для питьевых целей Южной водопроводной станцией г. Ярославля. Результаты диссертационной работы используются с 2009 года в курсе лекций и в практикуме по дисциплине “Математические методы в экологии и биологии” на кафедре экологии и зоологии ЯрГУ им. П.Г. Демидова. Разработанные регрессионные модели могут быть полезны для оценки и прогноза изменений состояния экосистемы оз. Неро при проведении гидротехнических работ, добыче сапропеля, при планировании восстановительных мероприятий на озере.

Апробация работы. Материалы диссертации были представлены на Всероссийской научно-практической конференции “Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов” (Ярославль, 2004, 2006, 2007), на XXIX Congress International Association of Theoretical and Applied Limnology (Lacchi, Finland, 2004), на Международной научной конференции “Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century” (Санкт-Петербург, 2005), на Всероссийской научной конференции аспирантов и студентов “Рациональное природопользование” (Ярославль, 2005, 2006), на Международной научной конференции “Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем” (Санкт-Петербург, 2006), на Международной научной школе-конференции “Биология внутренних вод” (Борок, 2007), на Symposium for European freshwater sciences

(Palermo, Italy, 2007), на Международной научной конференции “Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды” (Минск-Нарочь, 2007), на Всероссийской конференции с международным участием “Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия” (Вологда, 2008), на II Всероссийской конференции “Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге” (Сыктывкар, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 21 работа, в том числе 2 – в ведущих рецензируемых научных журналах (перечень ВАКа).

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы, 4-х приложений. Работа изложена на 266 страницах, включает 39 таблиц и 93 рисунка. Библиографический список состоит из 282 источников, из которых 137 иностранных.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность научному руководителю и организатору многолетних исследований экосистемы озера Неро к.б.н., доценту О.В. Бабаназаровой за помощь в подготовке и написании работы, д.б.н. Л.Е. Сигаревой за обучение методике спектрофотометрического определения пигментов фитопланктона и предоставление данных по концентрациям хлорофилла “а” в озере Неро за 1987-1989 гг., к.б.н. О.А. Ляшенко за предоставление данных по составу и биомассе фитопланктона оз. Неро в 1985-1991 гг., к.б.н. С.М. Ждановой (Смирновой) за предоставление данных по биомассе зоопланктона.

ГЛАВА 1. ОБЪЕКТ, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1.1. Краткая лимнологическая характеристика озера Неро

Неро – самое крупное озеро в пределах Ярославской области. Водоем сформировался около 150000 лет назад в период деградации московского ледника (Гунова, Лефлат, 2002). Площадь озера составляет 57.8 км², средняя глубина – 1.6 м, максимальная – 4.7 м (Бикбулатов и др., 2003). Водоем проточный, самый крупный приток – река Сара, вытекает из озера река Векса Ростовская (рис. 1). Уровень воды зарегулирован плотиной на выходе в реку Векса – притока реки Которосль. Коэффициент условного водообмена составляет 1.9 (Бикбулатов и др., 2003). Воды озера характеризуются повышенной минерализацией. Дно покрыто слоем сапропеля толщиной в среднем 4.9 м, который является основным источником биогенной нагрузки на водоем (Бикбулатов и др., 2003). Высокая зарастаемость макрофитами характерна для южной части озера (Папченков и др., 2008).

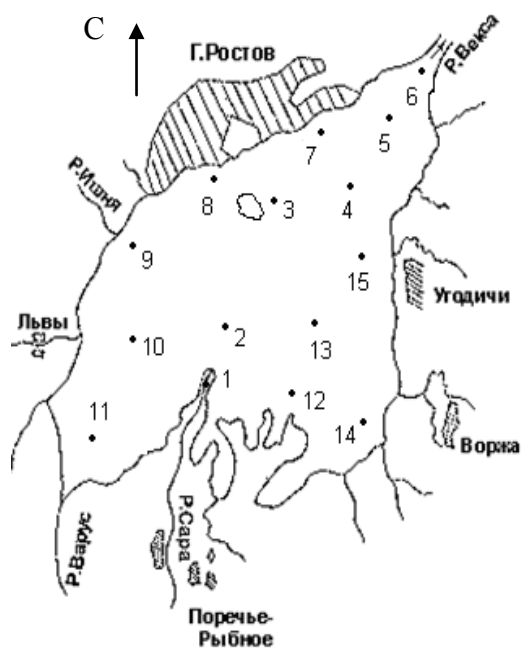


Рис. 1. Карта-схема озера Неро со станциями отбора проб.

1.2. Материалы и методы исследования

В работе использованы материалы, собранные автором с 2004 по 2008 гг. Пробы воды отбирались ежемесячно батометром Рутнера или ведром из верхнего полуметрового слоя на постоянных станциях № 3,4,5,7,8 (рис. 1). В мае, июле 2006 г., в августе 2007 г. и в июле 2008 г. обследовалась вся акватория озера по стандартной сетке станций (рис. 1). В работе использованы материалы кафедры экологии и зоологии ЯрГУ, собранные в 1999-2003 гг. в ежемесячных экспедициях на озеро Неро. Данные по гидрохимии озера, полученные сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН в 1987-1989 гг. и 2002-2004 гг., взяты из работ (Бикбулатов и др., 2003; Бикбулатов и др., 2008). Ежемесячные изменения уровня воды в озере Неро получены от ГУ “Ярославский ЦГМС”. Среднелетние аномалии температуры приземного воздуха за 1987-2008 гг. (отклонения от средней температуры за период 1961-1990 гг.) на Европейской территории России взяты из работы (Изменения климата..., 2008). Собран обширный литературный материал по озерам с доминированием в фитопланктоне видов *Oscillatoria redekei*, *Oscillatoria agardhii* и *Oscillatoria limnetica*. В анализ включено 21 озеро из разных стран Европы. Первоначально для обозначения озер с доминированием синезеленых водорослей рода *Oscillatoria* был предложен термин осцилляториевый тип озер (Wundsch, 1940 цит. по Kleeberg, 2003; Berger, Bij de Vaate, 1983). К настоящему времени в связи с выделением из рода *Oscillatoria* ряда новых родов (Anagnostidis, Komarek, 1988) в литературе используются разные термины: лимнотриксозные (*Limnothrix-lake*), планктотриксозные (*Planktothrix-lake*) озера (Rucker et al., 1997), планктотрихетозные озера (*Planktotrichetum*) (Reynolds et al., 2002), редекиевы (“*redekei*” lake) и агардиевы (“*agardhii*” lake) озера (Noges et al., 2003). В данной работе в качестве равнозначных терминов применяются осцилляториевый и планктотрихетозный тип озер. При этом последний термин более конкретен, поскольку обозначает, в первую очередь, те водоемы, в фитопланктоне которых преобладают виды *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Kom. (= *Oscillatoria agardhii*), *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meffert (= *Oscillatoria redekei*) и *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Kom. (= *Oscillatoria limnetica*) (Reynolds et al., 2002). С 2004 по 2008 гг. автором было собрано и обработано 152 количественные пробы фитопланктона и проведено 447 определений содержания пигментов водорослей. Подсчет и идентификацию водорослей проводили в камере Нажотта. Биомассу водорослей определяли счетно-объемным методом (Кузьмин, 1975). Для оценки ценоотического разнообразия фитопланктона рассчитывался энтропийный индекс Шеннона-Уивера. Определение концентраций пигментов фитопланктона проводили с помощью стандартного спектрофотометрического метода. Концентрацию хлорофиллов “a”, “b”, “c” определяли по уравнениям Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975), содержание феопигментов рассчитывали по уравнениям Лоренцена (Lorenzen, 1967), концентрацию каротиноидов оценивали по формуле Парсонса и Стрикленда (Parsons, Strickland, 1963). Анализ проб на содержание биогенных элементов производился в испытательном центре НИИ “Ярсинтез” по стандартным методикам (Строганов, Бузинова, 1980). Экспериментальное изучение влияния

азота, фосфора и кремния *in situ* на фитопланктон озера Неро было проведено в мае и августе 2007-2008 гг. Вода из верхнего полуметрового слоя на постоянной станции № 3 разливалась в 5-литровые полиэтиленовые бутылки. В мае 2007 года в сосуды вносили раздельно нитратный азот в виде KNO_3 и минеральный фосфор в виде KH_2PO_4 в таком количестве, чтобы конечная концентрация азота и фосфора в емкостях составляла 0.5 мг/л и 0.1 мг/л соответственно. В мае 2008 года в емкости добавляли силикат натрия с конечной концентрацией кремния в воде 5 мг/л. В августе 2007-2008 гг. добавление азота и фосфора проводили по схеме полного факторного эксперимента ПФЭ 2². После обогащения воды биогенными элементами экспериментальные емкости погружались в воду на глубину 1-ой прозрачности и экспонировались 3-6 суток при естественных колебаниях освещенности и температуры воды. Каждый вариант эксперимента (контроль, добавка фосфора, добавка азота, совместная добавка фосфора и азота) экспонировался в 2-х повторностях. Статистическая обработка данных наблюдений и экспериментов включала вычисление описательных статистик, применение критериев достоверности статистических оценок (t-критерий Стьюдента, ранговый U-критерий Манна-Уитни, F-критерий Фишера), дисперсионного, корреляционного, регрессионного и кластерного методов анализа (Рокицкий, 1967; Лакин, 1990; Боровиков, 2001). Для каждого метода анализа учитывались условия его применимости. В главах диссертации с обсуждением сезонных и межгодовых изменений различных показателей вычислялись средние значения для 5 постоянных станций (№ 3,4,5,7,8). В работе в качестве критического уровня значимости принято значение $p=0.05$. Статистический анализ данных проводился в программах MS Excel и Statistica 6.1.

ГЛАВА 2. ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СУЩЕСТВОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕРА НЕРО

Анализ многолетних изменений ряда абиотических показателей в озере Неро за разные периоды исследований с конца 1980-х гг. по 2008 год выявил наличие тенденций к увеличению концентраций в воде нитратного азота и минерального фосфора, к снижению значений прозрачности на фоне повышения среднего уровня воды (рис. 2 а,б,в,г). Также было зафиксировано возрастание усредненной по месяцам температуры воды в период наблюдений 2004-2008 гг. по сравнению с 1999-2003 гг. Повышение уровня воды в озере Неро отмечено с 2003 года. Вслед за этим зафиксировано увеличение концентраций нитратного азота и минерального фосфора в летне-осенний период и статистически значимое снижение прозрачности воды в период 2005-2008 гг. относительно 2003-2004 гг.

Сравнительный анализ озера Неро с водоемами планктотрихетового типа по абиотическим показателям представлял значительный интерес для выявления тех физико-химических условий, которые благоприятствуют развитию синезеленых водорослей S₁-типа. По ряду морфометрических, гидрофизических и гидрохимических параметров озеро Неро оказалось весьма схоже с европейскими озерами, в планктоне которых преобладают виды S₁-типа (табл. 1).

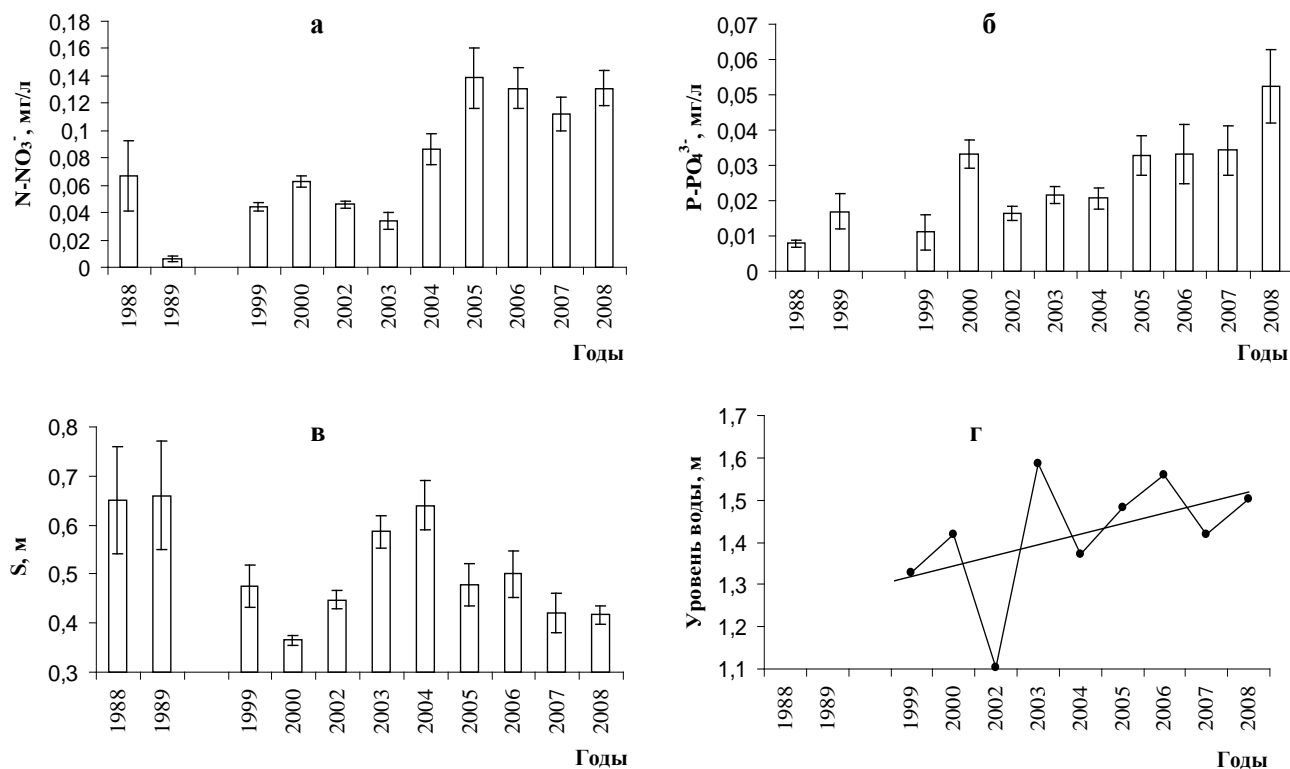


Рис. 2. Многолетние изменения средних за безледный период (V-X): а – концентраций нитратного азота; б – концентраций минерального фосфора; в – значений прозрачности воды; г – значений уровня воды.

Озера планктотрихетового типа представляют собой преимущественно мелководные, полимиктические, низкопрозрачные, высокоэвтрофные водоемы с высоким отношением N/P (табл. 1).

Таблица 1. Абиотические особенности озер планктотрихетового типа.

| Озера | $H_{\text{ср}}$, м | Режим перемешивания | S/H | $P_{\text{общ}}$, мкг/л | $N_{\text{общ}}$, мг/л | $N_{\text{общ}}/P_{\text{общ}}$ |
|------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------|---------------------------------|
| Европейские озера | 3.70 ± 0.50 (1.40-9.50) | поли 70% озер ди 30% озер | 0.23 ± 0.03 (0.10-0.50) | 97.0 ± 12.5 (50-210) | 1.7 ± 0.2 (1-3) | 31.0 ± 3.7 (15-71) |
| Озеро Неро (2000-2008) | 1.60 ± 0.05 (1.17-1.69) | поли | 0.32 ± 0.02 (0.25-0.43) | 120.0 ± 4.5 (100-132) | 1.8 ± 0.2 (1.4-2) | 16.0 ± 0.7 (14-18) |

Примечание: в таблице приведены средние значения за безледный период со стандартными ошибками, в скобках – размах вариации показателя; поли – полимиктические, ди – димиктические озера; S/H – отношение прозрачности воды (S) к глубине водоема (H).

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГО-ФЛОРИСТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА И ЭКОЛОГИЯ МАССОВЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ ОЗЕРА НЕРО

В фитопланктоне озера Неро за период исследований с 2004 по 2008 гг. был обнаружен 471 таксон водорослей рангом ниже рода (346 видов) из 8

отделов, 21 порядка и 114 родов (табл. 2). Наибольшим таксономическим богатством отличались зеленые водоросли, далее следовали диатомовые, синезеленые и эвгленовые водоросли. Флористическая насыщенность остальных отделов водорослей была значительно ниже (табл. 2). Исследования последних лет (2004-2008 гг.) значительно дополнили список видов планктонных водорослей, обнаружен 151 новый для озера таксон рангом ниже рода. Сводный список видового состава фитопланктона за все периоды исследования озера, составленный на основе собственных и литературных данных, к настоящему времени включает 811 таксонов. Таким образом, альгоценоз планктона озера Неро оказался один из самых разнообразных в ряду мелководных высокоэвтрофных водоемов умеренной зоны.

Таблица 2. Структура таксономического состава фитопланктона озера Неро (2004-2008 гг.).

| Отдел | Порядок | Род | Вид | Всего таксонов рангом ниже рода |
|-----------------|-----------|------------|------------|---------------------------------|
| Cyanophyta | 3 | 16 | 58 | 87 |
| Chrysophyta | 3 | 10 | 19 | 27 |
| Bacillariophyta | 4 | 23 | 70 | 92 |
| Xanthophyta | 1 | 5 | 8 | 8 |
| Cryptophyta | 1 | 2 | 15 | 17 |
| Dinophyta | 1 | 6 | 11 | 16 |
| Euglenophyta | 1 | 5 | 41 | 65 |
| Chlorophyta | 7 | 47 | 124 | 159 |
| Всего | 21 | 114 | 346 | 471 |

Таксономическая структура фитопланктона на уровне соотношения крупных таксонов по числу видов не изменилась с конца 1980-х годов. Характерной особенностью динамики видового богатства фитопланктона озера Неро являлось низкое количество таксонов подо льдом, резкое нарастание весной с максимальными значениями летом и осенью. В озере Неро была обнаружена значимая статистическая связь числа таксонов в пробе с температурой воды ($r=0.38$, $p<0.001$) и концентрациями общего фосфора ($r=0.44$, $p<0.001$).

Эколого-географический анализ фитопланктона озера Неро показал, что большинство таксонов водорослей с известным географическим распространением и установленной приуроченностью к определенному местообитанию относились к космополитным (95 %), планктонным (68 %) формам. Доля литоральных и бентосных видов в сумме составляла 25 %. По отношению к солености воды преобладали индифференты (76 %), к градиенту рН – индифферентные (52 %) и алкалифильные (46 %) таксоны. Среди видов-индикаторов органического загрязнения наибольшего количества достигали β -мезосапробы (51 %), α - β -мезосапробы (25 %) и олигосапробы (10 %). Относительно велика была доля β - α -мезосапробов и α -мезосапробов (12 %). Применение фитопланктонных индексов для озера Неро показало, что флористический состав водорослей хорошо отражал его высокоэвтрофный статус.

В число массовых видов фитопланктона за период 2004-2008 гг. входило 29 таксонов. Из них наибольшей встречаемостью и частотой доминирования в течение всех 5 лет исследования обладали 9 таксонов из отделов Cyanophyta и Bacillariophyta: *Oscillatoria redekei*, *Oscillatoria limnetica*, *Oscillatoria agardhii*, *Aphanizomenon gracile* (Lemm.) Lemm., *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Mol., *Synedra acus* Kütz. var. *acus*, *Synedra acus* var. *angustissima* Grun. Согласно терминологии функциональной классификации пресноводного фитопланктона К. Рейнольдса с соавторами (Reynolds et al., 2002), фитопланктон озера принадлежит к S₁-H₁-B-C-D типу. Наибольшие биомассы видов S₁-типа отмечались в озере в диапазоне значений общего фосфора – 0.06-0.36 мг/л, температур воды – 1-29°C, pH – 6.4-9.3, прозрачности воды – 0.25-0.6 м, показателя S/H – 0.08-0.5, биомасс зоопланктона – 0.1-3.6 г/м³. Максимального обилия *Aphanizomenon gracile* (H₁-тип) достигал в более узких границах экологических факторов, за исключением показателей подводных световых условий. Кратковременные периоды его доминирования также совпадали с условиями низкой прозрачности воды. Это подтвердило мнение ряда исследователей (Mischke, Nixdorf, 2003; Moustaka-Gouni et al., 2007) о необходимости перевода *Aphanizomenon gracile* из экологической группы H₁ в кодон S_N, представители которого относятся к азотфиксирующим нитчатым водорослям, устойчивым к недостатку света, азота и высокой степени перемешиваемости водной толщи (Reynolds et al., 2002). Наибольшее обилие вида *Aulacoseira ambigua* отмечалось в более широком диапазоне экологических факторов в сравнении с остальными доминантами отдела Bacillariophyta в озере Неро. Так, максимальных биомасс вид *Aulacoseira ambigua* (С-тип) достигал в пределах значений общего фосфора – от 0.07 до 0.32 мг/л, температур воды – от 5 до 25°C, pH – от 6.4 до 9.3, прозрачности воды – от 0.3 до 0.6 м, показателя S/H – от 0.1 до 0.45. Виды *Stephanodiscus minutulus* (В-тип), *Stephanodiscus hantzschii* и *Synedra acus* (D-тип) преобладали при меньших концентрациях общего фосфора (0.04-0.08 мг/л), при более низких температурах воды (5-15 °С) и благоприятных световых условиях (прозрачность воды ~ 0.5-1.05 м и S/H 0.2-0.7). В работе обсуждается целесообразность перевода вида *Stephanodiscus minutulus* в отдельную экологическую группу со *Stephanodiscus hantzschii*.

ГЛАВА 4. СУКЦЕССИЯ И ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОБИЛИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ОЗЕРЕ НЕРО

В подледный период (II-III) 2004-2008 гг. численность и биомасса фитопланктона в целом были невысоки, до 2 млн. кл./л и 0.3 мг/л соответственно (рис. 3). Лишь в марте 2008 года были зафиксированы высокие количественные показатели вегетации фитопланктона (39.3 млн. кл./л и 36.6 мг/л) (рис. 3). Видовое разнообразие фитопланктона подо льдом было невысоким, значения индекса Шеннона по биомассе (H_v) изменялись от 1.94 до 3.1, в среднем составляя 2.5 (рис. 3). Подо льдом основу планктоальгоценозов наиболее часто слагали синезеленые водоросли рода *Oscillatoria* (в основном *Oscillatoria redekei*), а также фитофлагелляты из отделов Euglenophyta (pp.

Euglena Ehr., *Trachelomonas* Ehr.) и Cryptophyta (pp. *Cryptomonas* Ehr., *Chroomonas* Hang.) (рис. 4). Значительно реже в качестве доминантов и субдоминантов отмечались диатомовые, динофитовые и зеленые водоросли.

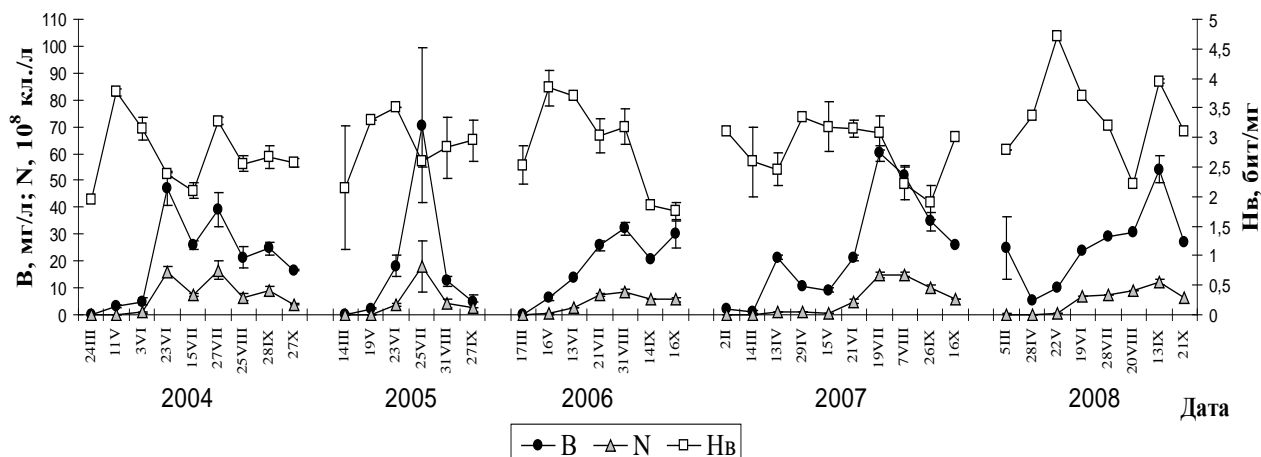


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы, численности фитопланктона и значений индекса Шеннона в озере Неро в период исследований 2004-2008 гг.

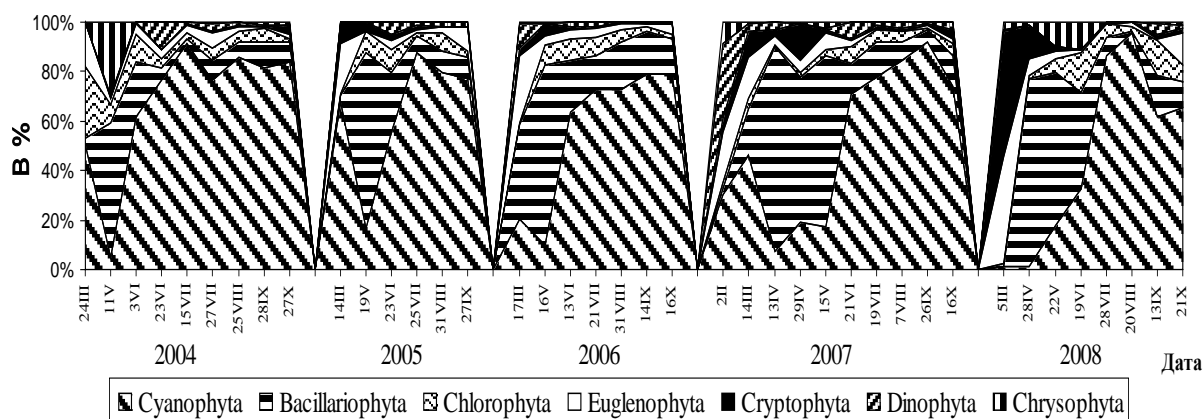


Рис. 4. Сезонные изменения вклада в общую биомассу фитопланктона различных отделов водорослей в озере Неро в период исследований 2004-2008 гг.

После освобождения озера ото льда, в апреле-мае происходила существенная перестройка планктонного альгоценоза озера (рис. 4). Весной численность (10-102 млн. кл./л) и биомасса (2.1-22.1 мг/л) фитопланктона значительно возрастали. Видовое разнообразие фитопланктона резко повышалось, значения индекса Шеннона варьировали в пределах 2.1-5.2, среднее значение было 3.48 (рис. 3). На доминантные позиции по биомассе выходили диатомовые водоросли (в среднем 70 % от общей биомассы), на втором месте располагались синезеленые водоросли (10 %) (рис. 4). Ранней весной (апрель) первыми начинали активно развиваться мелкоклеточные виды *Stephanodiscus hantzschii* и *Stephanodiscus minutulus*. К концу апреля обилие этих видов снижалось, параллельно отмечалось резкое нарастание биомассы пеннатных диатомей *Synedra acus* var. *acus* и *Synedra acus* var. *angustissima*. В качестве содоминантов в этот период выступали *Aulacoseira ambigua*, *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr. и *Nitzschia acicularis* (Kütz.) W. Sm. К середине мая, начиная с 2005 года, главенствующее положение в планктонных альгоценозах занимал вид *Synedra acus*. На отдельных станциях совместно с *Synedra acus* значительную долю от общей биомассы весеннего фитопланктона составляли

Synedra ulna (Kütz.) Grun. var. *danica* (до 22 %), *Aulacoseira ambigua* (до 12 %), *Nitzschia acicularis* (до 10 %) и виды рода *Stephanodiscus* Ehr. (до 25 %). В весенний период основу биомассы и численности отдела Cyanophyta создавали виды планктотрихетового комплекса: в основном *Oscillatoria redekei*, реже *Oscillatoria limnetica* и *Oscillatoria agardhii*. Остальные отделы водорослей играли подчиненную роль в составе весеннего фитопланктона. Лишь в мае 2004 и 2008 годов в состав доминантных видов входили представители золотистых водорослей рода *Dinobryon* Ehr. (*D. bavaricum* Imhof и *D. sociale* Ehr.) (рис. 4). Среди зеленых водорослей преобладал хлорококковый комплекс видов (pp. *Scenedesmus* Meyen, *Pediastrum* Meyen), у эвгленовых – виды родов *Euglena* и *Trachelomonas*, у криптофитовых – виды рода *Cryptomonas*, у динофлагеллят – род *Peridinium* Ehr.

В летний период с июня по август фитопланктон озера достигал наибольшей численности (280 млн.-2.7 млрд. кл./л) и биомассы (10.7-99 мг/л) (рис. 3). Видовое разнообразие фитопланктона снижалось по сравнению с весной, значения индекса Шеннона изменялись от 1.87 до 4.1, в среднем составляя 2.85 (рис. 3). Структура фитопланктона изменялась в направлении подавляющего преобладания в летних планктоальгоценозах синезеленых водорослей (в среднем 77 % от общей биомассы), второе место по биомассе занимали диатомовые (11 %), затем располагались зеленые водоросли (5 %). В доминантном комплексе синезеленых водорослей, как и в другие сезоны, преобладали 3 вида рода *Oscillatoria*: *O. redekei*, *O. limnetica*, *O. agardhii*. В среднем эти 3 вида осцилляториевого комплекса в летнем фитопланктоне составляли 64 % общей биомассы. Значительные, но кратковременные вспышки обилия, кроме видов рода *Oscillatoria*, отмечались только у *Aphanizomenon gracile*. Среди диатомей летом лишь вид *Aulacoseira ambigua* по уровню обилия иногда достигал доминантных позиций. Видовой состав других отделов водорослей не претерпевал существенных изменений по сравнению с весенним периодом.

Уровень количественного развития фитопланктона осенью незначительно снижался относительно лета, иногда годовые максимумы обилия отмечались в сентябре или октябре (рис. 3). В целом, численность (95 млн.-1.4 млрд. кл./л) и биомасса (2.7-61 мг/л) планктонных водорослей были высокими вплоть до конца октября. Значения индекса Шеннона варьировали в границах от 0.8 до 3.3, средняя величина была даже несколько ниже в сравнении с летним периодом (2.38) (рис. 3). Соотношение отделов водорослей по биомассе и состав видов, формирующих основу фитопланктона, оставались неизменными относительно летнего периода. По-прежнему, основу биомассы и численности растительного планктона создавали синезеленые водоросли планктотрихетового комплекса. Их вклад в общую биомассу осеннего фитопланктона изменялся от 42 % до 89 %.

Пространственное распределение фитопланктона по акватории озера было неравномерным. Проведенный статистический анализ показал, что в южной части водоема на станциях с зарослями макрофитов резко снижался вклад синезеленых водорослей и видов S₁-типа, достоверно возрастала доля зеленых и диатомовых водорослей, большую роль по вкладу в биомассу играли фиитофлагелляты из отделов Cryptophyta и Chrysophyta. Одновременно на этих

же станциях содержание общего фосфора и азота статистически значимо уменьшалось в среднем в 2 раза по сравнению с открытой акваторией. Также отмечалось достоверное улучшение подводных световых условий, снижение рН воды и концентраций кислорода. Наличие прямой достоверной связи биомасс фитопланктона с концентрациями общего азота и фосфора в пространственном аспекте указывает на возможное биогенное лимитирование планктонных водорослей в южной, заросшей макрофитами части озера. Полученные результаты хорошо согласуются с известной концепцией альтернативного стабильного состояния мелководных водоемов (Покровская, 1978; Scheffer, Nes, 2007), согласно которой для мелководных водоемов характерно 2 режима функционирования: “фитопланктонный” с низкой прозрачностью воды и высоким содержанием биогенных элементов и “макрофитный” с прозрачной водой и низкими концентрациями фосфора и азота.

Сравнение озера Неро с европейскими водоемами по структуре планктоальгоценозов позволило разработать обобщенную схему сезонной сукцессии фитопланктона в планктотрихетовых озерах (табл. 3). Особенностью подобных водоемов является круглогодичная вегетация видов S_1 -типа.

Таблица 3. Обобщенная схема сезонной сукцессии фитопланктона в озерах планктотрихетового типа.

| Сезон года | Состав фитопланктона |
|------------|---|
| Зима | Виды рода <i>Oscillatoria</i> , фитофлагелляты (Cryptophyta, Euglenophyta, Chrysophyta, Dinophyta). |
| Весна | Центрические диатомеи (<i>Stephanodiscus hantzschii</i> , <i>S. minutulus</i> , <i>S. astreae</i> (Ehr.) Grun., <i>Aulacoseira ambigua</i> , <i>A. italica</i> (Ehr.) Sim.), пеннатные диатомеи (<i>Synedra acus</i> , <i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag., <i>Nitzschia acicularis</i>), виды рода <i>Oscillatoria</i> , криптофитовые (<i>Cryptomonas</i>), золотистые (<i>Dinobryon</i>). |
| Лето | Виды рода <i>Oscillatoria</i> , <i>Aphanizomenon spp.</i> , в более глубоководных водоемах – динофитовые водоросли. |
| Осень | Виды рода <i>Oscillatoria</i> , диатомовые водоросли. |

На основе анализа многолетней сукцессии фитопланктона в озере Неро установлены основные закономерности в изменении структуры фитопланктона при переходе озер к “планктотрихетовому” состоянию. В весенний период биомасса диатомей в озере Неро в среднем статистически значимо возросла в 2.5 раза в 2002-2008 гг. по сравнению с таковой в 1987-1991 гг. Отмечена тенденция к снижению в период настоящих исследований вклада в общую биомассу вида *Aulacoseira ambigua* – одного из основных весенних доминантов в конце 1980-х годов (Ляшенко, 1991) и в начале 2000-х годов (Бабаназарова, 2003). Наряду с этим в комплексе руководящих видов весенних диатомей произошло существенное возрастание биомасс *Synedra acus*, *Stephanodiscus hantzschii* и *Stephanodiscus minutulus*. Появление и доминирование разновидностей вида *Synedra acus* впервые было зафиксировано в озере в 2005 году (Сиделев, Бабаназарова, 2008). Отмеченные перестройки в составе весенних альгоценозов в озере Неро хорошо согласуются со схемой основной сукцессии диатомовых водорослей при эвтрофировании, предложенной И.С.

Трифоновой (1990). При переходе к гипертрофным озерам в весеннем планктоне начинают преобладать виды рода *Synedra* Ehr. и *Stephanodiscus hantzschii*, вытесняя из состава *Aulacoseira ambigua* (Трифонова, 1990). Увеличение обилия весной синезеленых водорослей произошло за счет развития индикаторов гипертрофных условий – видов рода *Oscillatoria*, в основном *O. redekei* и *O. agardhii*. Если в конце 1980-х годов в весенний период данные виды либо не отмечались, либо встречались лишь единично, то в настоящее время они являются основными доминантами весеннего комплекса синезеленых водорослей. Одновременно с возрастанием в весеннем фитопланктоне озера роли видов S_1 -типа, наблюдается статистически достоверное выпадение из состава доминирующего комплекса зеленых водорослей. Так, в 1980-х годах доля зеленых водорослей в общей биомассе весеннего фитопланктона была стабильно высокой (в среднем 25 %) (Ляшенко, 1991), в наблюдениях 2004-2008 гг. вклад данного отдела не превышал 8 %.

Анализ многолетней сукцессии фитопланктона озера Неро в период наибольшей продуктивности планктонных альгоценозов (VI-IX) также выявил существенные изменения некоторых структурных показателей. В период исследований 2004-2008 гг. зафиксировано статистически значимое увеличение общей биомассы фитопланктона относительно 1999-2003 гг., тогда как в сравнении с 1985-1991 гг. различия оказались статистически незначимы (рис. 5а). Достоверно уменьшилось видовое разнообразие планктонных альгоценозов в 2004-2008 гг. в сравнении с таковым в 1985-1991 гг. и 1999-2003 гг. Абсолютная биомасса синезеленых водорослей в летне-осенний период в среднем выросла в 2 раза относительно 1980-х гг. и 1999-2003 гг. (рис. 5б). Отмечены существенные изменения состава доминантных видов в отделе Cyanophyta с начала XX века. Летом 1902 года основными доминантами фитопланктона среди синезеленых водорослей были нитчатые азотфиксирующие виды родов *Anabaena* Bory и *Aphanizomenon* Morr., а также *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Elenk. и *Gloeo-trichia echinulata* (J.S. Smith) P. Richt. (Болохонцев, 1904). Подобный же состав синезеленых водорослей был характерен для озера и летом 1963 года: встречались в основном виды р. *Anabaena*, *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., а также *Microcystis pulverea* (Wood.) Forti emend. Elenk. (Ильинский, 1970). При этом виды рода *Oscillatoria* в пробах не отмечались (Ильинский, 1970). По неопубликованным данным О.А. Ляшенко в 1985 году в августе и сентябре в озере не фиксировалось массового развития осцилляториевого комплекса (рис. 5в). Первая вспышка обилия вида *Oscillatoria limnetica* достоверно была отмечена О.А. Ляшенко в августе 1987 года, к летнему периоду 1988 года этот вид стал основным доминантом в озере (до 45 % от общей биомассы). Наблюдающееся в последнее время возрастание биомассы синезеленых водорослей в озере обусловлено резким и значительным увеличением уровня обилия видов S_1 -типа (рис. 5в). В среднем вклад в биомассу видов S_1 -типа увеличился с 25 % в 1985-1991 гг. до 40 % в 1999-2003 гг. и до 64 % в 2004-2008 гг. Одновременно с увеличением степени развития планктотрихетового комплекса видов отмечено статистически значимое снижение роли нитчатых азотфиксирующих синезеленых водорослей из рода *Anabaena* (рис. 5е) и видов рода *Microcystis* (Kütz.) Elenk. (рис. 5д). Вклад в общую биомассу фитопланктона *Aphanizomenon gracile* существенно не

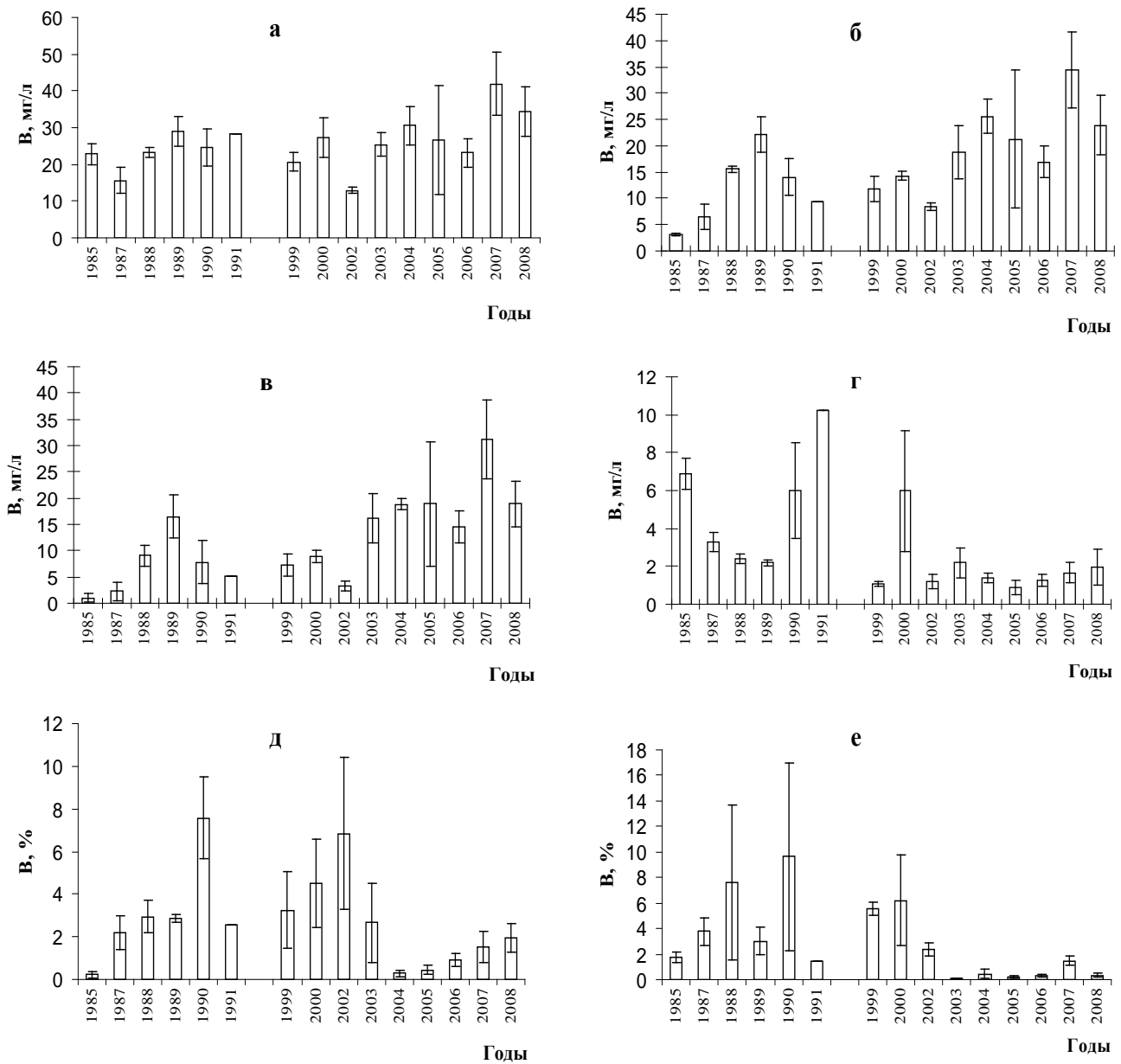


Рис. 5. Многолетние изменения структуры летне-осеннего (VI-IX) фитопланктона: а – общая биомасса фитопланктона; б – биомасса синезеленых водорослей; в – биомасса видов S_1 -типа; г – биомасса зеленых водорослей; д – доля в общей биомассе видов р. *Microcystis*; е – доля в общей биомассе видов р. *Anabaena*.

изменился с конца 1980-х годов, данный вид дает лишь кратковременные вспышки обилия, как правило, в начале лета в период менее интенсивного развития осцилляториевого комплекса видов. Одновременно с нарастанием обилия планктотрихетового комплекса в озере Неро летом и осенью отмечено статистически значимое снижение биомасс зеленых водорослей в 1999-2003 гг. и 2004-2008 гг. (рис. 5г). Хлорококковый комплекс видов являлся основной доминирующей группой водорослей в озере Неро с начала XX века (Болохонцев, 1904; Грезе, 1929; Ильинский, 1970). К 1960-м годам фитопланктон озера характеризовался как зелено-синезелено-диатомовый. В исследованиях конца 1980-х годов доля зеленых хлорококковых водорослей оставалась значительной (в среднем 20 %) (Ляшенко, 1991). Состав фитопланктона озера Неро определялся как синезелено-диатомово-зеленый

(Ляшенко, 1991). Снижение роли хлорококковых водорослей было отмечено уже в 1999-2003 годах (Babanazarova, Lyashenko, 2007). По данным 2004-2008 годов исследования водоросли порядка Chlorococcales по обилию в среднем не превышали 4-7 % от общей биомассы. Таким образом, к настоящему времени фитопланктон озера по вкладу в общую биомассу основных отделов водорослей можно определить как синезелено-диатомовый. Обзор литературы показал, что, отмеченные на примере озера Неро многолетние изменения структуры фитопланктона, характерны для большинства европейских планктотрихетовых озер (Gibson, Fitzsimons, 1982; Moed, Hoogveld, 1982; Noges, Laugaste, 1998).

Применение функциональной классификации пресноводного фитопланктона (Reynolds et al., 2002) позволило выявить возможные факторы, определившие многолетние сукцессионные изменения фитопланктона озера Неро. Согласно терминологии функциональной классификации к 1960-м годам летний фитопланктон озера Неро принадлежал к J-G-N₁-N₂-M типу (Ильинский, 1970). В конце 1980-х годов доминантный комплекс видов состоял из представителей экологических групп S₁-N₁-N₂-M-J (Ляшенко, 1991). В начале 2000-х годов облик фитопланктона определяли виды из кодонов S₁-N₁-M-J (Babanazarova, Lyashenko, 2007). В период наблюдений 2004-2008 гг. основную роль по обилию летом и осенью стали играть лишь виды S₁-типа, в начале лета N₁-типа (Сиделев, Бабаназарова, 2008). Сопоставление экологических особенностей видов функциональных групп S₁, N₁, N₂, M и J позволило определить, что к основным абиотическим параметрам, по отношению к которым виды S₁-типа отличаются от остальных групп, относятся освещенность, концентрация в среде азота и проточность водоема (Reynolds et al., 2002). Из литературы известно, что виды рода *Oscillatoria* (S₁) устойчивы к низкой освещенности, а представители групп N₁ и N₂ (*Aphanizomenon*, *Anabaena*), M (*Microcystis*) и J (*Pediastrum*, *Scenedesmus*, *Golenkinia* Chod.) чувствительны к недостатку света (Reynolds et al., 2002). Механизмом конкурентного преимущества водорослей планктотрихетового комплекса над видами групп N₁, N₂, M, J является создание неблагоприятных световых условий в процессе их массового развития (Scheffer et al., 1997). В частности, экспериментально показано, что снижение количества доступного света приводит к замещению зеленых хлорококковых и азотфиксирующих синезеленых водорослей видами рода *Oscillatoria* (Mur et al., 1978; Zevenboom, 1982). В исследованиях 1999-2003 гг. была определена значимость снижения освещенности в поддержании развития планктотрихетового комплекса видов в озере Неро (Babanazarova, Lyashenko, 2007). Кроме того, многие исследователи связывают появление и массовое развитие видов рода *Oscillatoria* с обогащением водоемов азотом. Нитчатые азотфиксирующие гетероцистные синезеленые водоросли из экологических групп N₁ и N₂ получают конкурентные преимущества перед видами S₁-типа в условиях низких концентраций азота. По мере увеличения содержания данного элемента в среде, наблюдается замещение видов рода *Aphanizomenon* и *Anabaena* нитрофильными безгетероцистными видами рода *Oscillatoria* (Трифонова, 1990; Gibson, Fitzsimons, 1982; Riddolls, 1985; Blomqvist et al., 1994).

Вероятным “пусковым фактором” обильного развития видов рода *Oscillatoria* в озере Неро в конце 1980-х годов могло быть изменение гидрологического режима водоема. Массовое развитие вида *Oscillatoria limnetica* по времени совпало со строительством и введением в эксплуатацию на вытекающей из озера реке Векса плотины. В результате этого был поднят уровень воды и, по-видимому, сократилась проточность озера, что могло создать благоприятные условия для развития осцилляториевого комплекса видов, как известно, чувствительных к повышенному водообмену (Reynolds et al., 2002). Наблюдающийся в последнее время скачкообразный переход к монодоминированию водорослей S_1 -типа в летне-осенний период также по времени совпал с изменением гидрологической ситуации в озере Неро. По данным ГУ “Ярославский ЦГМС” изменения в работе плотины произошли в период 2003-2004 годов. Многолетнее увеличение обилия видов S_1 -типа оказалось значимо связанным с повышением уровня воды в озере Неро с 2003 года. Вслед за этим (2004-2005 гг.) было отмечено увеличение концентраций нитратного азота и уменьшение прозрачности воды, что могло поддерживать стабильное развитие видов S_1 -типа и ограничивать рост биомасс азотфиксирующих и светолюбивых групп водорослей в озере Неро.

ГЛАВА 5. ПИГМЕНТНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕРА НЕРО

За период исследований 2004-2008 гг. концентрации хлорофилла “а” (Хл “а”) изменялись в широком диапазоне – от 1.26 до 188.2 мкг/л. Сезонная динамика основного пигмента планктонных водорослей для каждого года наблюдений была специфической, высокие концентрации Хл “а” могли наблюдаться в любой сезон года (рис. 6). В целом, наименьшие концентрации зеленого пигмента фиксировались в подледный период, а максимум содержания Хл “а” приходился на лето и осень. Подо льдом концентрации Хл “а” варьировали в пределах 1.26-65 мкг/л (рис. 6). Наиболее часто подледные концентрации Хл “а” изменялись от 1 до 3 мкг/л, характеризуя невысокую степень развития фитопланктона в период ледостава. Весной количество Хл “а” возрастало, концентрации за период исследований изменялись от 7.3 до 155 мкг/л (рис. 6). В летний период содержание пигмента варьировало в диапазоне от 32.4 до 188.2 мкг/л. Высокие летние концентрации хлорофилла “а” (более 100 мкг/л) отмечались с 2005 по 2007 годы (рис. 6). Характерной особенностью сезонной динамики концентраций Хл “а” в озере Неро было наличие в некоторые годы (2006, 2008) максимума в содержании пигмента в сентябре (рис. 6). Кроме того, относительно высокое количество хлорофилла в воде (в среднем 80 мкг/л) отмечалось вплоть до конца октября (рис. 6). По мере увеличения концентраций Хл “а” в воде снижались содержание феопигментов и значения пигментного индекса E_{480}/E_{664} , свидетельствуя об улучшении условий для процесса фотосинтеза и физиологического состояния планктонных водорослей (рис. 6). В среднем с марта по октябрь за период 2004-2008 гг. относительное содержание феопигментов от суммы с чистым Хл “а” варьировало от 6.3 до 39.4 %, значения индекса E_{480}/E_{664} изменялись в пределах 0.5-3.1.

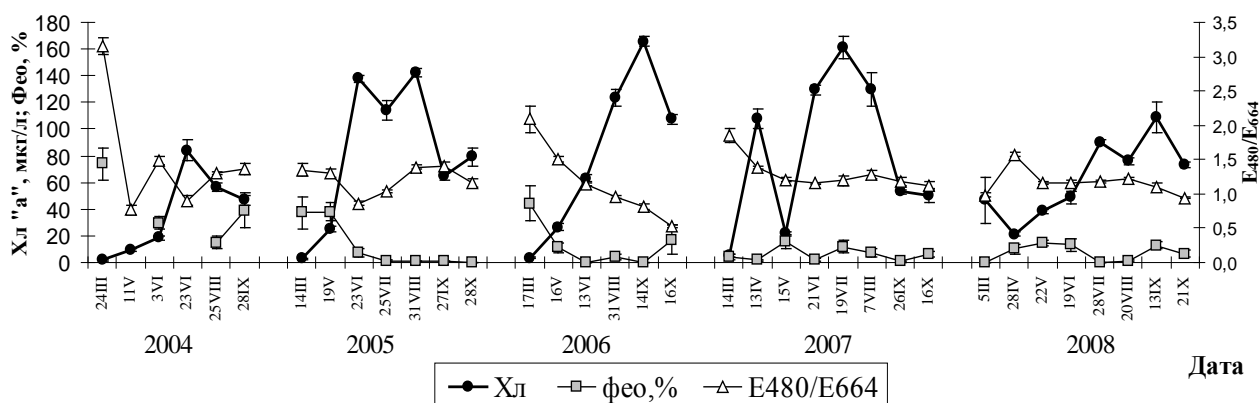


Рис. 6. Сезонная динамика концентраций хлорофилла “а” (Хл), содержания феопигментов (фео) и значений пигментного индекса E_{480}/E_{664} в озере Неро.

Многолетние колебания количества Хл “а” (2002-2008 гг.) в подледный период ($C_v = 149\%$) оказались более вариабельными по сравнению с весной ($C_v=31\%$). Межгодовые изменения в содержании Хл “а” в летне-осенний период также претерпевали значительные колебания. Средние концентрации Хл “а” в период наибольшего развития фитопланктона в озере Неро (VI-IX) в разные годы изменялись в пределах 32.4-120 мкг/л (рис. 7). Статистически значимое снижение концентраций пигмента относительно периода 1987-1989 гг. произошло в 2002-2004 годах (рис. 7). Подъем как средних, так и максимальных концентраций Хл “а” зафиксирован с 2005 года (рис. 7). Межгодовые колебания количества хлорофилла “а” в сестоне озера Неро оказались сопряжены с цикличностью среднелетних аномалий температуры приземного воздуха на Европейской территории России (рис. 7; рис. 8). Кроме того, резкое возрастание концентраций Хл “а” с 2005 года совпало с повышением содержания в воде нитратного азота (рис. 2а), минерального фосфора (рис. 2б) и со снижением прозрачности воды (рис. 2в).

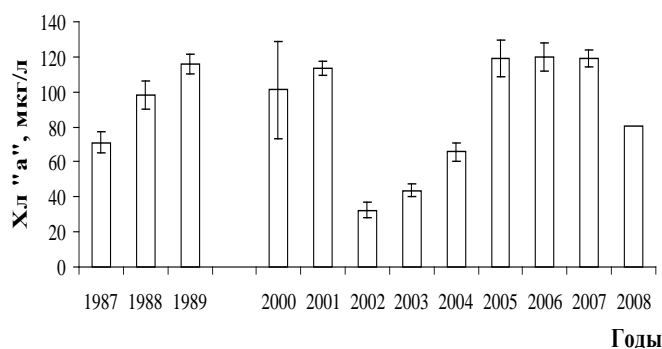


Рис. 7. Многолетние изменения средних за период с июня по сентябрь концентраций хлорофилла “а” в озере Неро.

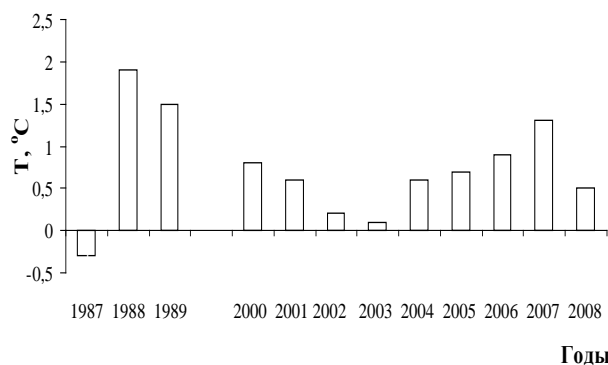


Рис. 8. Изменения среднелетних аномалий температуры приземного воздуха на Европейской территории России (по (Изменения климата..., 2008)).

Содержание Хл “а” в сестоне широко используется как основной критерий при оценке уровня трофии водоемов (Винберг, 1960; Бульон, 1993; Трифонова, 1993; Минеева, 2004). Трофическое состояние озера Неро по содержанию Хл “а” было оценено как переходное к гиперэвтрофии. Анализ

связей концентраций Хл “а” с некоторыми абиотическими показателями выявил сильные и статистически значимые корреляции в разные годы с содержанием в воде общего фосфора ($r = +0.63 - +0.94$) и с прозрачностью воды ($r = -0.87 - -0.94$). В отдельные годы отмечались положительные связи с температурой воды ($r = +0.44 - +0.53$), рН ($r = +0.63 - +0.66$) и содержанием кислорода ($r = +0.6$). На основе выявленных взаимосвязей была предложена регрессионная модель, позволяющая отслеживать степень обилия фитопланктона в течение года по легко определяемому показателю – прозрачности воды по диску Секки. Связь концентраций хлорофилла “а” (Хл “а”, мкг/л) и прозрачности воды (S , м) аппроксимировалась уравнением: $\text{Хл “а”} = 15.62 * S^{-1.77}$ ($r = 0.96$). Верификация модели показала, что доля необъясненной регрессионной моделью вариации в содержании Хл “а” не превышала 20 %.

Установлено наличие тесных прямых корреляций между содержанием Хл “а” и биомассой фитопланктона в конкретные годы ($r = 0.88 - 0.96$). Изменения концентраций хлорофилла хорошо отражали сезонную динамику и пространственное распределение обилия фитопланктона в озере Неро. На основе многолетних исследований (2000-2008 гг.) с учетом данных за 1987-1989 гг. было получено общее уравнение связи концентраций Хл “а” с биомассой фитопланктона. Между показателями в озере Неро отмечалась степенная зависимость, в логарифмической форме связь выражалась уравнением: $\lg \text{Хл “а”} = 0.96(\pm 0.03) + 0.64(\pm 0.04) \lg V_{\text{общ}}$ ($r = 0.84$). Удельное содержание Хл “а” в сырой биомассе фитопланктона за период 2000-2008 гг. в озере Неро значительно варьировало, изменяясь в пределах 0.05-3.97 %. Это указывает на то, что содержание Хл “а” более чувствительный показатель продукционных возможностей фитопланктона по сравнению с реализованной биомассой водорослей. Из всех рассмотренных в работе пигментных показателей (хлорофиллы “b” и “c”, индексы E_{480}/E_{664} , E_{430}/E_{664} , E_{450}/E_{480} , каротиноиды и феопигменты) тесные и значимые связи структурных характеристик фитопланктона были обнаружены только с индексом E_{450}/E_{480} . Коэффициент корреляции между индексом E_{450}/E_{480} и долей синезеленых водорослей от общей биомассы составил $r = -0.85$. Также была выявлена положительная корреляция с долей зеленых ($r = 0.44$) и диатомовых ($r = 0.73$) водорослей, с отношением биомасс зеленых и диатомовых водорослей к биомассе синезеленых водорослей ($r = 0.8$).

ГЛАВА 6. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЛИЯНИЯ ДОБАВОК БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ НА ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА НЕРО

Весенний фитопланктон. Первая серия экспериментов с отдельными добавками нитратного азота и фосфатного фосфора была проведена 15-18 мая 2007 года. Содержание в исходной пробе нитратного азота составляло менее 0.02 мг/л, минерального фосфора – 0.02 мг/л. Прозрачность воды в районе экспонирования проб достигала 0.8 метров, температура воды равнялась 14.4 °С. В составе фитопланктона преобладали диатомовые и синезеленые водоросли. Среди отдела *Bacillariophyta* лидирующие позиции занимали виды *Synedra acus* и *Aulacoseira ambigua*, у синезеленых водорослей основу биомассы слагала *Oscillatoria redekei*.

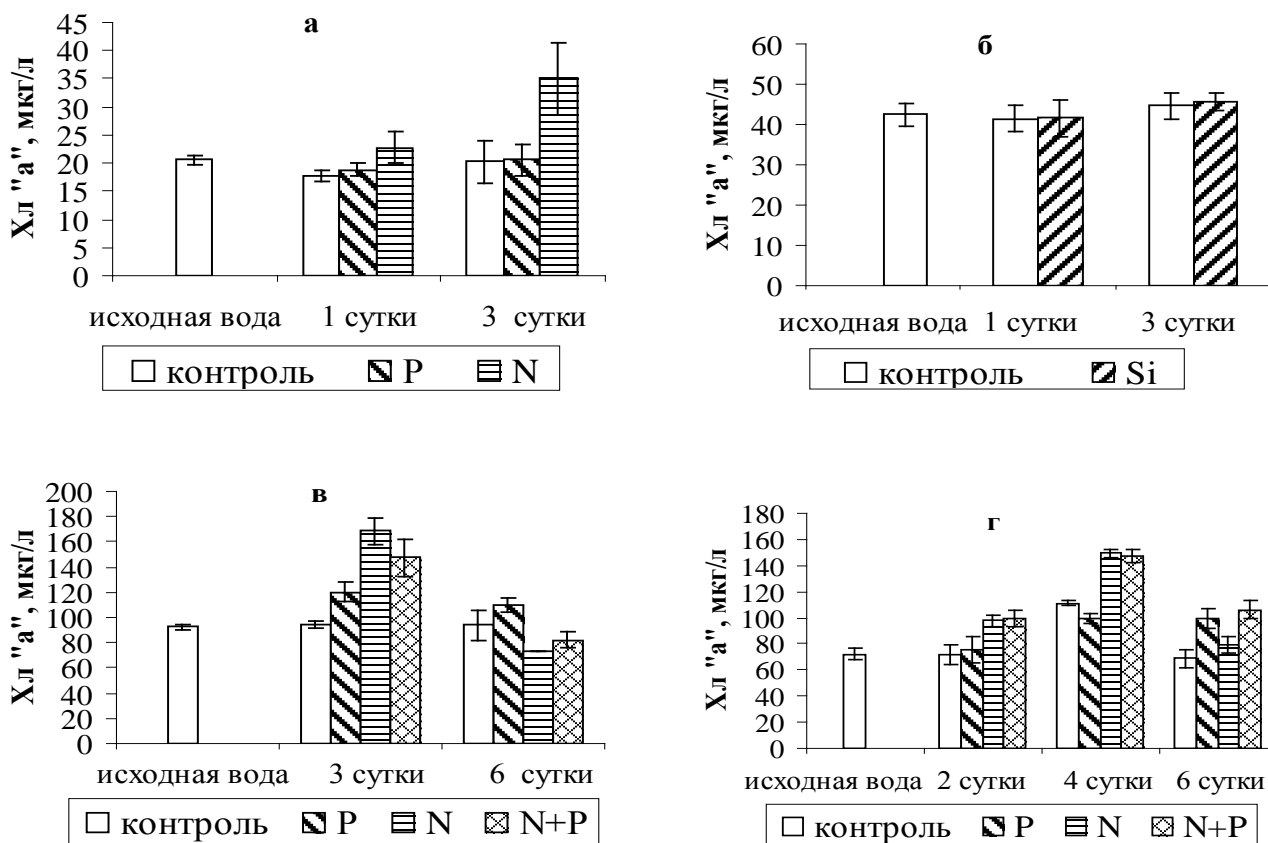


Рис. 9. Изменения концентраций хлорофилла “а”: а – в эксперименте с добавкой азота (N) и фосфора (P) (15-18.05.2007); б – в эксперименте с добавкой кремния (Si) (22-25.05.2008); в – в эксперименте с добавками азота (N) и фосфора (P) (7-13.08.2007); г – в эксперименте с добавками азота (N) и фосфора (P) (20-26.08.2008).

После суточной и 3-х суточной экспозиции отмечалось статистически значимое по сравнению с контрольной пробой возрастание концентраций хлорофилла “а” в варианте опыта с добавкой азота (рис. 9а). Отклик фитопланктона по содержанию Хл “а” на внесение минерального фосфора отсутствовал (рис. 9а). Наименьшие значения пигментного индекса E_{480}/E_{664} также были зафиксированы при внесении нитратного азота (1.01-1.1; контроль – 1.22-1.3), что, по-видимому, могло косвенно свидетельствовать об улучшении физиологического состояния клеток водорослей. Значения водородного показателя и содержание кислорода значимо не отличались в разных вариантах опыта. По окончании эксперимента комплекс доминантных видов в контроле и в сосудах с добавлением фосфора и азота не изменился. В присутствии дополнительной дозы азота после 3-х суточной экспозиции было зафиксировано максимальное увеличение биомасс диатомовых водорослей (на 82 % относительно контроля), видов *Synedra acus* (139 %) и *Aulacoseira ambigua* (123 %). Биомасса синезеленых и зеленых водорослей, а также вида *Oscillatoria redekei* в конце экспозиции значительно не отличалась в вариантах опыта с добавками фосфора и азота по сравнению с контролем.

Вторая серия экспериментов была поставлена 22-25 мая 2008 года с целью оценки отклика фитопланктона на добавку кремния. Содержание в исходной пробе нитратного азота составляло 0.06 мг/л, минерального фосфора

– 0.012 мг/л. Прозрачность воды в районе экспонирования проб была равна 0.6, температура воды составляла 14.3 °С. Состав фитопланктона слагали диатомовые и синезеленые водоросли. В комплекс доминантных видов входили *Synedra acus*, *Aulacoseira ambigua*, *Nitzschia acicularis* и *Oscillatoria redekei*. В течение экспозиции ни на 1-е, ни на 3-и сутки содержание хлорофилла “а” в опытном варианте не отличалось от контроля (рис. 9б). Добавка кремния не стимулировала изменения структуры фитопланктона, общая биомасса фитопланктона, биомасса диатомовых водорослей и видов *Synedra acus*, *Aulacoseira ambigua*, *Nitzschia acicularis* в варианте с добавкой кремния достоверно не изменилась относительно контроля.

Летний фитопланктон. Первая серия экспериментов с летним фитопланктоном озера Неро была проведена 7-13 августа 2007 года. В исходной воде концентрация нитратного азота составляла 0.045 мг/л, минерального фосфора – 0.008 мг/л. Прозрачность воды по диску Секки равнялась 0.3 метра, температура воды – 26 °С. В составе фитопланктона количественно преобладали синезеленые водоросли планктотрихетового типа: *Oscillatoria limnetica* и *Oscillatoria agardhii*. Среди диатомовых водорослей основную долю по биомассе составлял вид *Aulacoseira ambigua*. После 3-х суточной экспозиции наибольший статистически значимый положительный эффект на содержание хлорофилла “а” оказало внесение в исходную воду дополнительной дозы азота как отдельно, так и в комплексе с фосфором (рис. 9в). Увеличение содержания хлорофилла “а” в варианте опыта с добавлением фосфора относительно контроля оказалось статистически недоказанным. В емкостях с внесением азота отдельно и в сочетании с фосфором были отмечены наименьшие значения индекса E_{480}/E_{664} (1.3-1.5; контроль – 1.8 ± 0.03), увеличение концентраций кислорода (11.1-11.4 мг/л; контроль – 9.35 ± 0.05 мг/л) и показателя рН (9.4-9.7; контроль – 9.26 ± 0.02). После 6-ти суток экспозиции содержание хлорофилла “а” снизилось в емкостях с добавками азота отдельно и в сочетании с фосфором (рис. 9в). Обогащение воды биогенными элементами не вызывало изменений состава преобладающих в фитопланктоне видов. Отклик водорослей по общей биомассе на дополнительное введение биогенных элементов был менее отчетливым по сравнению с концентрацией хлорофилла “а”. Статистически различия опытных вариантов от контроля по общей биомассе фитопланктона оказались недоказанными. Обогащение фосфором статистически достоверно интенсифицировало рост диатомовых водорослей и вида *Aulacoseira ambigua*. Совместная добавка азота и фосфора оказала значимый стимулирующий эффект на биомассу вида *Aulacoseira ambigua* и на обилие зеленых хлорококковых водорослей.

Вторая серия экспериментов с летним фитопланктоном озера Неро была проведена 20-26 августа 2008 года. Содержание в исходной воде нитратного азота достигало 0.15 мг/л, концентрация минерального фосфора составляла 0.02 мг/л. Прозрачность воды в районе экспонирования проб не превышала 0.38 метров, температура воды равнялась 22.1 °С. Более 90 % от общей биомассы слагали синезеленые водоросли, в руководящий комплекс видов входили *Oscillatoria redekei*, *Oscillatoria limnetica* и *Oscillatoria agardhii*. В качестве субдоминанта выступал *Aphanizomenon gracile*. После 2-х и 4-х суток

экспозиции наблюдался статистически значимый рост концентраций хлорофилла “а” при внесении в исходную воду нитратного азота отдельно и в комплексе с фосфором (рис. 9г), снижение значений индекса E_{480}/E_{664} (0.99-1.22; контроль – 1.15-1.4) и повышение величин рН (8.6-8.96; контроль – 8.54-8.56). Отмечалось, как и в эксперименте 2007 года, запаздывание роста биомассы фитопланктона в ответ на введение фосфора и азота по сравнению с концентрациями хлорофилла “а”. После 2-х суточной экспозиции достоверный прирост общей биомассы фитопланктона, биомассы синезеленых водорослей и видов р. *Oscillatoria* произошел только в емкостях с совместным обогащением исходной воды азотом и фосфором (N+P). Только после 4-х суток экспозиции эти 3 показателя статистически значимо возросли относительно контроля и в варианте опыта с добавкой азота. Обилие разных видов планктонных водорослей озера Неро одновременно лимитировалось разными биогенными элементами. В отличие от видов р. *Oscillatoria*, увеличение биомассы *Aphanizomenon gracile* произошло при внесении в экспериментальные сосуды фосфора (1.63-2.38 мг/л; контроль – 0.6-1.27 мг/л). После 6-ти суточной экспозиции концентрации хлорофилла “а” в емкостях с добавкой азота отдельно и в сочетании с фосфором снизились, однако, по-прежнему, статистически достоверно были выше относительно контрольного варианта (рис. 9г). Наряду с этим было зафиксировано достоверное возрастание количества пигмента в варианте опыта с добавкой фосфора (рис. 9г). Это было обусловлено значительным приростом биомассы вида *Aphanizomenon gracile* (6.35 ± 0.15 мг/л; контроль – 3.0 ± 0.7 мг/л). Наибольший значимый отклик общей биомассы фитопланктона, биомассы синезеленых водорослей и видов р. *Oscillatoria* на 6-ые сутки экспозиции, по-прежнему, отмечался на внесение азота, как отдельно, так и совместно с фосфором.

Таким образом, в озере Неро количество хлорофилла “а” и обилие видов рода *Oscillatoria* зависели от обогащения среды не фосфором, а азотом. Увеличение биогенной и, особенно, азотной нагрузки на озеро Неро, несмотря на высокоэвтрофный статус, может привести к значительному возрастанию интенсивности первичного продуцирования органического вещества и к увеличению биомассы фитопланктона и видов рода *Oscillatoria*. Результаты собственных экспериментов и проведенный в диссертации обзор литературы позволили установить определяющую роль среди биогенных элементов азота в лимитировании обилия фитопланктона в озерах планктотрихетового типа.

ВЫВОДЫ

1. Сводный список видового состава фитопланктона озера Неро составляет 811 видов, разновидностей и форм водорослей. Впервые отмечен для озера 151 таксон рангом ниже рода. Наиболее флористически богатыми отделами являются зеленые, диатомовые, синезеленые и эвгленовые водоросли.

2. Космополитный характер планктонной альгофлоры, высокие значения фитопланктонных индексов, относительно большой вклад случайно-планктонных форм водорослей, значительная доля алкалифилов и индикаторов повышенной сапробности характеризуют озеро Неро как высокоэвтрофный, мелководный, олигощелочной водоем, обогащенный органическим веществом.

Обильное развитие массовых видов S_1 -типа приурочено к условиям низкой подводной освещенности ($S/H < 0.3$), повышенных концентраций общего фосфора ($> 0.05-0.06$ мг/л) и азота (1-3 мг/л), высоких отношений N/P и значений pH ($> 8-9$). Планктотрихетовый комплекс видов устойчив к низкой температуре среды и к выеданию зоопланктоном.

3. Сезонные изменения численности и биомассы фитопланктона озера Неро характеризовались летне-осенним максимумом. В отдельные годы пики обилия отмечались подо льдом и весной. Численность фитопланктона изменялась от 0.3 млн. кл./л до 2.7 млрд. кл./л, биомасса – от 0.035 мг/л до 99 мг/л. Сезонная сукцессия фитопланктона однотипна для всех лет наблюдений: подо льдом преимущественное развитие фитофлагеллят и водорослей рода *Oscillatoria*; весной преобладание диатомей по биомассе и видов S_1 -типа по численности; летом и осенью доминирование видов S_1 -типа и кратковременные вспышки обилия *Aphanizomenon gracile*. Неоднородность пространственного распределения обилия, структуры фитопланктона и ряда физико-химических показателей по акватории озера Неро статистически обоснована влиянием высшей водной растительности.

4. Фитопланктон озера Неро изменился по соотношению обилия основных отделов водорослей с зелено-синезелено-диатомового в начале 1960-х гг. через синезелено-диатомово-зеленый в конце 1980-х гг. и в начале 2000-х гг. к синезелено-диатомовому в период 2004-2008 годов. Изменение структуры фитопланктона озера Неро к монодоминированию видов S_1 -типа произошло скачкообразно в 2003-2005 годах. Ведущими причинами, определившими многолетнюю сукцессию фитопланктона озера Неро, являются изменение гидрологического режима водоема, повышение концентраций биогенных элементов и снижение прозрачности воды за счет массового развития водорослей S_1 -типа.

5. Содержание хлорофилла “а” в планктоне озера в период 2004-2008 г.г. изменялось от 1.26 до 188.2 мкг/л. Выявлены тесные прямые связи между концентрациями хлорофилла “а” и биомассой фитопланктона в озере Неро. Обнаружены значимые корреляции между структурными характеристиками фитопланктона и пигментным индексом E_{450}/E_{480} . Возрастание количества хлорофилла “а” в sestоне озера Неро в 2005-2008 годах сопряжено с уменьшением прозрачности воды, с повышением её температуры и с ростом концентраций нитратного азота и минерального фосфора. Трофическое состояние озера Неро по содержанию хлорофилла “а” является переходным к гиперэвтрофии.

6. Экспериментальное внесение азота в озерную воду приводит к возрастанию концентраций хлорофилла “а” и биомассы видов рода *Oscillatoria*. Фосфор является отдельно или в сочетании с азотом фактором, определяющим рост биомассы некоторых видов (*Aulacoseira ambigua*, *Aphanizomenon gracile*) и групп фитопланктона (зеленые хлорококковые и диатомовые водоросли) в озере Неро. Влияние кремния на весенний фитопланктон озера Неро в эксперименте статистически не подтверждено.

7. Планктотрихетовые озера представляют собой мелководные, полимиктические, низкопрозрачные, высокопродуктивные водоемы с высоким отношением N/P. Отличительными чертами сезонной сукцессии фитопланктона

в озерах планктотрихетового типа являются круглогодичная вегетация видов рода *Oscillatoria*, с частым массовым развитием подо льдом и весеннее преобладание диатомей родов *Synedra*, *Stephanodiscus* и *Aulacoseira* Thw. Зафиксированное изменение структуры и сезонной сукцессии фитопланктона озера Неро к “планктотрихетовому” типу состояло в вытеснении видов рр. *Microcystis*, *Anabaena*, *Aphanizomenon* и зеленых хлорококковых водорослей видами планктотрихетового комплекса, а также в появлении на доминирующих позициях, наряду с центрическими, пеннатных диатомей. Отмеченный характер изменений является общей закономерностью скачкообразного перехода к доминированию планктотрихетового фитопланктона в других водоемах.

СПИСОК РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Структура фитопланктона высокоэвтрофного озера Неро // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. 2008. № 4. С. 187-190.

2. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Анализ связей пигментных и структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология. 2008. № 2. С. 153-168.

Другие научные работы:

3. Сигарева Л.Е., Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Растительные пигменты в водной толще // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 118-130.

4. Бабаназарова О.В., Ляшенко О.А., Лазарева В.И., Сигарёва Л.Е., Зубишина А.А., Холт Д., Сиделев С.И., Смирнова С.М., Калинина О.Е. Результаты мониторинга планктонного сообщества озера Неро // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Мат. Всерос. науч.-практ. конф.. Ярославль, 2004. С. 88-98.

5. Sidelev S.I., Zubishina A.A., Sigareva L.E. The chlorophyll «a» content in seston of Lake Nero as indicator of conditions phytoplankton development // SIL-XXIX Congress: Abstracts International scientific conference. Lahti, 2004. P. 81.

6. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Зависимость сезонной динамики хлорофилла “а” от некоторых факторов водной среды в северной части озера Неро // Современные проблемы биологии, экологии, химии. Ярославль: ЯрГУ, 2005. С. 137-142.

7. Сиделев С.И. Мониторинг состояния высокоэвтрофного озера Неро по пигментным характеристикам фитопланктона // Рациональное природопользование: Мат. Всерос. конф. аспирантов и студентов. Ярославль, 2005. С. 183-188.

8. Sidelev S.I. Seasonal dynamics pigments of the phytoplankton and relationships chlorophyll “a” with environmental factors in the lake Nero // Aquatic ecology at the dawn of XXI century: Abstracts International scientific conference. St-Petersburg, 2005. P. 88.

9. Сиделев С.И. Изучение взаимосвязи абиотических параметров среды и показателей обилия фитопланктона в озере Неро для определения направлений по его оздоровлению // Рациональное природопользование: Мат. Всерос. конф. аспирантов и студентов. Ярославль, 2006. С. 295-299.

10. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Корреляционные взаимосвязи показателей обилия фитопланктона в озере Неро с факторами водной среды // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Мат. Всерос. науч.-практ. конф.. Ярославль, 2006. С. 226-231.

11. Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Зубишина А.А., Калинина О.Е. Подлёдный фитопланктон гиперевтрофного мелководного озера Неро как индикатор его состояния // Биоиндикация в мониторинге пресноводных систем: Тез. докл. Междунар. конф.. Санкт-Петербург, 2006. С. 13.

12. Babanazarova O.V., Sidelev S.I., Shisheleva S.V. Characterization of the development of cyanobacteria functional group (Planktotrichetum) in the highly eutrophic Lake Nero // Symposium for European freshwater sciences: Abstracts International scientific conference. Palermo, 2007. P. 39.

13. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Содержание пигментов сестона как показатель структурных характеристик фитопланктона высокоэвтрофного озера // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Мат. Всерос. науч.-практ. конф.. Ярославль, 2007. С. 45-57.

14. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Влияние биогенных элементов на показатели развития фитопланктона в высокоэвтрофном озере // Биология внутренних вод: Мат. Междунар. конф. Борок, 2007. С. 197-205.

15. Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Зубишина А.А., Гусева О.А., Шишелева С.В. Характеристика развития фитопланктона планктотрихетового типа высокоэвтрофного озера Неро // Озёрные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат. Междунар. науч. конф.. Минск-Нарочь, 2007. С. 121-122.

16. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Влияние биогенных элементов на показатели развития фитопланктона в высокоэвтрофном озере // Биология внутренних вод: Тез. докл. Междунар. конф.. Борок, 2007. С. 56.

17. Бабаназарова О.В., Орлов В.Ю., Прохорова И.М., Ковалева М.И., Сиделев С.И., Рассохина Е.Г., Зубишина А.А., Гусева О.А. Развитие токсичного комплекса синезеленых водорослей планктотрихетового типа в высокоэвтрофном озере Неро // Актуальные проблемы экологии Ярославской области: Мат. 4-ой науч.-практ. конф.. Ярославль, 2008. С. 111-115.

18. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В., Рычкова Е.Н. Многолетние изменения концентраций хлорофилла "а" в мелководном высокоэвтрофном озере // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием. Вологда, 2008. С. 102-105.

19. Бабаназарова О.В., Сиделев С.И., Зубишина А.А., Рахмангулов Р.А., Юркина А.С. О необходимости отслеживания структуры фитопланктона при цветении водоемов // Водные экосистемы: трофические уровни и проблемы поддержания биоразнообразия: Мат. Всерос. конф. с междунар. участием. Вологда, 2008. С. 15.

20. Сиделев С.И., Бабаназарова О.В. Экология и сукцессия фитопланктона мелководных высокоэвтрофных озер планктотрихетового типа // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге: Мат. II Всерос. конф. Сыктывкар, 009. С. 131-133.

21. Бабаназарова О.В., Кармайер Р., Сиделев С.И., Зубишина А.А., Рахмангулов Р.А., Александрова Е.М. Анализ токсичности фитопланктона гипертрофного озера Неро // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге: Мат. II Всерос. конф. Сыктывкар, 2009. С. 327-329.

Подписано в печать 18.08.10. Формат 60x84/16.
Бумага оф. Отпечатано на ризографе.
Тираж 100 экз. Заказ 30/10.
Отдел оперативной полиграфии ЯрГУ
150000, Ярославль, ул. Советская ,14