

На правах рукописи

Гусев Евгений Сергеевич

**ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И  
ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА  
СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕР КАРСТОВОГО  
ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ  
(ВЛАДИМИРСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

03.00.18 –гидробиология

Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Борок – 2007

Работа выполнена в Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

**Научный руководитель:**

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник  
Корнева Людмила Генриховна

**Официальные оппоненты:**

доктор биологических наук, профессор Охупкин Александр Геннадьевич  
кандидат биологических наук, доцент Бабаназарова Ольга Владимировна

**Ведущая организация:**

Институт озероведения РАН

Защита состоится 9 февраля 2007 г. в 14<sup>00</sup> часов на заседании диссертационного совета К 002.036.01 при Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу:  
152742 п. Борок Некоузского р-на Ярославской области,  
тел/факс (48547)24042

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

Автореферат разослан 23 декабря 2006 г.

Ученый секретарь диссертационного совета



к.б.н. Л.Г. Корнева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ.

**Актуальность исследования.** К настоящему времени накоплено огромное количество фактов о структурно-функциональной организации водных экосистем, что позволило сделать ряд важных обобщений и количественно оценить потоки вещества и энергии (Алимов, 2006). Вместе с тем, сравнительный подход, при котором изучаются и сопоставляются озера разного типологического статуса, до сих пор актуален, так как он позволяет дополнить и уточнить обнаруженные закономерности и внести коррективы в построенные модели. В этом отношении карстовые озера представляют особый интерес как своеобразные, но малоизученные водные экосистемы. При проведении комплексных исследований на водоемах подобного типа, расположенных в Испании (Camacho et al., 2003), Литве (Kalytyte et al., 2002) и России (Среднее Поволжье) (Палагушкина, 2004; Уникальные экосистемы..., 2001) установлен ряд специфических особенностей гидрологического и гидрохимического режима, оказывавших прямое влияние на их обитателей. Прежде всего, оно проявлялось на уровне первичных продуцентов, изменение характеристик которых отражалось на всех последующих звеньях трофической сети. Основным компонентом водных экосистем, осуществляющим синтез органических веществ, является фитопланктон. Предыдущие исследования планктонных водорослей карстовых озер проводились преимущественно на высокоминерализованных водоемах с сульфатным классом воды, в то время как низкоминерализованные озера практически не изучены в этом отношении. Для восполнения этого пробела в 2002-2004 г. были организованы комплексные гидробиологические исследования небольших лесных озер средней полосы России (Корнева и др., 2004).

**Цели и задачи исследования.** Цель настоящей работы – выявить особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения (на примере водоемов Владимирской области) и определить факторы, влияющие на развитие планктонных водорослей.

Задачи:

1. выявить таксономический состав водорослей планктона;
2. изучить сезонную динамику численности, биомассы, структуры сообществ и пигментов фитопланктона;
3. установить особенности вертикального распределения доминирующих таксонов, биомассы и пигментов планктонных водорослей;
4. оценить интенсивность продукционных процессов, соотношение продукции и деструкции в фотическом слое и удельную активность водорослей;
5. установить трофический статус озер;
6. выявить зависимости структурно-функциональных показателей фитопланктона от факторов среды.

**Научная новизна.** Впервые проведены комплексные исследования фитопланктона карстовых озер Владимирской области (Центральная Россия). Изучен видовой состав фитопланктона и факторы, определяющие разнообразие сообществ планктонных водорослей. Прослежена сезонная динамика и вертикальное распределение различных таксономических групп, биомассы, численности, пигментов и интенсивности фотосинтеза фитопланктона. Установлены особенности структурно-функциональной организации планктонных альгоценозов слабоминерализованных

карстовых озер. Выявлены связи основных структурных и продукционных характеристик фитопланктона. Дана оценка степени влияния на них различных абиотических факторов. Полученные результаты существенно расширяют представления о составе планктонных сообществ и их продукционных характеристиках в водоемах разного типа и вносят вклад в дальнейшее развитие теории структуры и функционирования водных экосистем.

**Практическое значение.** Полученные данные могут быть использованы в системе экологического мониторинга водных объектов, для оценки качества их вод и биологической продуктивности, а также для разработки водоохраных мероприятий и методов рационального использования водных ресурсов. Результаты работы применялись для оценки экологического состояния карстовых озер Центральной России при выполнении проекта РФФИ (грант № 03-04-49334, 2003-2005 гг.), каталогизации флор озер по заданию ФЦП «Интеграция» (проект Э0010, 2002 г.), оценки биоразнообразия экосистем изученных озер – местообитаний реликтовых водных растений по заданию Департамента природопользования и охраны окружающей среды администрации Владимирской области в 2004 г. Полученные данные могут быть также включены в учебные курсы по различным специальностям, кадастры водных ресурсов и региональные каталоги водорослей.

**Основные положения, выносимые на защиту.**

– изменения структурных и функциональных характеристик фитопланктона в слабоминерализованных карстовых озерах определяются, в основном, уровнем трофии и рН воды;

– в стратифицированных озерах, характеризующихся высокой цветностью и низким рН воды в планктонных альгоценозах преобладают фитофлагелляты;

– в мезотрофных слабозакисленных озерах сезонное чередование пиков биомассы и состава доминирующих комплексов фитопланктона отличаются значительной нестабильностью.

**Апробация работы и публикации.** Материалы диссертации были представлены на международных научных конференциях и школах «Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды» (Минск – Нарочь, 2003), «Биотехнология - охране окружающей среды» и «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов» (Москва, 2004), «Актуальные проблемы современной альгологии» (Харьков, 2005), «Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей» (Борок, 2005), «Водная экология на заре XXI века» (Санкт-Петербург, 2005); всероссийских конференциях «Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты» (Екатеринбург, 2004), «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов» (Ярославль, 2004). По теме диссертации опубликовано 10 работ.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 165 печатных страницах, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и 3 приложений, содержит 36 рисунков и 16 таблиц. Список литературы содержит 192 источника, в том числе 110 на иностранных языках.

## ГЛАВА 1. КРАТКИЙ ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ И ХАРАКТЕРИСТИКА ОЗЕР.

Исследования проводились на 7 озерах карстового происхождения, расположенных в Вязниковском районе Владимирской области: Юхор, Кщара, Санхар, Большое Поридово (далее Поридово), Светленькое, Большие и Малые Гаравы. Водоемы находятся в пределах Балахнинской низменности в районе левобережья р. Клязьмы. Изучаемая территория входит в состав Клязьминско-Лухского комплексного заказника регионального значения, а оз. Кщара, Санхар, Б. и М. Гаравы, Юхор – памятники природы регионального значения. Озера относятся к категории малых, мягководных и слабоминерализованных (табл. 1). Водоемы, в основном, бессточны, за исключением оз. Кщара и Юхор. Озера димиктические, с мая по октябрь в их глубоководных участках устанавливалась термическая и кислородная стратификация. Значительная вертикальная неоднородность наблюдалась и в распределении биогенных элементов (соединений азота и фосфора), наибольшие концентрации которых обнаруживались в мета- или гипоплимнионе. По величинам цветности воды оз. Поридово характеризуется как полигумозный водоем, оз. Б. Гаравы – мезогумозный, остальные – олигогумозные. По величине рН выделяются нейтральные оз. Кщара, Санхар, Юхор и слабозакисленные оз. Поридово, Светленькое, Б. и М. Гаравы.

Таблица 1.1. Гидрохимические и морфометрические показатели изученных озер в 2003-2004 гг. (ПО и БО – перманганатная и бихроматная окисляемость соответственно; прочерк – отсутствие данных).

Показатели	Озера													
	Кщара		Санхар		Юхор		Поридово		Светлень- кое		Б. Гаравы		М. Гаравы	
	Годы наблюдений													
	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004	2003	2004
Площадь, км <sup>2</sup>	1.32		1.19		0.33		0.15		0.02		0.28		0.15	
Макс. глубина, м	14		22		13		4.5		15		12		25	
Цветность, град.	35	33	34	30	28	18	324	294	13	14	64	70	31	29
рН	7.89	7.58	7.62	7.62	8.59	9.02	6.49	6.42	6.18	6.53	5.67	5.57	6.11	5.46
Общий фосфор, мг/л	0.024	0.039	0.027	0.024	0.230	0.288	0.075	0.034	0.019	0.016	0.009	0.02	0.022	0.016
Общий азот, мг/л	0.51	0.55	0.62	0.61	1.48	1.51	1.42	1.29	0.54	0.41	0.18	0.45	0.32	0.34
Гидрокарбонаты, мг/л	73.64	64.62	71.89	56.99	74.68	88.6	32.03	20.02	25.42	10.62	25.93	11.10	15.76	6.59
Кальций, мг/л	16.23	18.17	13.86	14.74	33.19	31.60	7.18	5.83	1.93	2.23	2.0	4.98	2.18	2.59
Магний, мг/л	3.33	2.66	2.10	2.29	3.37	2.92	4.30	0.94	0.80	0.45	1.24	0.64	0.99	0.41
Железо общее, мг/л	0.33	0.30	0.17	0.28	0.06	0.16	1.67	1.82	0.02	0.21	0.19	0.37	0.04	0.12
Сульфаты, мг/л	3.73	3.8	3.01	4.08	22.34	19.96	2.12	0.75	2.72	2.30	3.03	3.45	3.07	3.14
Хлориды, мг/л	0	1.15	1.76	2.85	2.63	1.10	1.46	1.84	0	1.01	0	0.96	0	0.85
Сумма ионов, мг/л	-	92.3	-	84.9	-	145.8	-	30.5	-	17.8	-	22.5	-	14.7
ПО, мгО/л	7.2	7.7	7.8	10.6	5.9	10.3	51.2	46.1	4.6	4.4	10.6	13.7	6.4	8.3
БО, мгО/л	19.9	18.8	17.2	24.3	10.8	24.3	79.0	67.7	8.6	9.0	20.7	23.0	18.5	15.6
БПК <sub>5</sub> , мгО <sub>2</sub> /л	2.5	2.1	2.7	2.5	5.2	5.8	4.8	2.0	1.8	1.1	1.9	1.1	1.8	0.9

По средним концентрациям общего азота и общего фосфора оз. Юхор можно характеризовать как водоем гипертрофного типа, оз. Поридово – как эвтрофный водоем, а остальные озера – мезотрофные (Nürnberg, 1996). Кластеризация озер, проведенная по ионному составу и содержанию биогенных элементов, показала, что образуется две группы водоемов. Первую составляют оз. Поридово, Светленькое, Б. и М. Гаравы с суммой ионов менее 31 мг/л, очень низким содержанием кальция и магния и рН ниже 7. Во вторую входят нейтральные оз. Кщара, Санхар и Юхор, в которых перечисленные показатели в несколько раз выше. В каждой из двух групп эвтрофные и мезотрофные озера образовали отдельные подгруппы.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.

В основу работы положены результаты обработки 447 количественных проб фитопланктона, 250 проб фотосинтетических пигментов, собранных с 2002 по 2004 гг., а также 30 опытов по определению интенсивности фотосинтеза, выполненных *in situ*. Исследования проводились на реперных станциях, расположенных на глубоководных участках озер. Отбор проб для количественного учета фитопланктона и его пигментов осуществляли батометром Рутгнера объемом 2 л. В 2002 и 2004 гг. с мая по октябрь ежемесячно, а в 2003 г. с мая по ноябрь через каждые две недели собирали интегральные пробы фитопланктона, полученные путем смешивания в равных количествах воды с каждого метрового горизонта от поверхности до дна. Дополнительно в 2003 г. (в июне, июле и сентябре) и в 2004 г. (с мая по сентябрь ежемесячно) изучали вертикальное распределение планктонных водорослей на 5-8 горизонтах. Содержание пигментов в 2003 г. исследовали в июне, июле и сентябре в фотическом слое (утроенная прозрачность по диску Секки), который в большинстве случаев охватывал эпи- и металимнион. Для анализа вертикального распределения пигментов в 2004 г. один раз в месяц с мая по сентябрь определяли их концентрацию в эпи-, мета- и гипolimнионе озер (интегральные пробы для соответствующих слоев), за исключением мелководного оз. Поридово. Оценка первичной продукции осуществлялась в 2004 г. с мая по сентябрь ежемесячно.

Концентрацию фитопланктона осуществляли методом прямой фильтрации воды под давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 3-5 мкм и 1.2 мкм. Пробы сгущали до объема 5 мл и консервировали уксусным йодно-формалиновым фиксатором. Биомассу фитопланктона определяли стандартным счетно-объемным методом (Методика..., 1975). При анализе данных использовались индексы разнообразия Шеннона (H), доминирования Симпсона (S), выравненности Пиелу (E), рассчитанные по биомассе, а для оценки флористического различия использовали коэффициенты, вычисленные как дополнение к индексу Чекановского-Сёренсена ( $C_{cs}$ ) (Песенко, 1982). На основе этого индекса проводили кластерный анализ по полному списку водорослей, данные группировались методом объединения невзвешенное попарное среднее. Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых превышала или была равна 10% от суммарных величин. Для определения пигментов фитопланктон концентрировали на мембранных фильтрах с диаметром пор 5 мкм с предварительно нанесенной подложкой из стеклянного порошка и мела. Фильтры высушивали в темноте и хранили в герметичном контейнере при температуре 4-7 °С. Пигменты определяли спектрофотометрически в смешанном 90% ацетоновом экстракте (SCOR-UNESCO, 1966; Lorenzen, Jeffrey, 1980). Концентрации хлорофиллов,

каротиноидов и феопигментов рассчитывали по соответствующим формулам (Jeffrey, Humphrey, 1975; Lorenzen, 1967; Parsons, Strickland, 1963). Содержание бактериохлорофилла  $d$  определяли по формуле, предложенной в работе (Overmann, Tilzer, 1989). Интенсивность фотосинтеза определяли скляночным методом в кислородной модификации (Методика..., 1975) во всех озерах, за исключением оз. М. Гаравы. Склянки объемом 150-200 мл (2 светлые и 2 темные) экспонировались в течение суток на 3-4 горизонтах в толще воды: в поверхностном слое и глубинах, соответствующих 0.5, 1 и 2 прозрачностям по диску Секки. Содержание кислорода определяли методом Винклера. Для перехода к углеродным единицам использовали коэффициент 0.3. Суточная продукция и деструкция под квадратным метром ( $\Sigma A$  и  $\Sigma R$ ) рассчитывались интегрированием кривых фотосинтеза. Продукцию и деструкцию за вегетационный сезон ( $\Sigma \Sigma A$ ,  $\Sigma \Sigma R$ ) также определяли численным интегрированием кривой сезонного хода  $\Sigma A$  с 1 мая по 20 ноября (204 дня), при этом в конце вегетационного сезона продукцию приравнивали к нулю (Пырина, Сметанин, 1993). Отношение  $\Sigma A / \Sigma R$  рассчитывалось для трофогенного слоя, в большинстве случаев ограниченного эпилимнионом. P/V коэффициенты вычислялись для слоя максимального фотосинтеза. Для их расчета дыхание фитопланктона принималось равным 20%, а содержание углерода в сырой биомассе приравнивалось к 10%.

В работе обсуждаются только значимые ( $p < 0.05$ ) корреляции. Для их расчета данные логарифмировались, за некоторыми исключениями. Статистическую обработку данных осуществляли в программах Table Curve 2D и Statistica. Основные гидрохимические анализы в 2003 г. проводились из поверхностных слоев воды Владимирским филиалом ФГУ «СИАК» по ЦР, а определения общего азота и фосфора выполнены Михайловой В.М. (ИБВВ РАН). В 2004 г. химический состав воды изучался в пробах, отобранных из эпи-, мета- и гипolimниальных горизонтов, сотрудниками лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН (Бикбулатовой Е.М., Степановой И.Э., Румянцевой О.А., Куликовой А.П., Цельмович О.Л.). В 2006 г. данные по содержанию кремния в воде предоставлены Лобусом Н.В., Гапеевой М.В. Автор выражает глубокую признательность коллегам за возможность использования этих материалов при написании работы, а Вахромееву И.В., Горбунову М.Ю., Гусакову В.А., Гусеву С.А., Гусевой И.А., Давыдовой С.Н., Добрынину А.Э., Жгаревой Н.Н., Законнову В.В., Зайкиной Т.П., Крылову А.В., Кузьмину В.В., Линькову А.А., Лобусу Н.В., Минеевой Н.М., Перовой С.Н., Пыриной И.Л., Романенко А.В., Сигаревой Л.Ю. за научные консультации и помощь в проведении исследований. Также автор выражает искреннюю благодарность своему научному руководителю Корневой Л.Г. за неоценимую помощь при написании диссертации и в организации исследований.

Работа выполнена при поддержке ФЦП «Интеграция» (проект Э0010 «Гидробиологические и гидрохимические исследования карстовых озер Владимирской области»), РФФИ (грант № 03-04-49334 «Структурно-функциональная организация экосистем карстовых озер Центральной России») и Департамента природопользования и охраны окружающей среды администрации Владимирской области.

## ГЛАВА 3. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ И РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА.

### 3.1. Флористический состав.

Всего за период исследования в фитопланктоне озер обнаружено 354 таксона водорослей рангом ниже рода из 9 отделов, 25 порядков и 117 родов (табл. 3.1). Из них 75 было идентифицировано только до рода, а 38 составляли внутривидовые таксоны (разновидности и формы). Наибольшим видовым богатством отличался отдел Chlorophyta – 168 таксонов. Флористическая насыщенность остальных отделов водорослей была значительно ниже: Cyanophyta – 46 внутривидовых таксонов, Bacillariophyta – 45, Euglenophyta – 34, Chrysophyta – 21, Cryptophyta – 16, Dinophyta – 12, Xanthophyta – 10, Raphidophyta - 2. Среди озер наибольшим богатством альгофлоры отличался планктон оз. Санхар (188 таксонов рангом ниже рода). В оз. Кщара, Поридово, Светленькое оно было значительно ниже (118-125), в оз. Юхор – 108, а в оз. Б. и М. Гаравы отмечено всего 87 и 81 таксонов соответственно (табл. 3.1). Наибольшее число внутривидовых таксонов синезеленых водорослей обнаружено в мезотрофных нейтральных оз. Кщара и Санхар, наименьшее – в мезотрофных закисленных оз. Б. и М. Гаравы. Максимальное число золотистых водорослей (Chrysophyta) также выявлено в первых двух водоемах, минимальное их количество зафиксировано в эвтрофном оз. Юхор. Общее число видов и разновидностей диатомовых в озерах изменялось от 13 до 25, а криптофитовых (Cryptophyta) и динофитовых (Dinophyta) варьировало незначительно (от 7 до 10 и от 5 до 9 соответственно). По видовому богатству зеленых и эвгленовых водорослей отчетливо выделялось оз. Санхар, а в оз. Б. и М. Гаравы оно значительно снижалось.

Таблица 3.1. Число таксонов рангом ниже рода из различных отделов водорослей, обнаруженных в озерах в 2002-2004 гг.

Отделы водорослей	Озера						
	Кщара	Санхар	Юхор	Поридово	Светлень- кое	Б. Гаравы	М. Гаравы
Cyanophyta	24	26	17	13	14	9	9
Chrysophyta	13	16	2	7	10	8	9
Bacillariophyta	17	24	25	18	22	19	13
Xanthophyta	1	0	0	5	4	2	2
Cryptophyta	10	10	7	9	8	8	8
Raphidophyta	1	2	2	2	2	2	2
Dinophyta	7	9	5	5	5	6	5
Euglenophyta	8	26	5	13	4	2	1
Chlorophyta	44	75	45	46	54	31	32
<b>ВСЕГО:</b>	<b>125</b>	<b>188</b>	<b>108</b>	<b>118</b>	<b>123</b>	<b>87</b>	<b>81</b>



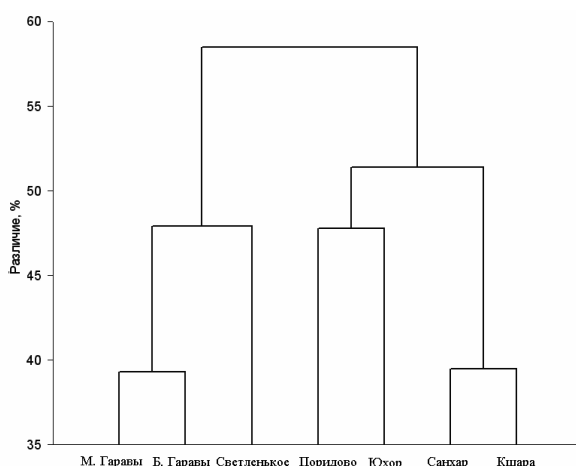


Рис. 3.1. Дендрограмма различия озер по флористическому составу планктона.

Кластеризация озер по полному списку водорослей на основании индекса Чекановского-Серенсена (рис. 3.1) показала, что все водоемы разделились на три группы. В первую входили слабозакисленные оз. Б. и М. Гаравы, различия между которыми составляли 39%, и оз. Светленькое, отличавшееся от них на 48%. Вторая группа включала мезотрофные нейтральные оз. Кщара и Санхар с уровнем различия 39%. Третья группа состояла из эвтрофных озер – слабозакисленного полигузмозного оз. Поридово и нейтрального Юхор, несходство альгофлор которых было равно 48%. Различия между второй и третьей группами составило 51%, а первая отличалась от них на 58%. Из чего можно предположить, что основными факторами, определяющими своеобразие альгофлор планктона озер, являются уровень их трофии и рН воды.

### 3.2. Разнообразие сообществ водорослей.

Наибольшее число видов в пробе (ЧВП) было характерно для оз. Санхар: в среднем за три года 34. Далее следовали оз. Кщара и Юхор – 27 и 25 таксонов соответственно. В слабозакисленных озерах ЧВП снижалось: в Поридово и Светленькое в среднем отмечались 22 и 21 вид соответственно, а в Б. и М. Гаравы – 17 в каждом. По данным 2003 и 2004 гг. наблюдались прямые зависимости ЧВП от рН воды. В 2003 г. коэффициент корреляции между этими показателями составил 0.56 ( $n = 21$ ), а в 2004 г. он равнялся 0.71 ( $n = 35$ ). В среднем за три года, самое высокое значение индекса разнообразия Шеннона (H) наблюдалось в оз. Санхар (2.8), далее следовали оз. Кщара и Светленькое (2.4) и Юхор (2.2). Наименьшими величинами H отличались оз. Поридово (2.0), Б. и М. Гаравы (1.9). Анализ статистической связи показателей разнообразия с различными абиотическими параметрами среды показал, что значимая прямая зависимость прослеживалась только между H и рН воды ( $r = 0.46$ ) по данным 2004 г.

## ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА.

### 4.1. Сезонная динамика фитопланктона.

Средняя за период открытой воды биомасса фитопланктона в оз. Кщара достигала в 2002 г.  $1.5 \pm 0.3$  мг/л, в 2003 г. –  $1.6 \pm 0.7$  мг/л и в 2004 г. –  $1.1 \pm 0.4$  мг/л. В структуре сообществ в первые два года исследований преобладали диатомовые и синезеленые водоросли. В 2002 г. их доля в среднем составила 34% и 47%, а в 2003 г. – 61% и 14% соответственно. В 2004 г. синезеленые водоросли остались лидирующей группой по

вкладу в суммарную биомассу (42%), значительного развития достигали также криптофитовые (21%), доля диатомовых составила всего 12%. Для сезонной динамики биомассы 2002-2003 гг. был характерен максимум в июне, вызванный диатомеей *Cyclotella radiosa* (Grun.) Lemm. (рис. 4.1 а). Второй небольшой подъем, обусловленный развитием синезеленых водорослей, отмечался во второй половине лета или осенью. Динамика фитопланктона в 2004 г. значительно отличалась от предыдущих двух лет. Первый, меньший по величине, пик был зафиксирован в июне, когда интенсивно вегетировал *Cryptomonas curvata* Ehr., а максимальные величины биомассы наблюдались осенью, в октябре. В это время развивалось монодоминантное сообщество с преобладанием *Oscillatoria agardhii* Gom.

В оз. Санхар средневегетационная биомасса фитопланктона была ниже, чем в оз. Кщара –  $0.9 \pm 0.3$  мг/л в 2002 г. и  $0.8 \pm 0.1$  мг/л в 2003 г. и  $0.6 \pm 0.1$  мг/л в 2004 г. В структуре сообществ в 2002 и 2004 гг. преобладали рафидофитовые водоросли (33 и 22% соответственно). Далее следовали криптофитовые (по 17%), золотистые (14 и 12%), диатомовые (13 и 20%), а также динофитовые (12 и 10%). В 2003 г. наибольшей относительной биомассой отличались диатомовые (42%), криптофитовые (24%) и синезеленые (15%) водоросли. В первый год исследований (рис. 4.1 б) максимум развития водорослей отмечался в сентябре при доминировании *Gonyostomum semen* (Ehr.) Dies. Меньший по величине второй пик зарегистрирован в июне, когда преобладали *Dinobryon divergens* Imhof, *Cryptomonas curvata*, *Ceratium hirundinella* (O.F.M.) Schrank и *Fragilaria crotonensis* Kitt. В 2003 г. максимальная биомасса отмечалась в июле (доминировала *Cyclotella radiosa*). Кроме этого, выделялись еще два небольших ее подъема, вызванных развитием синезеленых летом и криптофитовых осенью. Сезонная динамика 2004 г., как и в 2002, отличалась небольшим летним пиком (в июле) при доминировании *Cyclotella radiosa* и максимумом в сентябре во время массовой вегетации *Gonyostomum semen*.

В оз. Юхор средние значения биомассы фитопланктона варьировали от  $1.4 \pm 0.5$  мг/л в 2002 до  $2.8 \pm 0.5$  мг/л в 2003 г. и  $2.1 \pm 0.7$  мг/л в 2004 г. Структуру альгоценозов определяли синезеленые, зеленые и диатомовые водоросли, составлявшие соответственно 51%, 14% и 26% в первый год наблюдений; 40%, 45% и 8% во второй и 28%, 33% и 22% в третий. Сезонная динамика биомассы в 2002 г. характеризовалась одним пиком в июне (рис. 4.1 в), обусловленным развитием *Anabaena lemmermannii* P. Richt. В следующий год с июня по сентябрь величины биомассы колебались около 2 мг/л с одним резким спадом в конце июля, а в октябре-ноябре, в связи с массовой вегетацией *Dactylosphaerium jurisii* Hind., наблюдался максимум рассматриваемого показателя. В 2004 г. отмечено два пика: в июне, при доминировании *Anabaena lemmermannii* и *Dactylosphaerium jurisii* и в октябре, когда лидировали *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll. и *Monoraphidium minutum* (Näg.) Kom.-Legn.

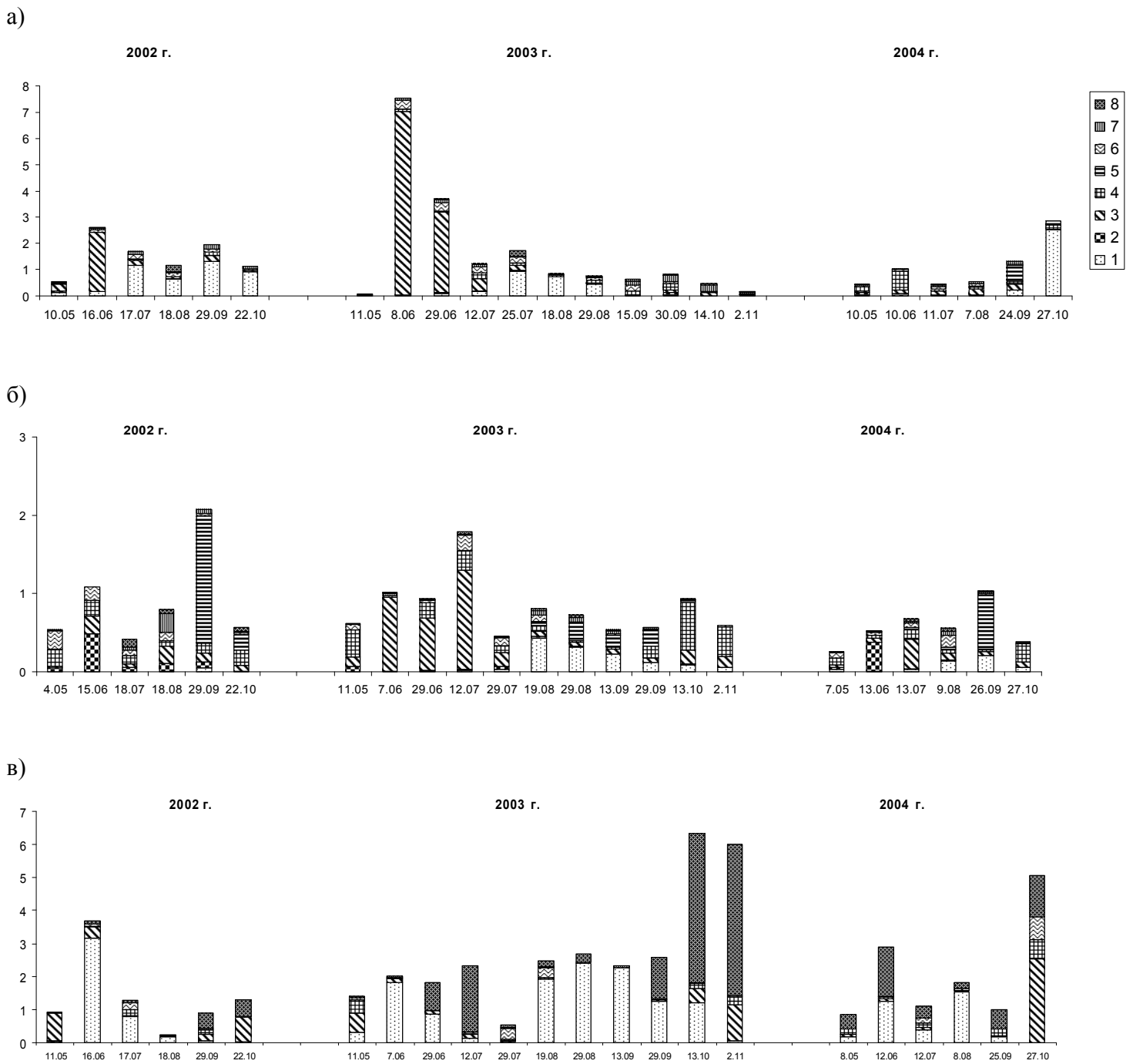
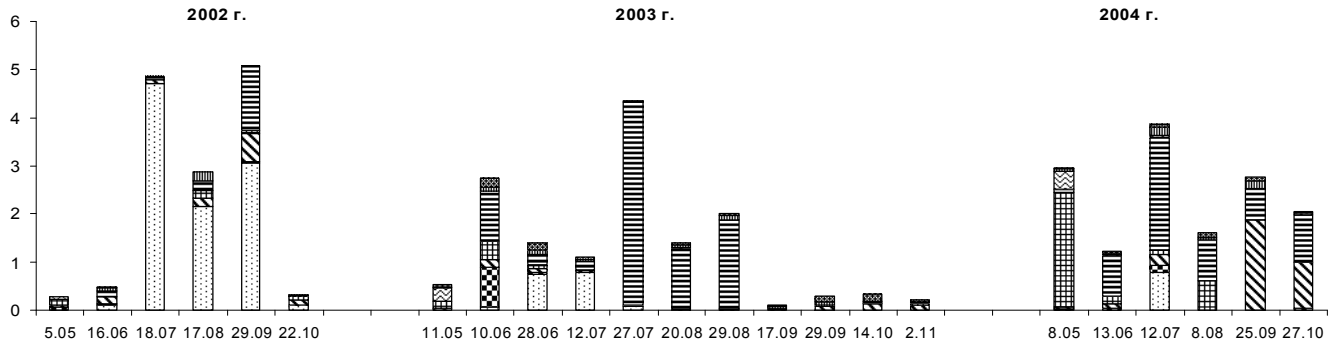


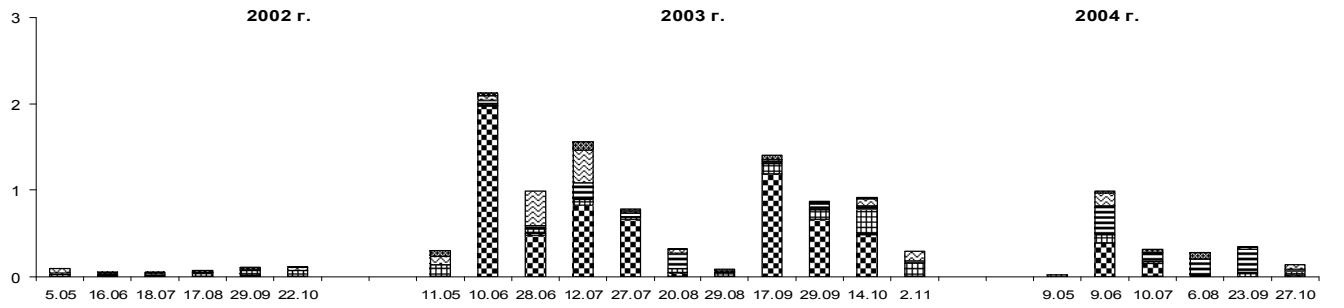
Рис. 4.1. Сезонная динамика биомассы (мг/л) фитопланктона в оз. Кшара (а), Санхар (б) и Юхор (в) в 2002-2004 гг. Условные обозначения: 1 - синезеленые водоросли; 2 – золотистые; 3 – диатомовые; 4 – криптофитовые; 5 – рафидофитовые; 6 – динофитовые; 7 – эвгленовые; 8 – зеленые.

Рис. 4.2. (на след. странице) Сезонная динамика биомассы (мг/л) фитопланктона в оз. Поридово (а), Светленькое (б) и Большие Гаравы (в) и Малые Гаравы (г) в 2002-2004 гг. Условные обозначения как на рис. 4.1.

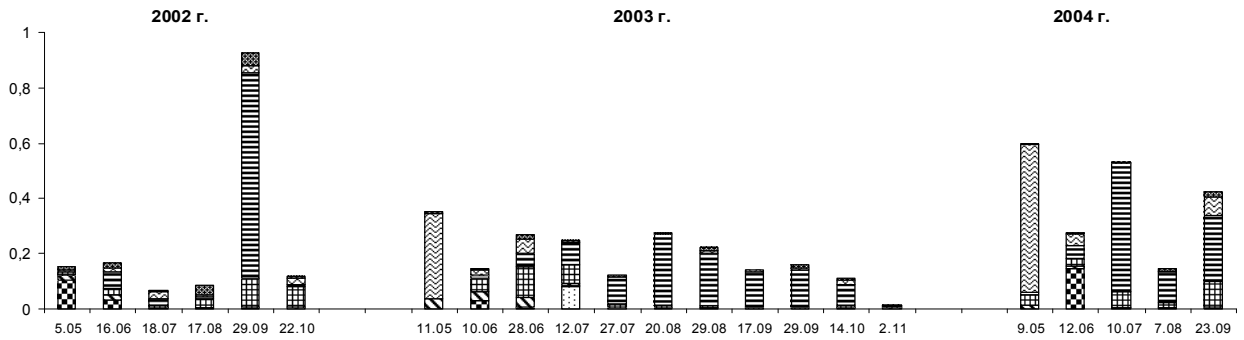
a)



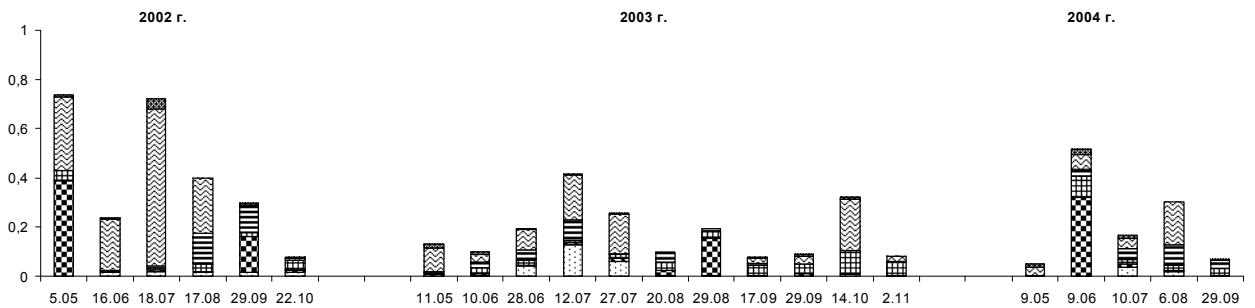
б)



В)



Г)



В мелководном, темноводном и слабозакисленном оз. Поридово в первые два года преобладали, в основном, синезеленые и рафидофитовые водоросли. В 2002 г. при общей средней биомассе фитопланктона  $2.3 \pm 0.9$  мг/л их относительное участие составило 78% и 12% соответственно, а в 2003 г. – 12% и 61% при биомассе  $1.3 \pm 0.4$  мг/л. В 2004 г., когда средняя биомасса достигала  $2.4 \pm 0.4$  мг/л, синезеленые практически не развивались, а вместе с рафидофитовыми (40%) сравнительно высокой относительной биомассой отличались криптофитовые и диатомовые (по 22%). В 2002-2003 гг. в динамике биомассы фитопланктона (рис. 4.2 а) было выражено два пика, в июле и сентябре (2002 г.) и в июне и июле (2003 г.), а в 2004 г. их было три: май, июль, сентябрь. В первый год наблюдения подъемы биомассы были обусловлены в основном развитием *Anabaena scheremetievi* Elenk. и *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., во второй – *Gonyostomum semen*. В 2004 г. весной преобладал *Cryptomonas curvata*, летом – *Gonyostomum semen*, осенью к нему присоединялась *Aulacosira subarctica* (O. Müll.) Haworth.

В оз. Б. Гарава средневегетационная биомасса фитопланктона была невысокой: в 2002 г. она составила  $0.3 \pm 0.1$  мг/л, в 2003 г. –  $0.2 \pm 0.03$  мг/л и в 2004 г. –  $0.4 \pm 0.08$ . В первый год исследования по вкладу в суммарную биомассу преобладали рафидофитовые (55%) и криптофитовые (17%), во второй – рафидофитовые (49%), динофитовые (20%) и криптофитовые (14%), в третий год – рафидофитовые (44%) и динофитовые (33%). В 2002 г. (рис. 4.2 в) пик биомассы в сентябре определялся массовой вегетацией *Gonyostomum semen*. В последующие два года максимум наблюдался в мае и был обусловлен развитием *Peridinium umbonatum* Stein. В 2004 г. кроме этого были выражены подъемы биомассы в июле и сентябре с преобладанием в структуре сообществ *Gonyostomum semen*.

В оз. М. Гарава средняя биомасса фитопланктона практически не отличалась от таковой в Б. Гаравах и в 2002 г. составила  $0.4 \pm 0.1$  мг/л, а в 2003 и 2004 гг. –  $0.2 \pm 0.03$  мг/л. Наибольший вклад в структуру сообществ в первый и последний годы изучения вносили динофитовые (56 и 28%) и золотистые (23 и 30%), во второй – динофитовые (42%) и криптофитовые (19%). Основными доминантами были *Peridinium willei* Huitf.-Kaas и *Dinobryon bavaricum* Imhof. В сезонной динамике планктонных водорослей выражены два пика биомассы (рис. 4.2 г).

В оз. Светленькое средняя биомасса в 2002 г. составила  $0.1 \pm 0.01$  мг/л, в 2003 г. –  $0.9 \pm 0.2$  мг/л, в 2004 –  $0.4 \pm 0.1$ . Преобладающими группами водорослей были криптофитовые (31%), динофитовые (20%), зеленые (17%) и рафидофитовые (15%) в первый год наблюдений; золотистые (66%), динофитовые (13%) и криптофитовые (11%) – во второй; рафидофитовые (42%), золотистые (25%) и криптофитовые (12%) в 2004 г. В 2002 г. биомасса фитопланктона в течение сезона оставалась примерно на одном уровне (рис. 4.2 б). В 2003 г. в сезонной динамике биомассы наблюдалось три пика: в начале июня и середине сентября доминировал *Dinobryon pediforme* (Lemm.) Steinecke, а июле преобладали *Mallomonas* sp., *Peridinium willei* и *Gonyostomum semen*. В 2004 г. был выражен максимум биомассы в июне при преобладании *Dinobryon bavaricum*, *Gonyostomum semen* и *Peridinium willei*.

#### **4.2. Вертикальное распределение биомассы и структуры фитопланктона.**

В оз. Кщара весной и осенью максимумы биомассы фитопланктона отмечались в поверхностном слое, причем значительное развитие водорослей прослеживалось до границы с металимнионом: в мае до глубины 2 м, в сентябре – до 6 м. Структура

сообществ не претерпевала серьезных изменений от поверхности до дна. Весной 2004 г. доминировали *Cryptomonas curvata*, *Mallomonas* sp. (1) и *Glenodinium* sp. (1). Осенью 2003 г. преобладали *Cryptomonas curvata*, *Ceratium hirundinella*, *Trachelomonas volvocina* Ehr., *Mallomonas* sp. (2) и *Anabaena scheremetievi*, а через год - *Gonyostomum semen*, *Oscillatoria agardhii* и *Rhizosolenia longiseta* Zachar. В летнее время наиболее интенсивное развитие водорослей обычно наблюдалось либо над металимнионом, либо в верхней части слоя температурного скачка. При этом в июне формировались монодоминантные сообщества с преобладанием *Cyclotella radiosa* в 2003 г. и *Cryptomonas curvata* в 2004 г. В последующие летние месяцы в оба года исследований основную долю биомассы в эпилимнионе составляли синезеленые из рода *Anabaena*: *A. spiroides* Kleb., *A. hassalii* (Kütz.) Witttr. или диатомовые *Cyclotella radiosa*, *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis*, а в слое скачка температуры преобладали *Oscillatoria agardhii*, *Ceratium hirundinella*, *Mallomonas* sp. (2), *Cryptomonas curvata* и *Trachelomonas volvocina*.

В оз. Санхар водоросли концентрировались либо непосредственно над металимнионом и в его верхней части, либо в средней части эпилимниона. Только в мае 2004 г. зафиксировано их скопление в поверхностном слое. Как и в оз. Кщара, весной преобладали криптофитовые (*Cryptomonas curvata*), динофитовые (*Peridinium willei*) и золотистые (*Mallomonas* sp.). В мета- и гиполимнионе среди доминантов также отмечались синезеленые (*Oscillatoria agardhii*) и диатомовые (*Aulacosira ambigua* (Grun.) Sim.). Июнь 2003 г. характеризовался монодоминантным сообществом *Cyclotella radiosa* во всей толще воды. В том же месяце в 2004 г. преобладали, преимущественно, золотистые (*Dinobryon divergens* и *Chromulina* sp.) в сопровождении *Cryptomonas curvata* и *Peridinium willei*. В мета- и гиполимнионе, где биомасса была очень незначительной, лидировали *Oscillatoria agardhii*, *Trachelomonas volvocina* и *Cyclotella radiosa*. В июле обоих лет наибольший вклад в биомассу фитопланктона вносили, в среднем, *Cyclotella radiosa* и *Cryptomonas curvata*, только в 2003 г. помимо этих таксонов было отмечено интенсивное развитие *Gonyostomum semen* и *Ceratium hirundinella* в верхней части слоя температурного скачка. В августе 2004 г. в структуре сообществ наблюдались четкие различия по вертикали: в верхнем четырехметровом слое массовыми видами были *Cyclotella radiosa*, *Ceratium hirundinella*, *Anabaena lemmermannii* и *A. scheremetievi*, а в нижележащих слоях лидировали *Oscillatoria agardhii*, *Trachelomonas volvocina* и в меньшем количестве *C. hirundinella*. В сентябре отличительной чертой фитопланктона было преобладание *Gonyostomum semen*, который в 2003 г. концентрировался на глубине 4 м, а в 2004 г. в поверхностном слое и на глубине 6 м.

В оз. Юхор максимальные значения биомассы фитопланктона обычно фиксировались в поверхностном слое воды. Однако в июле 2003 г. пик водорослей был зарегистрирован на глубине 2 м, а в мае и сентябре 2004 г. – на глубинах 3 м и 1 м соответственно. Поверхностные максимумы были обусловлены, в основном, развитием синезеленых водорослей, прежде всего из рода *Anabaena*: *A. lemmermannii*, *A. hassalii*, *A. sphaerica* Born. et Flah. f. *conoidea* Elenk. и *A. flos-aquae* (Lingb.) Breb. В ряде случаев вместе с этими таксонами в доминирующий комплекс входили *Dactylosphaerium jurisii* (июнь-июль 2004 г.), *Glenodinium* sp. (июль 2004 г.) и *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. (август 2004 г.). В июле 2003 г., когда наибольшие значения биомассы фитопланктона наблюдались в пограничном слое между эпи- и металимнионом,

доминировал *Ceratium hirundinella* в сопровождении *Cryptomonas curvata* и *Monoraphidium minutum*. В мае и сентябре 2004 г. структуру сообществ определяли зеленые и криптофитовые водоросли с небольшим участием синезеленых. Весной преобладали *Dactylosphaerium jurisii*, *Cryptomonas curvata* и *Chroomonas acuta* Uterm., а осенью – *Monoraphidium minutum*, *Cryptomonas obovata* Skuja и *Microcystis aeruginosa*. В гипolimнионе озера практически во все сроки наблюдений наибольшей долей в суммарной биомассе характеризовалась *Oscillatoria lauterbornii* Schmidle.

В мелководном оз. Поридово только в июне 2004 г. фитопланктон распределялся равномерно в толще воды, в остальные сроки водоросли концентрировались в поверхностном слое воды и с возрастанием глубины их количество резко уменьшалось. Весной преобладали *Cryptomonas curvata* и, в меньшей степени, *Peridinium umbonatum*, а в летние месяцы доминировал *Gonyostomum semen*.

В оз. Светленькое вертикальное распределение фитопланктона было наиболее сложным. В июне 2003 г. его максимальная биомасса были зафиксирована в эпилимнионе, в слое 0-2 м, которая определялась преимущественным развитием *Dinobryon pediforme*. В нижележащих слоях в доминирующий комплекс встраивались *Mallomonas* sp. (2) и *Gonyostomum semen* и *Peridinium willei*. В июле того же года отмечено два пика в вертикальном распределении биомассы: меньший в металимнионе, сформированный за счет *Gonyostomum semen* и *Peridinium willei*, и максимум в гипolimнионе, на глубине 9 м, при доминировании *Mallomonas* sp. (2). В сентябре 2003 г., как и в июне, фитопланктон концентрировался в эпилимнионе, на этот раз в слое воды 0-4 м с максимумом на глубине 2 м. Структуру сообществ определяли *Dinobryon pediforme* и *Cryptomonas curvata*. В мае 2004 г. биомасса фитопланктона была невысокой и слабо изменялась по глубинам. В июне основная часть водорослей была сосредоточена в металимнионе и наблюдались четкие изменения в структуре сообществ с глубиной. В эпилимнионе преобладали *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. На глубине 4 м зафиксировано значительное возрастание биомассы, вызванное еще более интенсивной вегетацией *Gonyostomum semen* вместе с *Peridinium willei*. На глубине 6 м уже *Dinobryon bavaricum* обуславливал максимум биомассы. Начиная с глубины 7 м, наблюдалось значительное снижение количественного развития водорослей и увеличение доли криптофитовых, динофитовых и рафидофитовых. В июле того же года водоросли также концентрировались в металимнионе, и выделялось два пика биомассы. Первый, на глубине 3 м, был вызван вегетацией *Gonyostomum semen*, второй, в слое воды 6-7 м – развитием *Dinobryon bavaricum*. В августе и сентябре структура сообществ была более однородной и отличалась преобладанием *Gonyostomum semen*, *Cryptomonas curvata*, *Eutetramorus fottii* во всей толще воды с максимумом развития в верхней части металимниона и присутствием в доминирующих комплексах гипolimниона *C. obovata*, *Dinobryon bavaricum* и *Peridinium willei*.

В оз. Б. Гаравы в 2003 г. наибольшие значения биомассы фитопланктона зафиксированы на границе эпи- и металимниона, как и в июле 2004 г. В июне и августе 2004 г. максимумы развития водорослей находились в поверхностном слое, в мае – на глубине 1 м, а в сентябре фитопланктон распределялся равномерно в пределах эпилимниона. В летние и осенние месяцы структуру сообществ определяли, в основном, *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. В ряде случаев к ним в качестве доминантов присоединялись *Peridinium willei*, *Merismopedia tenuissima*, *Dinobryon bavaricum* и

*Chromulina* sp. В мае 2004 г. наблюдалось монодоминантное сообщество за счет активной вегетации *Peridinium umbonatum*.

В оз. М. Гаравы весной и осенью фитопланктон концентрировался в верхних горизонтах эпилимниона, в летние же месяцы он был сосредоточен над металимнионом или в верхней его части. В 2003 г. во все сроки наблюдений преобладали *Peridinium willei*, *Gonyostomum semen* и *Cryptomonas curvata*. В целом, такой же состав структурообразующих видов наблюдался и в 2004 г., за исключением июня, когда основную часть биомассы в эпилимнионе создавали *Dinobryon bavaricum* и *D. pediforme*, в металимнионе, где лидировал *D. bavaricum*, а в гипolimнионе - *Mallomonas* sp. (2).

Таким образом, в вертикальном распределении биомассы и структуры сообществ планктонных водорослей в исследованных озерах наблюдалась значительная неоднородность в течение всего вегетационного периода.

#### **4.3. Особенности сезонной динамики и вертикального распределения фитопланктона.**

Сезонная динамика биомассы и сукцессия фитопланктона в нейтральных озерах (Кшара, Санхар, Юхор) в общих чертах соответствовала предложенным схемам для стратифицированных водоемов умеренной зоны разного уровня трофии (Трифенова, 1990, Sommer et al., 1986, Reynolds, 1984), но при этом отмечались некоторые особенности. В трех рассматриваемых озерах интенсивная вегетация водорослей начиналась в первой половине июня, а не сразу после вскрытия льда, как обычно наблюдается. Это может быть связано с тем, что в глубоководных озерах большая толщина перемешиваемого слоя препятствует массовому развитию водорослей, которое наблюдается лишь с началом установления стратификации, что позволяет организмам дольше оставаться в эвфотической зоне (Sommer et al., 1986). Еще одной характерной чертой было то, что в конце сентября и в октябре фиксировался дополнительный пик биомассы, в ряде случаев превышавший весенний или летний. В мезотрофных озерах, помимо обычных доминантов, связанных с периодом осеннего перемешивания (криптомонад, диатомовых, эвгленовых и синезеленых из р. *Oscillatoria*), массового развития достигал *Gonyostomum semen*, особенно в оз. Санхар. Фитопланктон эвтрофного оз. Юхор отличался доминированием в октябре, помимо диатомовых (*Stephanodiscus minutulus*), еще и зеленых водорослей (*Dactylosphaerium jurisii*, *Monoraphidium minutum*). Позднеосенний пик может быть связан с полным разрушением стратификации и обогащением воды биогенными элементами, концентрация которых в гипolimнионе исследуемых озер была очень высокой.

Сезонная динамика биомассы в слабозакисленном темноводном оз. Поридово с летним максимумом соответствовала таковой, свойственной водоемам эвтрофного типа. При этом в летний период часто доминировали рафидофитовые водоросли (*Gonyostomum semen*), что неоднократно отмечалось в полигуменных и мягководных водоемах (Корнева, 2000; Cronberg et al., 1988 и др.). В целом, за исключением лета 2002 г., в течение вегетационного сезона в фитопланктоне преобладали подвижные формы, что характерно для озер с высокой цветностью воды, так как возможность активных перемещений по вертикали дает им конкурентные преимущества перед другими группами водорослей (Плавирта, 1988 и др.). Прямая зависимость биомассы жгутиковых форм от цветности ( $r = 0.52$ ), установленная в наших исследованиях, подтверждает этот вывод.



В мезотрофных слабозакисленных водоемах (оз. Светленькое, Б. и М. Гаравы), практически в течение всего периода открытой воды в фитопланктоне доминировали представители различных таксономических групп фитофлагеллят (динофитовые, золотистые, рафидофитовые и криптофитовые) и почти не развивались диатомовые и эвгленовые. Преобладание жгутиковых характерно для закисленных озер (Корнева, 1994 и др.). Для озер Владимирской области получена обратная корреляция между относительной биомассой фитофлагеллят и рН ( $r = -0.55$ ). Незначительная представленность диатомей, в среднем за три года не превышавшая 4%, может быть связана с очень низкими концентрациями кремния по сравнению с другими изученными озерами. Сезонная динамика биомассы и особенности смены сообществ фитопланктона в этих озерах значительно различалась по годам. Обычно наблюдалось от одного до трех подъемов биомассы. Наряду с *Gonyostomum semen*, вегетировавшим с июня до октября, структуру сообществ определяли *Peridinium willei*, *Cryptomonas curvata* и виды р. *Dinobryon*. Помимо указанных, преимущественно крупноклеточных таксонов, в летний период активно развивались мелкие формы синезеленых (*Merismopedia tenuissima*) и зеленых (*Eutetramorus fottii*) водорослей. Такие комплексы миксотрофов (динофитовых, криптофитовых и золотистых) с пикоцианобактериями часто организуют отдельную функциональную группу, сформированную видами не только со сходными адаптациями к окружающей среде, но и по трофическому принципу, когда фаготрофные хлорофиллсодержащие флагелляты могут потреблять мелкоклеточные водоросли (Callieri et al., 2006).

Способность фитофлагеллят к активным перемещениям позволяет им эффективно использовать вертикальные градиенты среды по освещенности, обеспеченности питательными веществами и другим параметрам (Jones, 1988; Sommer, 1988 и др.), что дает им значительные преимущества перед остальными группами водорослей в использовании различных ресурсов в условиях стратификации. Это может объяснять увеличение обилия жгутиковых водорослей в исследованных нами мезотрофных озерах, как нейтральных, так и закисленных, а также в эвтрофном высокоцветном.

Особенность вертикального распределения фитопланктона в исследованных водоемах заключалась в том, что в эвтрофных озерах водоросли обычно формировали максимум в поверхностном слое воды, а в мезотрофных – в зоне металимниона или в нижней части эпилимниона.

#### **4.4. Зависимость биомассы и структуры сообществ фитопланктона от абиотических факторов среды.**

Среди факторов среды наибольшая сопряженность с биомассой фитопланктона отмечена для общего азота (TN) ( $r = 0.67$ ; рис. 4.3 а). С общим фосфором (TP) наблюдалась более слабая корреляция ( $r = 0.47$ ). При оценке совместного воздействия этих факторов методом частичных корреляций значимая зависимость отмечена только от TN ( $r = 0.53$ ), в то время как с TP связь практически отсутствовала ( $r = 0.15$ ) и была незначимой. Положительная корреляция получена между биомассой и рН воды ( $r = 0.61$ , рис. 4.3 б). Обратная взаимосвязь отмечена у биомассы фитопланктона с прозрачностью воды ( $r = -0.62$ ). Анализ влияния абиотических факторов на биомассу различных групп водорослей показал, что значимые зависимости установлены от TN, TP и рН (табл. 4.1).

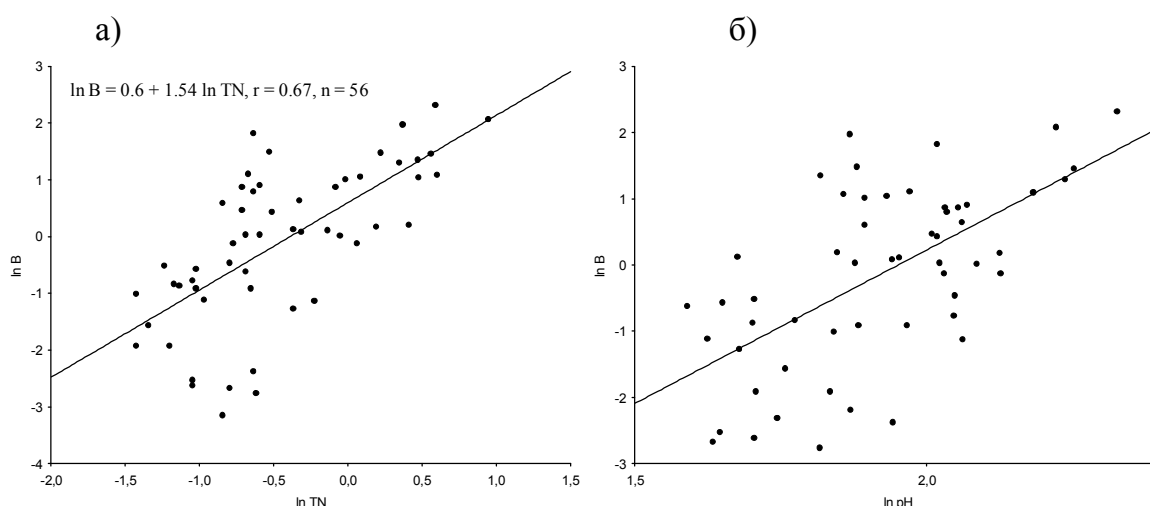


Рис. 4.3 Зависимости биомассы фитопланктона (ось ординат,  $\ln B$ , мг/л) от TN (ось абсцисс,  $\ln TN$ , мг/л) (а) и pH (ось абсцисс,  $\ln pH$ ) (б) в 2003-2004 гг.

Наиболее тесная связь с TN отмечена у биомассы синезеленых и зеленых водорослей. Слабая корреляция этого элемента получена с биомассой криптононад. Сопряженность с TP была высокой только у абсолютной биомассы зеленых водорослей, а более слабые зависимости отмечались у их относительной биомассы, а также абсолютной и относительной биомассы синезеленых. Биомасса почти всех групп водорослей была скоррелирована с pH. У процентного содержания рафидофитовых отмечена отрицательная связь с pH, у остальных групп водорослей – положительная.

Таблица 4.1. Значимые корреляции ( $p < 0.05$ ) биомассы и процентного содержания водорослей из разных отделов с факторами среды в 2003-2004 гг. (прочерк – отсутствие значимых корреляций).

Отделы водорослей	Факторы		
	TN	TP	pH
Сyanophyta (n = 45)	0.69	0.51	0.71
Сyanophyta, % (n = 45)	0.47	0.34	0.48
Bacillariophyta (n = 47)	-	-	0.49
Cryptophyta (n = 52)	0.37	-	0.35
Raphidophyta, % (n = 38)	-	-	-0.56
Dinophyta (n = 44)	-	-	0.48
Chlorophyta (n = 55)	0.69	0.69	0.65
Chlorophyta, % (n = 55)	-	0.40	-

## ГЛАВА 5. ПИГМЕНТЫ И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА.

### 5.1. Пигменты фитопланктона.

Содержание хлорофилла *a* (Chl*a*) в воде озер в 2003 г. изменялось от 1.04 до 79.42 мкг/л (табл. 5.1). Наибольшие концентрации пигмента, в среднем 42.19 мкг/л, обнаружены в оз. Поридово. Высокими значениями Chl*a* отличались также оз. Юхор и Санхар. Согласно классификации Винберга (1960), эти три водоема можно отнести к эвтрофному типу. В оз. Светленькое, Б. и М. Гаравы средние концентрации пигмента

различались незначительно и составляли 4-5 мкг/л, что характерно для мезотрофных вод. Среднее значение *Chla* в оз. Кшара было пограничным для мезо- и эвтрофных вод.

Таблица 5.1. Содержание хлорофилла *a* (мкг/л, интегральные значения) в воде озер в 2003 и 2004 гг. (прочерк – отсутствие данных).

Озера	2003 г.				2004 г.						
	Июнь	Июль	Сент.	Среднее	Май	Июнь	Июль	Август	Сент.	Октябрь	Среднее
Юхор	49.03	3.71	34.38	29.04±13.35	4.03	33.77	18.10	19.19	7.39	44.22	21.12±6.89
Поридово	39.96	79.42	7.20	42.19±20.88	10.47	30.59	36.44	24.88	38.60	63.49	34.08±7.18
Санхар	5.28	6.52	46.62	19.47±13.58	2.28	3.49	5.07	5.55	17.98	7.01	6.90±2.32
Кшара	6.27	11.98	12.26	10.17±1.95	4.16	7.16	3.97	4.06	15.72	26.20	10.21±4.04
Светленькое	3.38	9.54	1.04	4.65±2.53	2.20	7.50	5.27	7.56	5.28	5.16	5.50±0.88
Б. Гаравы	1.38	-	7.17	4.28±2.86	1.93	3.72	-	8.57	5.48	-	4.93±1.41
М. Гаравы	1.64	10.33	3.43	5.13±2.65	1.37	3.09	-	4.20	1.59	-	2.56±0.67

В 2004 г., как и в 2003 г., наибольшие абсолютная (63.49 мкг/л) и средняя (34.08) концентрации пигмента в столбе воды обнаружены в оз. Поридово, значительные количества *Chla* отмечены в оз. Юхор (табл. 5.1). В оз. Кшара, Светленькое, Б. Гаравы содержание *Chla* осталось примерно на том же уровне, что и в предыдущий год, а в оз. Санхар и М. Гаравы оно снизилось. Максимальное количество *Chla* в оз. Юхор, Поридово, Кшара (в октябре) и Санхар (в сентябре) обнаружено в осенний период, а в оз. Б. и М. Гаравы (в августе) и Светленькое (в августе, июне) – летом. Минимумы в сезонной динамике пигментов во всех озерах зарегистрированы в мае, в оз. Кшара также и в августе. Данные о трофии озер, полученные в 2004 г., подтвердили результаты предыдущего года наблюдений, за исключением оз. Санхар, где содержание пигментов соответствовало их уровню в мезотрофных водоемах.

В вертикальном распределении *Chla* в 2004 г. наблюдались различия между озерами. В оз. Светленькое наибольшие концентрации пигмента в июне отмечались в металимнионе, а с июля по сентябрь в гиполимнионе. Оз. Кшара характеризовалось металимниальными максимумами *Chla* в течение всего периода наблюдений, только в сентябре он смещался в поверхностный слой. В оз. Санхар в июне и сентябре повышенное содержание пигмента отмечалось в эпилимнионе, а в июле-августе – в металимнионе. В оз. М. Гаравы *Chla* распределялся равномерно в толще воды, за исключением августа, когда его пик был обнаружен в слое скачка температуры. В оз. Юхор и Б. Гаравы наибольшие концентрации пигмента всегда наблюдались в эпилимнионе.

При сравнении средних величин относительного содержания феопигментов в эпилимнионе (фотической зоне) выделяются две группы озер. В первую входили нейтральные оз. Юхор, Санхар, Кшара и слабозакисленное темноводное оз. Поридово, где продукты распада хлорофилла составляли 27-32%. Вторая группа была образована слабозакисленными оз. Светленькое, Б. Гаравы и М. Гаравы, где относительное содержание феопигментов было выше: 46-51%.

В оз. Юхор, Кшара, Санхар и Светленькое в металимниальных и гиполимниальных слоях, содержащих сероводород, с июля по сентябрь отмечалось значительное содержание бактериохлорофилла *d*, характерного для фототрофных зеленых серных аноксигенных бактерий. Максимальное его количество (100.3 мкг/л)

обнаружено в оз. Юхор в июле, в оз. Светленькое, Кщара и Санхар наибольшие концентрации были зарегистрированы в сентябре и составляли соответственно 7.0, 16.5 и 22.8 мкг/л.

### 5.2. Первичная продукция.

В большинстве водоемов, за исключением оз. Светленькое, максимальная скорость фотосинтеза ( $A_{max}$ ) наблюдалась в поверхностном слое. В указанном озере максимумы вертикальной кривой фотосинтеза регистрировались в разные месяцы на глубинах от 0 до 6 м. Самые высокие средние величины интенсивности фотосинтеза зафиксированы в оз. Юхор, далее, в порядке убывания, следовали оз. Поридово, Санхар, Кщара, Светленькое и Б. Гаравы (табл. 5.2). Оз. Санхар и Кщара отличались наличием весеннего максимума  $A_{max}$ . В остальных водоемах пик фотосинтетической активности наблюдался летом: в оз. Юхор, Поридово и Светленькое в августе, в оз. Б. Гаравы в июне и августе. Согласно трофической классификации вод по  $A_{max}$  (Бульон, 1994), оз. Юхор и Поридово относились к эвтрофному типу, оз. Санхар – мезо-эвтрофному, остальные озера – мезотрофному. В сезонной динамике суточной продукции под квадратным метром ( $\Sigma A$ ) в оз. Юхор, Санхар и Поридово наблюдался один выраженный максимум в июле, а в оз. Кщара в мае. Оз. Светленькое и Б. Гаравы характеризовались двумя пиками  $\Sigma A$  – в июне и августе (табл. 5.2).

Таблица 5.2. Сезонная динамика и средние значения  $A_{max}$  (мгС/(м<sup>3</sup>\*сут)) и  $\Sigma A$  (мгС/(м<sup>2</sup>\*сут)) в озерах в 2004 г.

Озера	Показатели	Месяцы					Среднее
		май	июнь	июль	август	сентябрь	
Юхор	$A_{max}$	435	2529	2946	3051	675	1927±568
	$\Sigma A$	890	1214	2585	1945	572	1441±366
Поридово	$A_{max}$	408	384	765	987	414	592±121
	$\Sigma A$	230	153	553	238	230	281±70
Санхар	$A_{max}$	477	396	327	273	207	336±47
	$\Sigma A$	610	898	1291	561	577	787±140
Кщара	$A_{max}$	636	198	153	126	207	264±105
	$\Sigma A$	796	496	243	199	291	405±110
Светленькое	$A_{max}$	96	153	147	291	183	174±34
	$\Sigma A$	288	806	608	758	510	594±93
Б. Гаравы	$A_{max}$	93	162	75	147	39	103±23
	$\Sigma A$	110	174	149	226	20	136±35

Соотношение между первичной продукцией и деструкцией органических веществ планктоном в трофогенном слое ( $\Sigma A/\Sigma R$ ) варьировало от 0.4 до 2.5 в разные месяцы. В целом за безледный период биотический баланс был отрицательным только для оз. Б. Гаравы (табл. 5.3). В оз. Кщара процессы создания и разрушения органических веществ были уравновешены. Превышением продукции над деструкцией характеризовались оз. Санхар, Поридово, Светленькое и Юхор. Суммарная продукция за вегетационный сезон была максимальной в оз. Юхор (табл. 5.3), в 2 раза меньшими величинами отличалось оз. Санхар. Далее, в порядке убывания значений, следовали оз. Светленькое, Кщара, Поридово и Б. Гаравы.

Таблица 5.3. Суммарная продукция ( $\Sigma\Sigma A$ , гС/м<sup>2</sup>) и соотношение продукционно-деструкционных процессов ( $\Sigma\Sigma A/\Sigma\Sigma R$ ) за вегетационный сезон в 2004 г.

Озера	Показатели	
	$\Sigma\Sigma A$	$\Sigma\Sigma A/\Sigma\Sigma R$
Юхор	235	2.1
Поридово	46	1.5
Санхар	130	1.4
Кщара	61	1.1
Светленькое	105	2.0
Б. Гаравы	22	0.8

### 5.3. Взаимосвязь между структурными и функциональными показателями фитопланктона.

Связь между  $A_{\max}$  с содержанием Chl<sub>a</sub> в эпилимнионе озер (далее анализируются только эти значения) в 2004 г. характеризовалась прямой линейной регрессией (рис. 5.1 а). Суточное ассимиляционное число (САЧ) составляло в среднем 32 мкгС/(мкгХл\*сут).

Связь концентрации Chl<sub>a</sub> с биомассой фитопланктона по данным 2003-2004 гг. была также линейной (рис. 5.1 б). Согласно значению коэффициента регрессии, содержание хлорофилла *a* в единице сырой биомассы равнялось 1%, хотя пределы варьирования были широкими: от 0.1% до 6.4 %. Установлена положительная зависимость этого показателя от относительной биомассы рафидофитовых ( $r = 0.57$ ), синезеленых ( $r = 0.39$ ) и зеленых водорослей ( $r = 0.38$ ) и отрицательная с биомассой динофитовых ( $r = -0.56$ ).

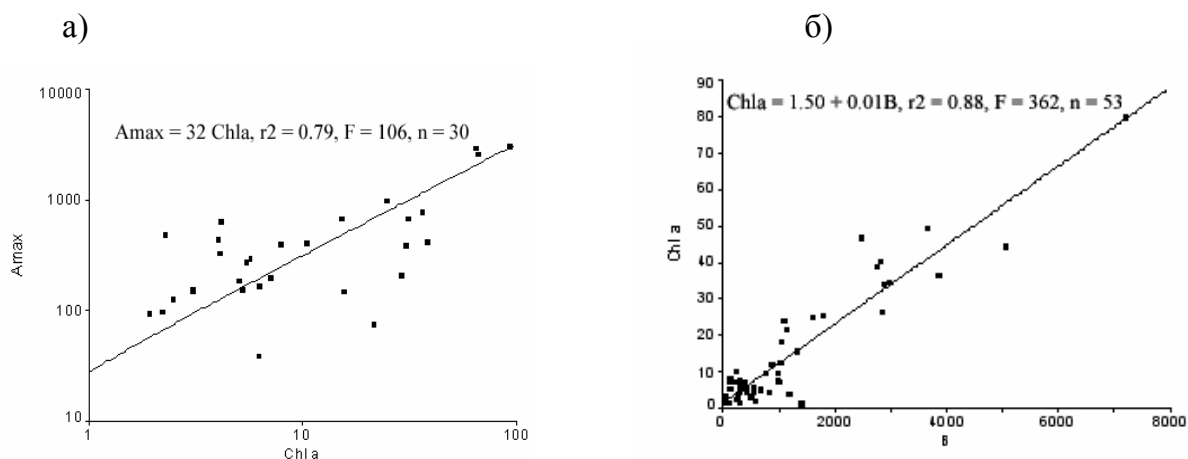


Рис. 5.1. Зависимости между содержанием Chl<sub>a</sub> (ось абсцисс, мкг/л) и  $A_{\max}$  (ось ординат, мкгС/л) в 2004 г. (а) и биомассы фитопланктона (ось абсцисс, В, мкг/л) и Chl<sub>a</sub> (ось ординат, мкг/л) в 2003-2004 гг. (б).

Значения Р/В коэффициентов в озерах изменялись в широких пределах: от 0.4 до 5.5. Прослеживались отрицательные зависимости Р/В и  $A_{\max}$  от среднего объема клеток в сообществе ( $r = -0.56$  и  $r = -0.59$  соответственно). Это свидетельствует о большей удельной фотосинтетической активности и продуктивности сообществ, в которых преобладали водоросли с более мелкими размерами клеток. Удельная активность

биомассы увеличивалась при возрастании в альгоценозах доли зеленых водорослей ( $r = 0.48$ ). При преобладании крупноклеточных рафидофитовых Р/В коэффициенты, наоборот, снижались ( $r = -0.50$ ).

#### 5.4. Связь хлорофилла и продукции фитопланктона с абиотическими факторами среды.

Прозрачность воды была отрицательно скоррелирована с  $Chla$  ( $r = -0.65$ ) и  $A_{max}$  ( $r = -0.63$ ). Связь прозрачности воды ( $S$ ) с соотношением  $\sum A/A_{max}$  описывалась выражением:

$$\sum A/A_{max} = 0.58S, r^2 = 0.72, F = 72.$$

Полученный коэффициент при  $S$  значительно отличался от приводимого в формуле В.В. Бульона (1983), в среднем, равного 1. Это может объясняться ограничением фотосинтезирующего слоя воды в озерах эпилимнионом.

Наиболее тесные зависимости  $Chla$  и  $A_{max}$  установлены от содержания общего азота (рис. 5.2). Между общим фосфором и  $Chla$  обнаружена слабая связь ( $r = 0.46$ ). При расчете методом частичных корреляций, когда исключается статистическая взаимозависимость признаков, значимые корреляции хлорофилла и максимального фотосинтеза отмечены только с общим азотом. Это подтверждает вывод о том, что именно этот элемент ограничивает развитие фитопланктона исследуемых озер.

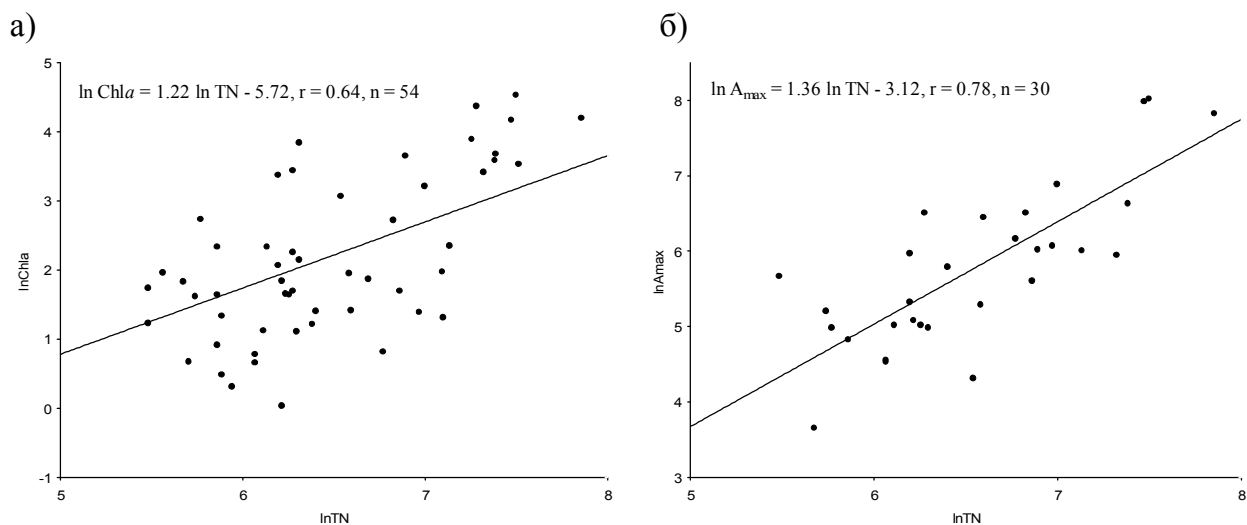


Рис. 5.2. Зависимость от концентрации TN (ось абсцисс,  $\ln TN$ , мкг/л) содержания  $Chla$  (ось ординат,  $\ln Chla$ , мкг/л) в 2003-2004 гг. (а) и  $A_{max}$  (ось ординат,  $\ln A_{max}$ , мкгС/л) в 2004 г. (б).

Положительные корреляции отмечены между рН воды в озерах и  $A_{max}$  и  $Chla$  ( $r = 0.64$  и  $r = 0.40$  соответственно). Получены положительные связи продукционных характеристик фитопланктона с косвенными показателями содержания органического вещества в воде: между  $A_{max}$  и БПК<sub>5</sub> ( $r = 0.70$ ),  $A_{max}$  и БО ( $r = 0.44$ ),  $Chla$  и БПК<sub>5</sub>,  $Chla$  и БО,  $Chla$  и ПО (0.49, 0.54 и 0.50 соответственно).

## ГЛАВА 6. ИЗМЕНЕНИЕ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА ПО ГРАДИЕНТАМ СРЕДЫ.

Для выявления ведущих факторов, определяющих изменения структурных показателей фитопланктона, на основании данных 2003-2004 гг. был проведен

факторный анализ методом главных компонент (рис. 6.1). Он показал, что на первые две главные компоненты приходится 64% общей дисперсии. Первый фактор, на который приходится 33% общей дисперсии и наиболее тесно связанный с ПО, биомассой фитопланктона и фитофлагеллят, *Chla*, TN и прозрачностью (табл. 6.1), можно определить как градиент трофии. Второй фактор, объясняющий 31% общей дисперсии, следует обозначить как градиент рН. С ним положительную связь проявляют TP, число видов в пробе и TN, а отрицательную – средний объем клеток в сообществе и доля фитофлагеллят (табл. 6.1). Для обеих осей высокие факторные нагрузки отмечены у концентрации общего азота, причем его наиболее высокая сопряженность наблюдалась с общей биомассой фитопланктона и содержанием *Chla*, что еще раз подтверждает ранее сделанные выводы о важной роли этого элемента в функционировании рассматриваемых экосистем. При этом указанные нагрузки на оси и полученные уравнения регрессии между биомассой фитопланктона, *Chla* и  $A_{\max}$  и TN рассчитаны при широком диапазоне соотношения TN:TP (от 2 до 50). Это противоречит мнению, что азотное лимитирование характерно, в основном, для водоемов с отношением TN:TP менее 10 (Sakamoto, 1966 и др.). Не подтверждается также вывод о том, что при концентрациях TP менее 200 мг/м<sup>3</sup> содержание фосфора лучше предсказывает уровень развития фитопланктона, а при больших – лимитирование переходит к азоту (Seip, 1994), так же как и заключение о том, что в олиго- и мезотрофных озерах (TP до 30 мг/м<sup>3</sup>) связь TN с хлорофиллом *a* по сравнению с TP незначительна (Downing, McCauley, 1992). В наших исследованиях при расчетах корреляций как при TP < 30 мг/м<sup>3</sup>, так и при TP < 200 мг/м<sup>3</sup>, наиболее тесная связь *Chla* и биомассы фитопланктона наблюдалась с TN.

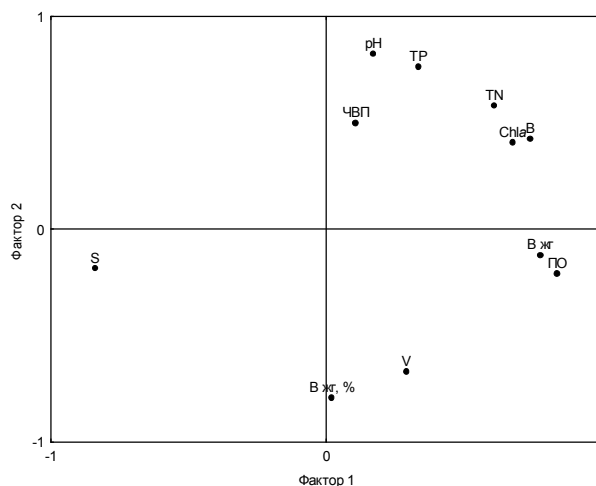


Рис. 6.1. Расположение структурных показателей и абиотических факторов в пространстве первых двух главных компонент в 2003-2004 гг. (Усл. обозначения: S – прозрачность воды, ПО – перманганатная окисляемость, TN – общий азот, TP – общий фосфор, рН – рН воды, В – общая биомасса фитопланктона, *Chla* – содержание хлорофилла *a*, В жг – биомасса фитофлагеллят, В жг, % – доля фитофлагеллят в суммарной биомассе, V – средний объем клеток фитопланктона, ЧВП – число видов в пробе).

Одной из основных лимнологических характеристик считается рН воды, взаимосвязанная с такими показателями как содержание гидрокарбонатов (щелочность), концентрация ионов кальция и магния (жесткость) и сумма ионов (электропроводность)

(Алекин, 1970 и др.). С рН воды положительная связь получена для числа видов в пробе и  $A_{\max}$ . Отрицательную связь с этой осью проявили относительная биомасса фитофлагеллят и средний объем клеток фитопланктона. Биомасса фитопланктона и содержание *Chla* изменялись вдоль обоих рассматриваемых градиентов. Наиболее высокие факторные нагрузки характерны для оси, отражающей трофический статус озер, меньшие характерны для оси, связанной с рН. Изменения структуры сообществ и особенности сезонной динамики биомассы также зависели от этих параметров. В нейтральных озерах они, в целом, соответствовали уже известным моделям основной и сезонной сукцессий фитопланктона. В закисленных же водоемах состав доминирующих комплексов, состоящий преимущественно из фитофлагеллят разных отделов водорослей, постоянно менялся, как и чередование спадов и подъемов биомассы, т.е. сукцессия была достаточно хаотичной.

### ВЫВОДЫ.

1. Всего за период исследования в оз. Кшара, Санхар, Юхор, Поридово, Светленькое, Большие и Малые Гаравы обнаружено 354 таксона водорослей рангом ниже рода. Наибольшим видовым богатством отличались отделы Chlorophyta – 168 таксонов, Cyanophyta – 46 и Bacillariophyta – 45. Основными факторами, определяющими своеобразие альгофлор озер, были уровень трофии и рН водоемов.
2. По содержанию хлорофилла *a*, интенсивности фотосинтеза, суммарной продукции за вегетационный сезон оз. Юхор и Поридово относятся к эвтрофному типу, а оз. Кшара, Санхар, Светленькое, Б. и М. Гаравы – к мезотрофному.
3. Сезонная динамика биомассы и сукцессия фитопланктона в нейтральных озерах Кшара, Санхар, Юхор в общих чертах повторяла таковую, обнаруженную в стратифицированных водоемах умеренной зоны разного уровня трофии. В слабозакисленных водоемах Светленькое, Поридово, Б. и М. Гаравы не выявлено четких закономерностей смены доминирующих таксонов и сезонной динамике биомассы в разные годы.
4. В нейтральных мезотрофных водоемах ведущими группами по вкладу в суммарную биомассу были диатомовые, синезеленые, криптофитовые водоросли, а в нейтральном эвтрофном преобладали зеленые, синезеленые и диатомовые. В слабозакисленных мезотрофных озерах доминировали фитофлагелляты из отделов рафидофитовых, криптофитовых, золотистых и динофитовых водорослей, а в эвтрофном превалировали рафидофитовые, синезеленые, криптофитовые и диатомовые водоросли.
5. В вертикальном распределении биомассы, структуры сообществ и пигментов фитопланктона во всех озерах в течение вегетационного сезона наблюдалась значительная неоднородность. В эвтрофных озерах фитопланктон концентрировался, в основном, в поверхностном слое, а в мезотрофных – обычно в зоне металимниона или в нижней части эпилимниона. В большинстве озер отмечено развитие еще одной группы автотрофных организмов – аноксигенных фототрофных зеленых серных бактерий,



содержащих бактериохлорофилл *d*, которые развивались в мета- и гипоплимнионе.

6. Содержание хлорофилла *a* в единице сырой биомассы в среднем составляло 1%. Наблюдалась прямая зависимость этого показателя от относительной биомассы рафидофитовых, зеленых и синезеленых водорослей и отрицательная – от абсолютных ее величин у динофитовых. Удельная активность биомассы увеличивалась при возрастании доли зеленых водорослей и уменьшении среднего объема клеток в альгоценозах.
7. В большинстве озер (Санхар, Поридово, Светленькое, Юхор) в фотическом слое воды продукция превышала деструкцию, в оз. Б. Гаравы наблюдалось их обратное соотношение, а в оз. Кщара эти процессы были сбалансированы.
8. Среди абиотических факторов наиболее тесные зависимости биомассы фитопланктона, хлорофилла *a* и интенсивности фотосинтеза установлены с содержанием общего азота.
9. По мере уменьшения рН воды в озерах наблюдалось снижение числа видов в пробе, разнообразия, биомассы фитопланктона, интенсивности фотосинтеза, содержания хлорофилла *a* и увеличивались концентрация феопигментов, процентное содержание фитофлагеллят в альгоценозах и средний объем клеток водорослей.

#### **Список работ, опубликованных по теме диссертации.**

1. Гусев Е. С., Корнева Л. Г. Первые данные о фитопланктоне карстовых озер Владимирской области // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Материалы II Междунар. науч. конф. Минск – Нарочь, 2003. С. 257-259.
2. Гусев Е.С. Структура и разнообразие сообществ фитопланктона мягководных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) // Научные труды Международного биотехнологического центра МГУ: тезисы докладов второй международной научной конференции «Биотехнология - охране окружающей среды» и третьей школы-конференции молодых ученых и студентов «Сохранение биоразнообразия и рациональное использование биологических ресурсов». Москва, 2004. С. 25.
3. Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В. Экологическая характеристика слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская область) // Известия Самарского научного центра РАН. 2004. Спецвыпуск 3. С. 171-181.
4. Вахромеев И.В., Гусев Е.С. Краткая гидробиологическая и гидрохимическая характеристика озер Владимирской области – мест произрастания охраняемых реликтовых видов водных сосудистых растений // Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов: Материалы всероссийской научно-практической конференции. Ярославль, 2004. С. 79-84.
5. Корнева Л.Г., Гусаков В.А., Гусев Е.С., Жгарева Н.Н., Крылов А.В., Павлов Д.Ф., Романенко А.В. К вопросу об экологической характеристике слабоминерализованных карстовых озер Центральной России (Владимирская

- область) // Природное наследие России: изучение, мониторинг, охрана: Материалы международной конференции. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 138-139.
6. Гусев Е.С. Сезонная динамика биомассы и доминирующих видов фитопланктона разнотипных карстовых озер Владимирской области // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докладов III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 42.
  7. Гусев Е.С. Сезонная периодичность доминирующих видов диатомовых водорослей в карстовых озерах Владимирской области // Морфология, систематика, онтогенез, экология и биогеография диатомовых водорослей: Сб. тез. IX школы диатомологов России и стран СНГ. Борок, 2005. С. 31.
  8. Gusev E.S. Phytoplankton primary production of the karst lakes in Vladimir oblast (Russia) // Aquatic ecology at the dawn of XXI century. Book of abstracts of the International Scientific Conference in honour of the 100th anniversary of Professor G.G. Winberg. St-Petersburg, 2005. P. 29.
  9. Гусев Е.С. Сезонная сукцессия фитопланктона разнотипных мягководных карстовых озер Владимирской области // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения. Оренбург, 2006. С. 14-24.
  10. Гусев Е.С. Состав и продукционные характеристики фитопланктона небольшого стратифицированного карстового озера // Тезисы докладов IX Съезда ГБО РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2006. С. 125.