

На правах рукописи

Сахарова Екатерина Геннадьевна

**ФИТОПЛАНКТОН ЭКОТОННЫХ ЗОН
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

03.02.10 – Гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель:

Корнева Людмила Генриховна

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, заведующая лабораторией альгологии, доцент, доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

Комулайнен Сергей Федорович

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии рыб и водных беспозвоночных, доктор биологических наук

Гончаров Александр Валентинович

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова», географический факультет, ведущий научный сотрудник кафедры гидрологии суши, кандидат биологических наук

Ведущая организация:

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования "**Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского**"

Защита состоится 25 мая 2017 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д002.036.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская область, Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел.: +7 (48547)24042, e-mail: dissovets@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН по адресу: п. Борок, Ярославская область, Некоузский район, д. 109 и на сайте <http://www.ibiw.ru>

Автореферат разослан «4» апреля 2017 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
Доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Понятие «экотон» впервые было использовано американским ученым Б. Е. Ливингстоном в начале XX-го столетия (Livingston, 1903). С тех пор многие исследователи расширяли и дополняли данный термин, в результате чего признано, что основной признак экотона – проявление краевого эффекта, фиксируемого по специфичности видового состава организмов, увеличению количественных и продукционных характеристик биоты относительно граничащих экосистем (Одум, 1975; Ермохин, 2007; Clements, 1905, 1916, 1936; Janek, 1992; Vander Maarel, 1997; Naiman et al., 1988 и мн. др.). Многочисленные исследователи показали важную роль экотонов в поддержании и сохранении биоразнообразия (Smith et al., 1997; Shneider et al., 1999; Moritz et al., 2000; Schilthuizen, 2000 и др.).

При изучении пограничных участков в водных экосистемах наибольшее место отводится изучению мест слияния морских и континентальных вод (Виноградов, Лисицын, 1981; Виноградов и др., 1994; Телеш и др., 2009; Bianchi, 2007; Telesh, Khlebovich, 2010 и др.). Однако несомненна роль маргинальных зон и в пресноводных экосистемах, в частности, в устьевых областях притоков разнотипных водных объектов и на мелководьях (Ермохин, 2007; Крыленко, 2009; Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012; Прокин, Цветков, 2013 и др.). Мелководные участки выступают в качестве буферных зон, ослабляя поток биогенных веществ и седиментов в водоем (Schlosser, Karr, 1981; Decamps et al., 2004). Устьевые области также являются барьерами, участвующими в трансформации и аккумуляции речного стока, наносов, растворенных веществ в водоемы-приемники (Законнов и др., 2010).

Экотонизация пространства способствует нарушениям (Залетаев, 1997), среди которых наиболее изучено антропогенное воздействие. Однако на экологическое состояние пресноводных экосистем и их пограничных зон оказывает влияние множество факторов, среди которых в наименьшей степени изучено влияние «естественных» (природных). К их числу относится влияние колониальных поселений гидрофильных птиц, гнездящихся на мелководьях и создающих специфичные трансграничные потоки вещества и энергии, способствуя поддержанию переходных участков биоценозов на определенной стадии сукцессионного развития (Галкина, 1977; Сиохин, 1981; Крылов и др., 2009; Кулаков и др., 2010).

Кроме того, в последнее время все чаще отмечаются метеорологические аномалии, в частности, увеличение среднегодовых температур воздуха и воды, в том числе, в летние сезоны (Управление водными ресурсами, 2014). Изменяется также водность, вследствие чего наблюдаются нарушения уровня режима водоемов и водотоков (Кислов и др., 2008; Управление водными ресурсами, 2014), что в условиях водохранилищ усугубляется также антропогенным регулированием стока.

Фитопланктон, как основной продуцент органического вещества в водных экосистемах и первичное звено в трофической цепи, наиболее чутко реагирует на изменения условий обитания и объективно отражает особенности структурно-функциональной организации гидробиоценозов (Трифонов, 1990; Корнева, 2015).

Поэтому изучение его видового состава и структурных показателей может быть использовано для выявления малоисследованных особенностей биологического режима разнотипных маргинальных участков пресноводных экосистем, в том числе в условиях дополнительного поступления биогенных и органических веществ зоогенного происхождения, а также влияния аномальных метеорологических условий и колебаний уровня воды.

Цель исследования: выявить особенности и сходство таксономического состава, динамики и пространственного распределения фитопланктона различных экотонных участков Рыбинского водохранилища.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав, провести флористический и эколого-географический анализ фитопланктона различных экотонов и оценить его особенности в сравнении с прилегающими к ним участками.
2. Изучить сезонную и межгодовую динамику количественных и структурных характеристик фитопланктона экотонных зон водохранилища и провести сравнительный анализ с аналогичными показателями граничащих зон.
3. Выявить особенности состава и структурной организации фитопланктона разнотипных экотонных участков литоральной зоны, сформированных в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колоний водных и околоводных птиц.
4. Выяснить особенности структурной организации фитопланктона экотонных участков водохранилища в периоды, различающиеся по температурному и уровенному режимам.

Научная новизна. Впервые для равнинного водохранилища с сезонным (многолетним) режимом регулирования стока проведен сравнительный анализ флористического состава, динамики и количественного развития фитопланктона разнотипных экотонов в сопоставлении с граничащими с ними участками. Впервые выявлены закономерности изменения состава и структуры фитопланктона разнотипных экотонов водохранилища, расположенных в устьевой области малого притока и в зоне влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц. Впервые прослежен характер формирования видового разнообразия, количественных характеристик и динамики планктонных альгоценозов различных экотонов по мере повышения температуры и снижения уровня воды в водохранилище.

Теоретическая значимость. Полученные результаты вносят существенный вклад в исследование закономерностей структуры и функционирования маргинальных участков водных экосистем, а также расширяют представления о биологических последствиях эвтрофирования и изменения климата.

Практическое значение работы. Полученные данные могут быть использованы для проведения экологического мониторинга, районирования водохранилищ, для оценки и прогнозирования экологического состояния водоемов и эффективности принятия решений в области их рационального природопользования, а также в учебных курсах по дисциплинам «гидробиология» и «экология».

Защищаемые положения:

1. Фитопланктон экотонных участков Рыбинского водохранилища (устьевой области притока малой р. Ильдь и литоральной зоны Волжского плеса) отличается

от такового граничащих областей более высокими флористическим богатством, численностью и биомассой, а также обилием миксотрофных фитофлагеллят.

2. В экотоне, сформированном под влиянием гидрофильных птиц, снижается флористическое богатство водорослей, увеличивается общая биомасса фитопланктона и обилие миксотрофных фитофлагеллят. Наибольший орнитогенный эффект проявляется в период активного гнездования.

3. При увеличении температуры и снижении уровня воды в экотонных участках водохранилища наблюдается повышение флористического богатства и изменение структуры альгоценозов, различающееся в зависимости от типа экотона.

Апробация результатов работы. Основные положения диссертации представлены и обсуждены на: Всероссийской конференции «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 22–25 октября 2012 г.), Всероссийской конференции с международным участием «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов» (Ярославль, 9–10 ноября 2012 г.), 32nd international conference of Polish phycologists «Do thermophilic species invasion threaten us?» (Poland. Konin-Mikorzyn, May 20–23, 2013), XV Школе-конференции молодых учёных «Биология внутренних вод» (Борок, 19–24 октября 2013 г.), III Международной научной конференции «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге» (Борок, 24–29 августа 2014 г.), II Международной конференции «Актуальные проблемы планктологии» (г. Светлогорск, 14–18 сентября 2015 г.), V-ой Международной конференции, посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга (г. Санкт-Петербург, 12–17 октября 2015 г.), IX Всероссийской научно-практической конференции молодых учёных «Понт Эвксинский – 2015» (Севастополь, 17–20 ноября 2015 г.), Всероссийской молодежной конференции «Проблемы современной гидробиологии» (Борок, 10–13 ноября 2016 г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 15 работ, из них 3 статьи в журналах, рекомендованных ВАК РФ, и одна коллективная монография.

Личный вклад соискателя. Автор непосредственно участвовала в получении исходных данных, их обработке и интерпретации. Соискателем проведена микроскопическая обработка количественных проб фитопланктона, проанализированы, обобщены и представлены полученные результаты, сформулированы выводы.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 152 печатных страницах и содержит 42 рисунка и 38 таблиц. Список литературы включает 264 источника, в том числе 91 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает сердечную благодарность своему научному руководителю д.б.н. Л.Г. Корневой за постоянное внимание, поддержку и обсуждение на всех этапах работы; искреннюю признательность за помощь в сборе полевого материала к.б.н. Кулакову, к.б.н. С.Э. Болотову, Т.П. Зайкиной, А.И. Цветкову, М.И. Малину, команде экспедиционного флота ИБВВ РАН; за организацию полевых работ в литорали и в устьевой области р. Ильдь д.б.н. А.В. Крылову; за помощь в определении золотистых водорослей из рода *Synura* к.б.н. Е.С. Гусеву и В.В. Соловьевой за помощь и ценные советы на всех этапах работы.

ГЛАВА 1. ПОГРАНИЧНЫЕ ЗОНЫ ВОДОЕМОВ

1.1 Понятие «экотона». Рассматривается представление об экотонных участках как о зонах, в которых наблюдается повышенное видовое богатство и количественное развитие всех компонентов биоты по сравнению с граничащими системами (Одум, 1975; Livingston, 1903; Clements, 1905, 1916, 1936 и др.). Особое внимание уделено критериям выделения маргинальных структур биоценозов (Ермохин, 2007), в частности, проявлению краевого эффекта (Харченко, 1991; Реймерс, 1994; Булахов, 1997; Крылов, 2005; Ермохин, 2007; Holland, 1988). Подчеркивается роль экотонных участков в поддержании и сохранении высокого биоразнообразия (Одум, 1975; Smith et al., 1997; Shneider et al., 1999; Moritz et al., 2000; Schilthuizen, 2000 и др.; Kark, van Rensburg, 2006 и др.).

1.2 Устьевые участки рек. Дается определение «устьевой области реки» (Михайлов, Горин, 2012). Показаны роль (Крыленко, 2009; Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012; Прокин, Цветков, 2013 и др.) и особенности рассматриваемых экотонных участков (Болотов, Крылов, 2015; Крылов и др., 2015; Малин, Малина, 2015; Столбунов, 2015; Романенко, 2015; Сахарова, Корнева, 2015; Цветков и др., 2015).

1.3 Мелководные зоны водоемов. Анализируются роль и особенности экотонных участков «вода – суша» (Ермохин, 2007; Schlosser, Karr, 1981; Haуcock, Pinaу, 1993; Hanson et al., 1994; Pollock et al., 1998; Hanley, Barnard, 1999; Decamps et al., 2004; Naiman et al., 2005).

1.4 Средообразующая деятельность гидрофильных птиц. Часто экотонные зоны могут возникать внутри гомогенного биоценоза (Ермохин, 2007). В водоемах к таковым можно отнести участки, находящиеся в местах жизнедеятельности водных и околоводных животных. Рассмотрены результаты исследований средообразующей деятельности гидрофильных птиц. Показано их влияние на процессы рельефо- и почвообразования (Плещенко, 1992; Елпатьевский, 1997; Иванов, 2006, 2008 и др.), растительность (Скокова, 1962; Коханов, Скокова, 1967; Бреслина, Карпович, 1967, 1969; Бреслина, 1969, 1977; Парфентьева, 1969; Карпович, Пилипас, 1975; Частухина, 1995 и др.), изменения химического состава воды (Головкин, Позднякова, 1966; Сиохин, 1981;) и сообществ гидробионтов (Головкин, Позднякова, 1966; Головкин, 1967, 1982, 1991; Головкин, Гарковая, 1975; Крылов и др., 2009; Кулаков и др., 2010; Murphy, 1923; Andrikovics et al., 2006; Boros et al., 2006; Hoyer et al., 2006; Kameda et al., 2006; Longcore et al., 2006; McParland, Paszkowski, 2006; Paszkowski, Tonn, 2006; Walsh et al., 2006; Unckless, Makarewicz, 2007 и др.).

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты полевых наблюдений (всего 219 проб), проведенных в 2009–2011 гг. на разнотипных мелководьях и местах гнездования околоводных птиц (озерной чайки – на защищенном и серой цапли – открытом мелководье) Волжского плеса Рыбинского водохранилища, а также в устьевой области малой р. Ильдь. В литорали пробы отбирали в мае – сентябре 2009 г., в апреле – сентябре 2010 г. и в мае – июле 2011 г., на защищенном мелководье – в 2009–2011 гг., на открытом – 2009–2010 гг. Для оценки орнитологического воздействия на фитопланктон мелководий сравнивались данные, полученные на «фоно-

вых» биотопах, не испытывающих на себе влияние гнездовой птиц. При этом учитывалось, чтобы морфометрические и гидрологические условия на фоновых биотопах были максимально сходны с таковыми, расположенными в районах птичьих колоний. Отбор проб проводили с периодичностью в 7–14 дней в период гнездования птиц (май – июль) и 1–2 раза в месяц после покидания птицами гнездового участка (август – сентябрь). На участке фронтальной зоны и переходной зоны приемника устьевого области р. Ильдь пробы отбирались в апреле – октябре 1–2 раза в месяц в 2009–2011 гг. В 2011 г. исследования проводились также в переходной зоне притока. Для сравнения был использован материал, собранный в июне – августе 2009 г., в мае – октябре 2010 г., в мае – сентябре 2011 г. на глубоководной станции Волжского плеса, расположенной в пелагиали напротив бывшего с. Коприно, и на участке свободного течения р. Ильдь.

Концентрацию фитопланктона осуществляли путем прямой фильтрации под слабым давлением последовательно через мембранные фильтры с диаметром пор 5 и 1.2 мкм. Далее пробы сгущали до объема 5 мл и фиксировали с помощью раствора Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты (Методика..., 1975). Биомасса фитопланктона определялась с помощью счетно-объемного метода (Методика..., 1975). За доминирующие принимались таксоны, биомасса и численность которых превышала или равнялась 10% от их общих величин. Идентификация видового состава и количественный учет водорослей осуществляли под световым микроскопом Carl Zeiss Primo Star в камере «Учинская-2» объемом 0.01 мл. В отдельных случаях готовились постоянные препараты для уточнения видового состава доминирующих диатомовых (в СМ) и чешуйчатых золотистых (в ТЭМ) водорослей. Подготовку панцирей для световой и электронной микроскопии осуществляли методом холодного сжигания (Методика..., 1975). При анализе данных использовали индекс ценотического разнообразия Шеннона (H), доминирования Симпсона (S), выравненности Пиелу (E), рассчитанные по биомассе. Степень сходства флор оценивали с помощью коэффициента Сёренсена (Миркин, Розенберг, 1983). Исходя из полного списка водорослей, был проведен также иерархический кластерный анализ. Группировку местообитаний по наличию или отсутствию видов осуществляли с помощью метода Варда. Соотнесение видов к зонам сапробности проводили согласно спискам индикаторных организмов Р. Вегла (Wegl, 1983). Эколого-географический анализ водорослей осуществлялся с помощью общепринятых классификаций, учитывалось предпочтение таксонов к определенному местообитанию, отношению к рН и галобности воды (Корнева, 2015).

Статистическую обработку полученных результатов проводили в программе Statistica 8.0 и MS Exel 2013. Рассчитывались средние значения (M), стандартные отклонения (m), доверительный интервал (P) определяемых параметров. Достоверность отличий в сезонной динамике биомассы фитопланктона оценивали с помощью непараметрического рангового U-критерия Манна–Уитни. Для сравнения средних значений биомассы, численности и структурных компонентов фитопланктона использовали однофакторный дисперсионный анализ (one-way ANOVA). В работе обсуждались лишь достоверные различия ($p < 0.05$).

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1 Рыбинское водохранилище. Исследования проводились в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. В разделе рассмотрены основные морфометрические, гидрологические, гидрохимические и гидробиологические характеристики водоема (Экологические проблемы, 2001; Минеева, 2004; Копылов, Косолапов, 2008; Литвинов, 2010; Степанова, 2013; Корнева, 2015 и др.).

Исследования приходились на периоды, существенно отличающиеся по климатическим и метеорологическим условиям (рис. 1). В 2009 г. температура воды $> 20^{\circ}\text{C}$ в поверхностном слое водохранилища удерживалась непродолжительный период, в 2010 г. ее значения $> 20^{\circ}\text{C}$ сохранялись с середины июля до середины августа, а в 2011 – с начала июля до конца августа. Летние температуры воды в 2010 г. достигали экстремально высоких величин. Средний уровень воды в водохранилище ежегодно снижался примерно на 40 см. В 2009 г. среднегодовой уровень воды водохранилища составлял 101.06 ± 0.14 м, в 2010 г. – 100.70 ± 0.20 м, а в 2011 г. – 100.29 ± 0.26 м. Средние за год значения рассматриваемого показателя в 2009 г. достоверно превышали таковые 2011 г. ($F = 3.57, p < 0.05, df = 2, \text{one-way ANOVA}$).

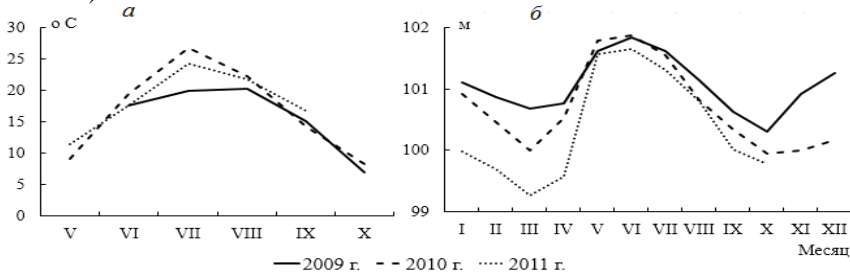


Рис. 1. Динамика температуры (а) и уровня (б) воды Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2009–2011 гг.

3.2 Мелководная зона Рыбинского водохранилища. Мелководная зона Рыбинского водохранилища составляет при НПУ 30 – 44% его площади в речных и 14% в Главном плесе (Бакастов, 1976). Предыдущие работы на литорали показали, что прибрежные участки характеризовались наличием богатых и специфичных сообществ фито- и зоопланктона (Приймаченко, 1959; Башкатова, 1976; Корнева, 1983; Столбунова, 2005; Соловьева, Корнева, 2006), высоким уровнем первичного продуцирования (Минеева, 2009). Настоящие исследования проводились на открытой и защищенном мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Открытая литораль находилась в районе острова Радовский ($58^{\circ}03'$ с.ш., $38^{\circ}17'$ в.д.) и была лишена зарослей высшей водной растительности. Защищенное прибрежье ($58^{\circ}02'$ с.ш., $38^{\circ}15'$ в.д.) примерно на 60% площади было покрыто зарослями высшей водной растительности, среди которой преобладал тростник южный *Phragmites australis* (Cav.) Trin. Ex Steud. (40% площади зарослей) и камыш озерный *Scirpus lacustris* L. (~40%) (Крылов и др., 2012).

Открытое мелководье находилось под влиянием продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.). Колония размещалась в центральной части о-ва Радовский, занимая площадь 300×150 м, и насчитывала ~ 100 гнезд (~ 200

взрослых птиц) (Кулаков и др., 2010; Крылов и др., 2012). Защищенное мелководье находилось под влиянием озерной чайки (*Larus ridibundus* L). Гнездовья находились в зарослях макрофитов (~ 90%) на расстоянии 40–120 м от берега и занимала площадь ~ 250×80 м. Колония включала ~ 300 птиц (Крылов и др., 2009; Крылов и др., 2012).

3.3 Устьевая область р. Ильдь. Речной сток в Рыбинском водохранилище составляет 94% от всего поступления воды. На малые и средние реки (61 водоток) приходится до 1/3 общего притока (Рыбинское водохранилище..., 1972). Детальное изучение устьевой области р. Ильдь позволило провести ее районирование (Крылов и др., 2010, 2015; Болотов и др., 2012). За основу принципа выделения границ устья и ее отдельных участков была принята удельная электропроводность воды, как показатель генезиса водных масс (Ершова, Эдельштейн, 1966). В рамках выделенной области было отмечено три зоны, которые достоверно различались по рассматриваемому показателю между собой и с граничащими водными системами (Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012): переходная зона притока, фронтальная зона и переходная зона приемника. Максимальные значения легкоокисляемого органического вещества, БПК₅, ХПК, взвеси весь вегетационный период регистрировались во фронтальной зоне устьевого участка (Цветков и др., 2015). В устьевой области происходит аккумуляция большей части наносов, приносимых рекой (Рыбинское водохранилище..., 1972).

ГЛАВА 4. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПЛАНКТОНА

4.1. Флористический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона мелководий. Всего в фитопланктоне мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища было обнаружено 413 таксонов рангом ниже рода из 8 отделов, 20 порядков и 120 родов. В составе фитопланктона защищенного мелководья зарегистрировано 317 видов и внутривидовых таксонов. Наибольшим флористическим богатством отличались отделы зеленых (Chlorophyta) (53%) и эвгленовых (Euglenophyta) (15%) водорослей. На участке открытой литорали был обнаружен 201 таксон рангом ниже рода, из них 49% составили зеленые, 16% – диатомовые (Bacillariophyta) водоросли. В альгофлоре участка пелагиали водохранилища выявлен 171 таксон. Флористически наиболее насыщены отделы Chlorophyta (52%) и Bacillariophyta (21%). Таким образом, наибольшим таксономическим богатством характеризовался участок защищенного побережья, покрытого зарослями высшей водной растительности.

В 2010–2011 гг., в период повышенных температур воды и более низкого уровня, на защищенном побережье и в глубоководной части водохранилища прослеживалось увеличение флористического богатства фитопланктона в основном за счет повышения числа зеленых водорослей. Наибольшее флористическое сходство фитопланктона наблюдалось между участками защищенного и открытого мелководий в 2010–2011 гг. (коэффициент Сёренсена 0.68–0.79). Максимальные различия выявлены в альгофлоре участков защищенной литорали и глубоководной станции (0.34–0.57). При кластеризации флористического состава по мере различия (евклидово расстояние) в отдельный кластер выделился глубоководный участок водохранилища (рис. 2). В «литоральном» кластере в свою очередь вычлени-

космополитными видами и облигатными планктонами. По отношению к галобности и рН воды преобладали индифферентные виды. Среди водорослей индикаторов сапробности большинство таксонов относилось к β – мезосапробам.

4.3 Флористический состав и эколого-географическая характеристика фитопланктона устьевой области р. Ильдь и граничащих участков. В 2009–2011 гг. на участках устьевой области р. Ильдь обнаружено 262 таксона рангом ниже рода. В пелагиали водохранилища и в зоне свободного течения реки отмечался 171 и 178 таксон соответственно. Устьевая область притока характеризовалась наибольшим числом внутриродовых таксонов цианопрокариот (Cyanoprokaryota), золотистых (Chrysophyta), зеленых и эвгленовых водорослей.

По мере увеличения температуры воды с 2009 по 2011 гг. на всех исследованных участках наблюдалось повышение общего видового богатства фитопланктона, а также зеленых, золотистых, эвгленовых водорослей и цианопрокариот. При кластеризации флористического состава в отдельный кластер выделился фитопланктон 2011 г. не зависимо от участка исследования (рис. 3). Другой кластер составляла альгофлора 2009–2010 гг.

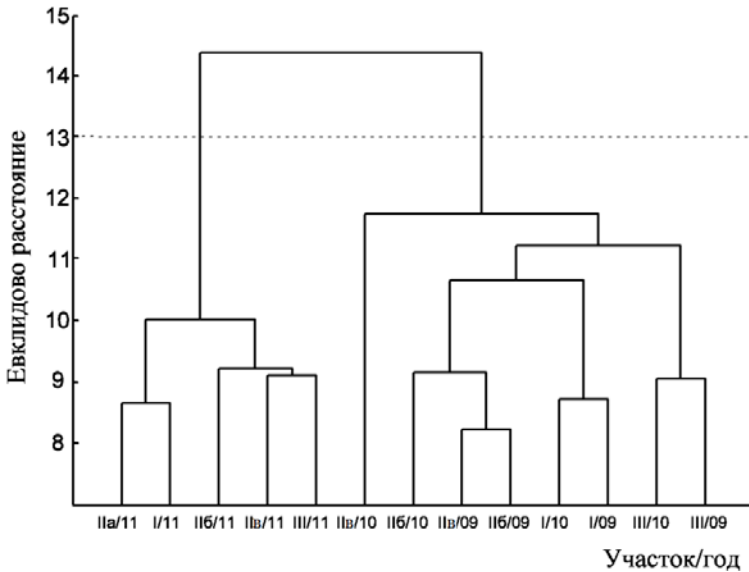


Рис. 3. Дендрограмма флористического различия фитопланктона разных зон устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков. Обозначения: I – зона свободного течения реки, IIa – переходная зона притока, IIb – фронтальная зона, IIв – переходная зона приемника, III – водохранилище.

Альгофлора устьевых участков и прилегающих зон была сформирована космополитами, индифферентами по отношению к рН и солености воды. На всех участках преобладали β – мезосапробы. По типу местообитания преобладали облигатные планктоны, число которых было максимальным в открытой части водохранилища.

ГЛАВА 5. ДИНАМИКА И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ЭКОТОННЫХ ЗОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

5.1 Сезонная динамика фитопланктона прибрежной и глубоководной части Волжского плеса. В сезонном ходе биомассы защищенного побережья в 2009 г. наблюдалось четыре подъема. Поздневесенний максимум определялся преобладанием *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, а в июле к ним присоединялись *Cryptomonas curvata* Ehr., *C. ovata* Ehr. Августовский подъем биомассы был обусловлен доминированием комплекса *Euglena* sp., *Gymnodinium* sp., *Mougeotia* sp., осенний – *Cryptomonas curvata*, *C. marssonii* Skuja, *Euglena* sp. В 2010 г. сезонная динамика характеризовалась одним максимумом в конце июня, который был составлен *Aulacoseira ambigua* (Grun.) Sim., *Melosira varians* Agardh и *Euglena* sp.. В 2011 г. в динамике биомассы фитопланктона превалировали диатомовые *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., а также адаптированные к закисленным высокоцветным водам зеленые (стрептофитовые) водоросли: *Desmidium swartzii* Agardh, *Mougeotia* sp., *Spirogyra* sp., *Zygnema* sp. В 2009 г. сезонном ходе биомассы планктонных водорослей открытой литорали выявлено три пика. Поздневесенний и июльский максимумы характеризовались доминированием *Stephanodiscus hantzschii*, *Navicula capitatoradiata* Germain, *N. radiosa* Kütz., *N. tripunctata* (O. Müller) Bory, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compère, и августовский, формировавшийся цианопрокариотами – *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.. В 2010 г. максимальных значений биомасса достигала в начале мая за счет диатомовых, а также в начале и конце июня, когда к ним присоединились динофитовые водоросли *Peridiniopsis kevei* Grigorszky et Vasas, *Peridiniopsis* sp. В сезонной периодичности биомассы фитопланктона глубоководной части водохранилища прослеживался один летний максимум, сформированный во все три года исследований преимущественно нитчатými центрическими диатомовыми водорослями *Stephanodiscus binderanus* (Kütz.) Krieger, *S. invisitatus* Hohn et Hellerman, *Aulacoseira ambigua*, *A. granulata* и *Melosira varians*.

В целом в отличие от глубоководной части водохранилища в динамике биомассы литорали наблюдалось увеличение чередований частоты ее спадов и подъемов, что обычно происходит при увеличении вариативности состояния водной среды и снижении глубины (Девяткин, 1983; Корнева, 1983) и наблюдается в высокотрофных водах (Корнева, 2015; Trifonova, 1988).

5.2 Особенности многолетней динамики и пространственного распределения фитопланктона мелководий Волжского плеса. Средневегетационная биомасса фитопланктона защищенной литорали в 2009 г. составила 8.93 ± 1.25 г/м³, в 2010 г. – 5.87 ± 2.30 г/м³, в 2011 г. – 6.50 ± 0.76 г/м³. В первые два года основу биомассы создавали диатомеи (25–32% от общей биомассы в 2009 г. и 2010 г. соответственно), криптомонады (26–16%), эвгленовые (18–25%), динофитовые (10–13%) и зеленые (12–10%) водоросли. В 2011 г. высоким оставался вклад диатомовых водорослей (37%), однако значительно возросла роль зеленых (37%) и уменьшилась таковая криптофитовых (9%), динофитовых (3%) и эвгленовых (8%) водорослей. Средневегетационные величины биомассы фитопланктона открытой литорали составили 7.84 ± 1.42 г/м³ и 5.022 ± 0.89 г/м³ в 2009 г. и 2010 г. соответственно. Основная доля суммарной биомассы была сформирована диатомеями (54–64%), им

сопутствовали криптомонады (16–9%), динофлагелляты (7–11%) и зеленые (10–11%) водоросли. В глубоководной части водохранилища средневегетационная биомасса значительно снижалась, составляя в 2009 г. 0.73 ± 0.20 г/м³, в 2010 г. – 4.30 ± 2.29 г/м³ и в 2011 г. – 3.08 ± 0.88 г/м³. В течение всех периодов наблюдений преобладали диатомовые водоросли (72, 88 и 72% соответственно).

Таким образом, наибольшие значения биомасс были характерны для защищенного побережья. По мере увеличения глубины величины рассматриваемого показателя снижались. Структура фитопланктона мелководного участка существенно отличалась от таковой пелагиали (рис 4). Биомасса диатомей и цианопрокариот снижалась, при этом увеличивалась биомасса зеленых (конъюгат) водорослей и миксотрофных флагеллят (криптофитовых, динофитовых, золотистых, эвгленовых). Известно, что увеличение степени доминирования видов, которые способны к миксотрофному питанию происходит при органическом загрязнении и росте трофии воды (Sládečková, Sládeček, 1993). Интенсивно развивающиеся на данном участке макрофиты способствуют созданию неблагоприятных световых условий для развития фитопланктона. Это, возможно, приводит к снижению суммарной биомассы водорослей и к повышению доли миксотрофных (фаготрофных) жгутиковых форм, которые хорошо адаптированы к низкому уровню освещенности (Olrik, 1998).

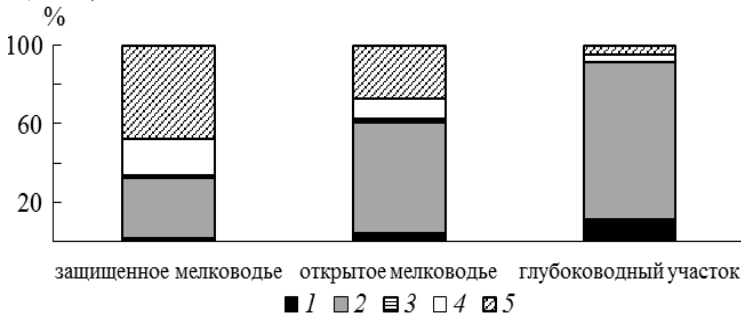


Рис. 4. Соотношение разных групп водорослей в общей биомассе фитопланктона на мелководьях и глубоководном участке Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Условные обозначения: 1 – цианопрокариоты, 2 – диатомовые, 3 – желтозеленые, 4 – зеленые, 5 – миксотрофные фитоплагелляты.

При повышении температуры и снижении уровня воды в пелагиали Волжского плеса в 2010–2011 гг. был отмечен рост средневегетационной биомассы фитопланктона в 3–4 раза. В литорали, наоборот, наблюдалось уменьшение биомассы водорослей более чем в 1.5 раза (рис. 5). По мере увеличения температуры и снижения уровня воды с 2009 по 2011 гг. на защищенном мелководье наблюдался рост количества нитчатых конъюгат. Увеличение доли нитчатых зеленых водорослей и миксотрофов при снижении общей биомассы фитопланктона отмечалось в условиях дистрофикации водоемов (Acidic Pit Lakes, 2013).

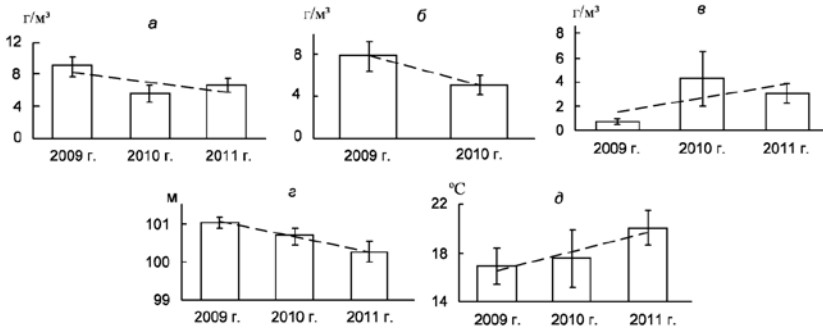


Рис. 5. Средневегетационные ($M \pm m$) значения биомассы фитопланктона, защищенного (а) и открытого (б) мелководий, глубоководного участка водохранилища (в), среднегодовые значения уровня (г) воды, средняя за вегетационный период температура (д). Пунктирная линия – линия тренда.

Таким образом, произошедшие структурные изменения в альгоценозах прибрежных территорий, а также снижение суммарной биомассы фитопланктона может быть обусловлено заболачиванием территории и увеличением степени зарастания высшей водной растительностью. В пелагиали с повышением температуры и снижением уровня воды отмечалось увеличение биомассы летних форм диатомовых водорослей *Aulacoseira ambigua* и *A. granulata*, которые характерны для хорошо прогреваемых эвтрофных вод (Reynolds et al., 2002) и повышение вклада в биомассу цианопрокариот.

5.3 Разнообразие и размерный состав альгоценозов прибрежной и глубоководной зоны Волжского плеса. Удельное богатство водорослей (ЧВП – число видов в пробе) увеличивалось по мере снижения глубины (табл. 1).

Таблица 1. Средневегетационные показатели разнообразия и размерных характеристик фитопланктона мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Тип мелководья	Месяц, год	H	E	S	ЧВП	V, мкм ³	P
Защищенное мелководье	V-IX, 2009	4.09±0.13	0.71±0.02	0.11±0.02	57±4	2357	1171
	IV-IX, 2010	4.26±0.18	0.71±0.02	0.10±0.02	64±4	1959	548
	V-VII, 2011	3.69±0.16	0.62±0.02	0.17±0.02	73±1	3102	973
Открытое мелководье	V-IX, 2009	3.79±0.11	0.69±0.02	0.13±0.01	46±2	2938	1682
	IV-IX, 2010	3.67±0.19	0.68±0.03	0.15±0.04	43±3	2405	1492
Пелагиаль	VI-IX, 2009	3.14±0.30	0.63±0.05	0.23±0.07	32±3	902	163
	V-X, 2010	2.43±0.25	0.48±0.06	0.36±0.06	39±5	1096	422
	V-IX, 2011	2.60±0.18	0.47±0.04	0.30±0.04	48±4	1027	407

Самые высокие значения средневегетационного индекса ценотического разнообразия наблюдались на защищенном мелководье в 2009 и 2010 гг. Литоральный участок водохранилища характеризовался более низкими величинами доминирования и более высокими – выравненности по сравнению с пелагиалью водо-

хранилища. Значения среднеценотического объема (V) клеток фитопланктона на обоих мелководных участках был выше, чем в глубоководной зоне. Вместе с тем, наблюдалось увеличение степени сезонного варьирования (по доверительному интервалу – P) этого показателя в литорали по сравнению с открытой частью водохранилища. Увеличение сезонной варибельности структурных компонентов фитопланктона наблюдается в условиях интенсификации эвтрофирования (Корнева, 2015).

5.4 Сезонная динамика и структурные показатели фитопланктона мелководий в местах активного гнездования птиц. Средневегетационная биомасса фитопланктона защищенной литорали, находящейся в местах гнездования чаек в 2009 г составила 9.19 ± 1.64 г/м³, в 2010 г. – 8.31 ± 1.96 г/м³ в 2011 г. – 7.76 ± 1.50 г/м³, что превышало таковую фонового побережья (см. раздел 5.1). За три года исследований основу биомассы создавали диатомовые (24, 16 и 20% от общей биомассы в 2009, 2010, 2011 гг. соответственно), криптофитовые (30, 15, 7%), звгленовые (22, 32, 9%) водоросли. В 2009–2010 гг. высокий вклад в значение рассматриваемого показателя вносили динофлагелляты (12 и 19% соответственно). Доля зеленых водорослей в 2011 г. составила 58% от средней биомассы фитопланктона.

Таблица 2. Средневегетационная ($M \pm m$) биомасса (г/м³) фитопланктона мелководий Рыбинского водохранилища на фоновом (над чертой) и находящимся под влиянием птиц (под чертой) участках в разные годы

Отдел	Защищенное мелководье			Открытое мелководье	
	2009 г.	2010 г.	2011 г.	2009 г.	2010 г.
Cyanoprokaryota	0.08 ± 0.03	0.06 ± 0.04	0.22 ± 0.12	0.33 ± 0.34	0.17 ± 0.16
	0.05 ± 0.02	0.01 ± 0.01	0.07 ± 0.02	0.20 ± 0.09	0.16 ± 0.15
Bacillariophyta	2.21 ± 0.48	1.75 ± 0.51	2.41 ± 0.64	4.13 ± 1.21	3.18 ± 0.79
	2.27 ± 1.28	1.29 ± 0.50	1.53 ± 0.68	4.28 ± 0.92	1.52 ± 0.40
Xanthophyta	0.08 ± 0.04	0.08 ± 0.07	0.10 ± 0.03	0.28 ± 0.14	0.00 ± 0.00
	0.12 ± 0.11	0.04 ± 0.01	0.19 ± 0.05	0.20 ± 0.09	0.01 ± 0.00
Chlorophyta	1.05 ± 0.65	0.54 ± 0.23	2.41 ± 0.48	0.76 ± 0.30	0.52 ± 0.15
	0.33 ± 0.06	1.37 ± 0.93	4.51 ± 1.54	0.93 ± 0.26	1.48 ± 1.13
Миксотрофные динофлагелляты	5.52 ± 1.68	3.09 ± 1.31	1.36 ± 0.37	2.34 ± 0.49	1.14 ± 0.31
	6.40 ± 1.70	5.60 ± 2.06	1.44 ± 0.43	4.39 ± 1.43	2.30 ± 0.87
Всего	8.93 ± 1.25	5.53 ± 1.10	6.49 ± 0.76	7.84 ± 1.42	5.02 ± 0.89
	9.19 ± 1.64	8.31 ± 1.96	7.58 ± 1.50	10.00 ± 1.44	5.47 ± 1.21

В открытом побережье, испытывающем на себе влияние продуктов жизнедеятельности цапель, в 2009 г. средневегетационная биомасса водорослей достигала 10.00 ± 1.44 г/м³, в 2010 г. – 5.48 ± 1.21 г/м³, в то время как на фоновой литорали она имела более низкие значения (см. раздел 5.1). Основу биомассы фитопланктона составляли диатомеи, причем их доля в суммарное значение рассматриваемого показателя снижалась в побережье, испытывающем влияние цапель: в 2009 г. от 54% на фоновом биотопе до 43% в местах гнездовых и в 2010 г от 63 до 28%. Динофитовые (от 7 до 13% в 2009 г. и от 11 до 18% в 2010 г.), криптофитовые (от 16 до 23% в 2009 г. и от 9 до 16% в 2010 г.) и зеленые (от 10 до 27% в 2010 г.) водо-

росли, наоборот, играли бóльшую роль в биомассе мелководья, подверженном влиянию птиц.

В местах гнездования чаек и цапель средняя за вегетационный сезон суммарная биомасса фитопланктона и биомасса миксотрофных фитофлагеллят были выше, чем на фоновых мелководьях (табл. 2).

В период активного гнездования птиц достоверно увеличивалась биомасса эвгленовых водорослей на защищенном мелководье, заселенном чайками (2009 г.) (критерий Манна–Уитни равен 8 при $p = 0.035$) и криптононад в открытой литорали, подверженной влиянию цапель (2009 и 2010 гг.) (критерий Манна–Уитни равен 7, при $p = 0.025$) по сравнению с таковыми на фоновых участках прибрежий (рис. 6).

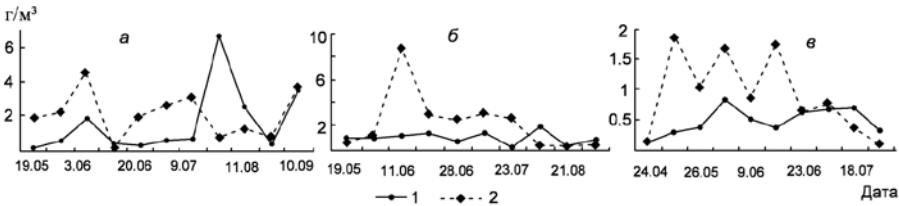


Рис. 6. Сезонная динамика биомассы эвгленовых в 2010 г. (а) и криптофитовых водорослей в 2009 (б) и 2010 гг. (в) на фоновых (1) и подверженных влиянию птиц (2) мелководьях.

Следовательно, литоральные участки, которые испытывали на себе дополнительную биогенную нагрузку в результате поступления продуктов жизнедеятельности птиц, характеризовались повышенной биомассой и обилием миксотрофов, что служит показателем органического загрязнения вод (Сафонова, 1987; Корнева, 1999, 2009; Rosowski, 2003). Наиболее сильная реакция фитопланктона на воздействие гидрофильных птиц наблюдалась в короткий период влияния фактора – гнездования. Исходя из этого, литораль, находящуюся под влиянием продуктов жизнедеятельности птиц можно отнести к «раневому» экотону (Залетаев, 1997).

5.5. Сезонная динамика фитопланктона различных зон устьевой области р. Ильдь и граничащих участков. Для сезонной динамики биомассы фитопланктона участка свободного течения р. Ильдь в 2009–2010 гг. было характерно наличие позднего пика (октябрь) в развитии водорослей за счет активной вегетации золотистых *Synura glabra* (Korsch.) Huber-Pestalozzi. В 2011 г. в ходе биомассы фитопланктона отмечен максимум в конце августа при доминировании *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Schrank. В сезонной динамике биомассы фитопланктона переходной зоны притока устьевой области в 2011 г. наблюдалось два пика: в конце июня за счет преобладания *Anabaena scheremetievi* Elenk., *A. scheremetievi* var. *ovalispora* (Kisselev) Elenk., *Anabaena* sp.sp. и в конце августа, в период активного развития комплекса динофлагеллят *Ceratium hirundinella*, *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenfeld) Bourelly, *P. polonicum* (Włoszyńska) Bourelly. Сезонная динамика биомассы фитопланктона фронтальной зоны устьевой области в 2009–2011 гг. характеризовалась одним летним максимумом. В этот период в 2009 г. доминировали криптофитовые *Cryptomonas marssonii* и цианопрокарियोты *Anabaena* sp., *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ex Bornet et Flahault, в 2010 г. –

диатомей *Aulacoseira ambigua*; *A. granulata*, в 2011 г. – динофлагелляты *Diplopsalis acuta* (Apstein) Entz, *Ceratium hirundinella*, *Glenodinium quadridens* (Stein) Bourelly. Для сезонной динамики биомассы фитопланктона переходной зоны приемника устьевой области в 2009 г. было характерно наличие весеннего и летнего пиков. Первый был обусловлен развитием диатомей *Stephanodiscus hantzschii*, *Ulnaria ulna* и криптонадой *Cryptomonas curvata*, второй – криптофитовыми водорослями *Cryptomonas marssonii*, *C. curvata*. В 2010–2011 гг. в сезонном ходе биомассы отмечен один максимум: в 2010 г. – в конце августа, в 2011 г. – в конце сентября. В первом случае доминировали диатомей *Aulacoseira ambigua* и *A. granulata*, во втором – к ним присоединялся *Diplopsalis acuta*. Сезонная динамика биомассы фитопланктона целагиали водохранилища описана в разделе 5.1.

5.6 Особенности динамики и пространственного распределения фитопланктона различных зон устьевой области р. Ильдь и граничащих участков. Средневегетационная биомасса фитопланктона свободного течения р. Ильдь в 2009–2011 гг. составила 1.03 ± 0.26 г/м³ в 2009 г., 2.21 ± 0.75 г/м³ в 2010 г. и 2.31 ± 0.27 г/м³ в 2011 г. По вкладу в суммарную биомассу в первый год исследований преобладали диатомовые (48% от общей биомассы), золотистые (25%) и криптофитовые (12%); во второй – золотистые (41%), диатомовые (33%) и динофитовые (12%); в третий год – динофитовые (57%) и диатомовые водоросли (29%). В переходной зоне притока устьевой области в 2011 г. средневегетационная биомасса фитопланктона составила 4.50 ± 1.05 г/м³ и формировалась в основном цианопрокарриотами (44%) и динофитовыми (44%) водорослями. Во фронтальной зоне устьевой области средневегетационная биомасса фитопланктона варьировала от 3.90 ± 1.03 г/м³ в 2009 г. до 5.44 ± 1.93 г/м³ в 2010 г. и 9.23 ± 0.93 г/м³ в 2011 г. Структуру альгоценоза определяли цианопрокарриоты, диатомовые и криптофитовые водоросли, составляющие соответственно 12, 25 и 34% в первый год наблюдения, 32, 39, 15 – во второй и 17, 12, 12 – в третий. В 2009 г. к ним присоединились зеленые (13%), а в 2011 г. – динофитовые (44%) водоросли. В переходной зоне приемника устьевой области средние значения биомасс достигали в 2009 г. 1.36 ± 0.42 г/м³, в 2010 г. – 6.95 ± 2.57 г/м³ и в 2011 г. – 11.58 ± 1.46 г/м³. В структуре сообществ в первый год исследований преобладали криптофитовые (41%) и диатомовые (39%) водоросли. В 2010–2011 гг. доминировали диатомей (74 и 77% соответственно) и цианопрокарриоты (11 и 12%).

Фитопланктон устьевой области притока характеризовался наибольшими значениями средневегетационной биомассы и численности. Причем биомасса водорослей этого участка иногда превышала таковую граничащих областей в 4 раза (рис. 7). В 2009–2010 гг. наибольшая средневегетационная биомасса и численность фитопланктона фиксировалась во фронтальной зоне устьевой области и достоверно превышала таковые граничащих участков (в 2009 г. биомасса: $F = 6.22$, $p < 0.05$, $df = 3$, one-way ANOVA, в 2009–2010 гг. численность: $F = 3.39$, $p < 0.05$, $df = 3$; $F = 3.61$, $p < 0.05$, $df = 3$ соответственно). В 2011 г. наибольшей средневегетационной биомассой характеризовалась переходная зона приемника устьевой области, достоверно превышая значения в реке и водохранилище ($F = 3.85$, $p < 0.05$, $df = 3$).

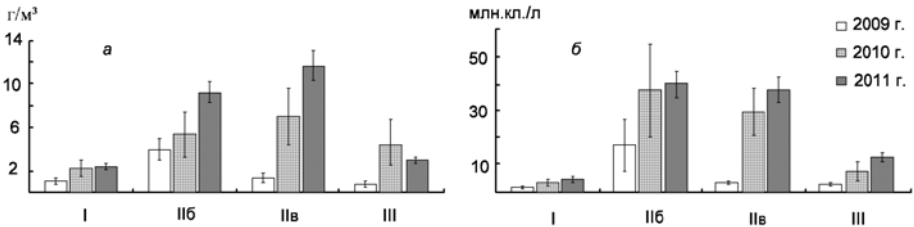


Рис. 7. Средневегетационные значения биомассы (а) и численности (б) фитопланктона устьевой области р. Ильда и пограничных участков в 2009–2011 гг. Условные обозначения: I – зона свободного течения реки, IIб – фронтальная зона, IIв – переходная зона приемника, III – водохранилище.

При повышении температуры и снижении уровня воды в 2010–2011 гг. был отмечен рост средневегетационных величин численности и биомассы фитопланктона как в устьевой области притока, так и на участках граничащих экосистем. Однако достоверно эти значения изменялись лишь в переходной зоне приемника в 2011 г., который характеризовался наибольшей продолжительностью температур воды $\geq 20^{\circ}\text{C}$ и наименьшим уровнем ($F = 3.72$, $p < 0.05$, $df = 2$; $F = 4.69$, $p < 0.05$, $df = 2$ биомасса и численность соответственно).

В 2009 г. в устьевой области реки формировалось наиболее специфичное сообщество водорослей: в отличие от пограничных участков здесь наблюдалось повышение доли миксотрофных фитофлагеллят (криптофитовых, динофитовых и эвгленовых), а также зеленых водорослей, а пропорция диатомей, наоборот, снижалась (рис. 8).

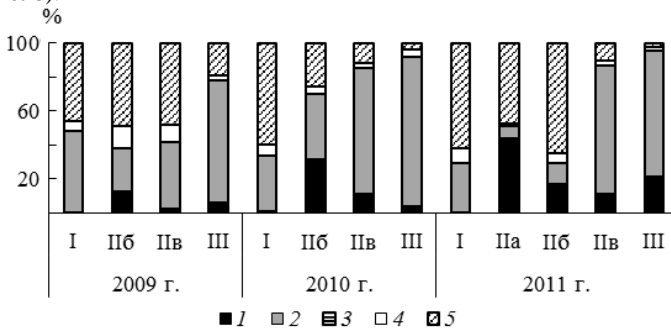


Рис. 8. Соотношение разных групп водорослей в общей биомассе фитопланктона устьевой области р. Ильда и пограничных участков в 2009–2011 гг. Обозначения: 1 – цианопрокариоты, 2 – диатомовые, 3 – желто-зелёные, 4 – зеленые, 5 – миксотрофные фитофлагелляты.

В более жаркие 2010–2011 гг. пространственная структура сообществ выравнивалась: фитопланктон переходной зоны приемника устьевой области был наиболее сходным с сообществом глубоководного участка водохранилища, а переходная (в 2011 г.) и фронтальная зона устьевой области притока – с зоной свободного течения реки (рис. 9). Однако, как и в предыдущий 2009 г., в фитопланктоне разных

зон устьевой области доля миксотрофов и цианопрокариот увеличивалась, а диатомей – уменьшалась.

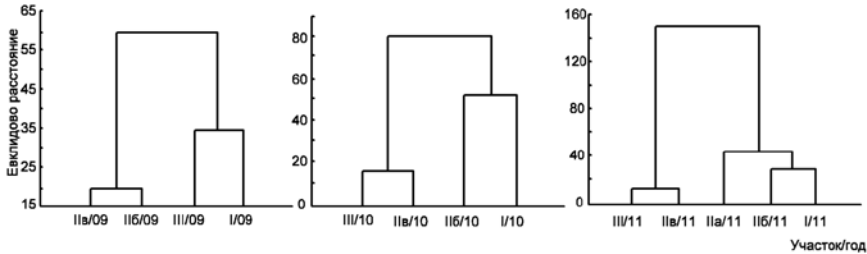


Рис. 9 Дендрограмма различия относительной биомассы отделов фитопланктона разных зон устьевой области р. Ильдь и прилегающих к ним участков. Условные обозначения: I – зона свободного течения реки, IIa – переходная зона притока, IIb – фронтальная зона, IIв – переходная зона приемника, III – водохранилище

Таким образом, фитопланктон устьевых участков относительно сообществ граничащих областей характеризовался большими значениями численности и биомассы, а также повышенной долей миксотрофных фитофлагеллят. При увеличении температуры и снижении уровня воды в этих зонах увеличивалась биомасса и численность фитопланктона, повышалась доля цианопрокариот и снижалось его ценотическое своеобразие.

5.7 Разнообразии и размерный состав альгоценозов устьевой области р. Ильдь и граничащих участков. Наибольшее среднее удельное богатство (число видов в пробе) фитопланктона было отмечено в переходной зоне приемника устьевой области (табл. 3). В 2010–2011 гг. средневегетационные значения индексов разнообразия и выравненности фитопланктона фронтальной зоны устьевой области достоверно превышали таковые реки и водохранилища, а индекс доминирования наоборот – отличался минимальными значениями.

Таблица 3. Средневегетационные показатели разнообразия фитопланктона устьевой зоны р. Ильдь и граничащих участков

Показатель	Год	Река	Фронтальная зона	Переходная зона приемника	Водохранилище
ЧВП	2009	32±3 ^{AB}	44±5 ^B	43±3 ^B	37±2 ^A
	2010	42±2 ^A	45±3 ^A	59±4 ^B	39±5 ^A
	2011	47±5 ^A	55±5 ^A	70±4 ^B	48±6 ^A
H	2009	3.14±0.30 ^A	3.70±0.13 ^A	3.62±0.19 ^A	3.11±0.35 ^A
	2010	2.62±0.35 ^A	3.58±0.13 ^B	2.31±0.37 ^A	2.43±0.24 ^A
	2011	2.79±0.45 ^{AB}	3.82±0.19 ^C	2.73±0.29 ^{AB}	2.44±0.17 ^A
E	2009	0.63±0.05 ^A	0.68±0.01 ^A	0.67±0.03 ^A	0.60±0.06 ^A
	2010	0.49±0.06 ^A	0.66±0.02 ^B	0.40±0.06 ^A	0.48±0.06 ^A
	2011	0.51±0.08 ^B	0.66±0.03 ^B	0.45±0.05 ^A	0.45±0.04 ^A
S	2009	0.23±0.07 ^A	0.14±0.01 ^A	0.15±0.03 ^A	0.23±0.08 ^A
	2010	0.34±0.08 ^A	0.15±0.01 ^B	0.44±0.08 ^A	0.36±0.06 ^A
	2011	0.31±0.10 ^A	0.13±0.03 ^B	0.33±0.06 ^A	0.33±0.04 ^A

Примечание: A, B, C – различие между показателями в зонах устьевой области Найденные различия достоверны при $p < 0.05$ (one-way ANOVA).

В период наиболее продолжительных высоких температур воды также увеличилась степень сезонного варьирования среднего объема клеток водорослей, что было отмечено в ходе эвтрофирования водоемов (Корнева, 2015). Однако различий значения этого показателя между устьевой областью р. Ильдь и прилегающими к ней участками не обнаружено.

В целом, в рассматриваемой экотонной зоне наблюдалось увеличение удельного богатства и ценотического разнообразия фитопланктона, что свидетельствует о более интенсивных процессах эвтрофирования, по сравнению с участками граничащих областей.

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА РАЗНОТИПНЫХ ЭКОТОННЫХ ЗОН РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ЗАКЛЮЧЕНИЕ)

Переходные участки водохранилища характеризовались более высоким видовым и удельным богатством, суммарной численностью и биомассой, пропорцией в биомассе миксотрофных фитофлагеллят, ценотическим разнообразием и степенью сезонной вариабельности размерной характеристики фитопланктона (табл. 4) в сравнении с граничащими участками глубоководной зоны водохранилища или свободного течения реки.

Таблица 4. Изменение различных характеристик фитопланктона в разнотипных экотонах Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Характеристика фитопланктона	Мелководье		Устьевая область притока
	Фоновое мелководье	Мелководье в зоне влияния колоний птиц	
Видовое богатство	+	–	+
Общая численность, тыс. кл./л	=	=	+
Общая биомасса, г/м ³	+	+	+
Биомасса миксотрофных фитофлагеллят, г/м ³	+	+ (в период, гнездования)	+
Биомасса зеленых водорослей, г/м ³	+	=	+
Биомасса цианопрокариот, г/м ³	=	=	+
Биомасса диатомовых водорослей, г/м ³	–	=	–
Удельное богатство	+	–	+
Индекс Шеннона	+	=	+
Индекс Симпсона	–	=	–
Индекс Пieloу	+	=	+
Сезонная вариабельность среднеценотического объема клеток	+	=	=

Примечание: «–» – уменьшается, «+» – увеличивается, «=» – не имеет отличий.

Подобные структурные изменения фитопланктона очень сходны с теми, что происходят на определенных этапах увеличения трофии водоемов. Повышение количественных показателей и характер структурных перестроек фитопланктона в экотонах отражали последствия взаимодействия двух зон, обеспечивающих ряд благоприятных условий для развития водорослей: многообразие экологических ниш, аккумуляция взвешенных и органических веществ и высокая изменчивость пара-

метров среды. Максимальное проявление «краевого эффекта» наблюдалось во фронтальной зоне устьевой области притока и на защищенном мелководье водохранилища.

На участках влияния гидрофильных птиц, как дополнительного источника поступления органических и минеральных веществ, повышались численность и биомасса фитопланктона, а видовое (флористическое) и удельное богатство фитопланктона – наоборот снижалось. Последнее свойственно сообществам биотопов, подверженных влиянию жизнедеятельности ключевых видов или сильному антропогенному воздействию. Поскольку отмеченные структурные преобразования фитопланктона наблюдались лишь в период активного гнездования птиц, то такие участки побережья можно определить как «раневой» экотон (Залетаев, 1997), в котором изменения в сообществе происходят только в период внешнего воздействия. Этот экотон можно рассматривать как образец увеличения нарушений местообитания, которое, согласно гипотезе о «промежуточных нарушениях» (Intermediate Disturbance Hypothesis – IDH), приводит к уменьшению видового разнообразия (Connell, 1978).

Экстремальные погодные условия 2010–2011 гг. отразились на качественных и количественных показателях планктонных водорослей переходных участков. На мелководьях и в устьевой области притока водохранилища повышалось флористическое разнообразие фитопланктона. Одновременно в литоральной зоне снижалась его общая биомасса на фоне увеличения обилия нитчатых конъюгат, адаптированных как к высокотрофным, так и высокоцветным закисленным водам. Последнее может быть связано с возрастающим конкурентным воздействием высшей водной растительности, что наблюдается на заключительных стадиях олиготрофно–эвтрофной сукцессии (Wetzel, 2001). В пелагиали водохранилища, в притоке и его устьевой области в период продолжительно высоких температур и низкого уровня воды повышались биомасса и численность водорослей.

ВЫВОДЫ

1. За период 2009–2011 гг. в фитопланктоне экотонных (мелководье водохранилища и устьевой области притока) и сопряженных с ними участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища и реки выявлено 462 вида и внутривидовых таксона водорослей. Фитопланктон экотонных зон водохранилища отличался более высоким таксономическим богатством (413 таксона в литоральной зоне и 262 – в устьевой области притока) по сравнению с таковым граничащих участков (171 и 178 таксонов – в пелагиали водохранилища и реке соответственно)

2. Флористическое разнообразие планктона защищенного мелководья формировалось в основном зелеными и эвгленовыми водорослями, открытого мелководья – зелеными и диатомовыми, а пелагиали водохранилища – диатомовыми. Флора планктона устьевой области р. Ильдь по сравнению с зоной свободного течения реки и глубоководным участком приемника характеризовалась большим видовым богатством цианопрокариот, золотистых, зеленых и эвгленовых водорослей.

3. Установлено, что фитопланктон переходных зон водохранилища характеризовался более высокой численностью, биомассой и пропорцией миксотрофных фитофлагеллят (эвгленовых, динофитовых, криптофитовых) по сравнению с таковым граничащих участков.

4. Показано, что в экотонных зонах водохранилища удельное богатство и ценотическое разнообразие фитопланктона было выше, чем в прилегающих к ним участках. Помимо этого, в литоральной зоне увеличивалась степень сезонной вариабельности среднеценотических объемов клеток водорослей.

5. В зонах влияния колоний гидрофильных птиц формировался специфический «раневой» экотон, фитопланктон которого характеризовался рядом особенностей: снижением общего флористического богатства, увеличением средневегетационной общей биомассы, биомассы и доли миксотрофных фитофлагеллят (эвгленовых, криптофитовых и динофитовых водорослей) по сравнению с фоновыми участками мелководий водохранилища.

6. При повышении температуры и снижении уровня воды с 2009 по 2011 гг. в экотонных зонах водохранилища наблюдалась увеличение флористическое богатства и трансформация структуры альгоценозов.

7. В ходе изменения гидрофизических параметров (температуры и уровня воды) на мелководьях прослеживалось снижение общей биомассы и увеличение количества нитчатых конъюгат в защищенной литорали.

8. В устьевой области реки с 2009 по 2011 гг. происходило увеличение общей биомассы и численности фитопланктона, доли цианопрокариот и сходства структурных спектров альгоценозов экотонной и пограничных зон. Последнее проявлялось в аномально жаркие 2010–2011 гг.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых журналах из перечня, рекомендованного ВАК РФ:

1. Румянцева Е.В., Сахарова Е.Г., Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Метелева Н.Ю., Корнева Л.Г. Бактерио- и фитопланктон защищенной литорали высокотрофного равнинного водохранилища: влияние колониальных птиц // Вода: химия и экология. – 2014. – № 1. – С. 64–70.
2. Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. Фитопланктон защищенного мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // Экология. – 2015. – № 6. – С. 454–459.
3. Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Сахарова Е.Г. О распространении *Peridiniopsis kevei* Grigori et Vasas (Dinophyta) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутренних вод. – 2015. – № 4. – С. 88–91.

Глава в монографии:

4. Сахарова Е.Г., Корнева Е.Г. Фитопланктон / Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. Под ред. проф. А.В. Крылова. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань, 2015. – С. 138–149.

Статьи в других изданиях:

5. Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. Показатели фитопланктона, чувствительные к влиянию продуктов жизнедеятельности колоний гидрофильных птиц на мелководье Рыбинского водохранилища // Мат. Всерос. конф. «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ», Борок. – 2012. – С. 254–257.
6. Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г. Оценка влияния продуктов жизнедеятельности гидрофильных птиц на фитопланктон в прибрежной зоне Рыбинского водохранилища // Мат. Всерос. научно-практич. конф. с междунар. участием «Экологические проблемы уникальных природных и антропогенных ландшафтов», Ярославль. – 2012. – С. 212–219.

7. Korneva L., **Sakharova E.** The littoral phytoplankton of Rybinsk Reservoir (Russia) under the influence of the vital activity products of birds. (Konin-Mikorzyn, POLAND, 2013)
8. **Сахарова Е.Г.**, Корнева Л.Г. Фитопланктон мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2009–2010 гг. // Мат. XV школы–конф. молодых ученых «Биология внутренних вод», Борок. – 2013. – С. 326–330.
9. Румянцева Е.В., **Сахарова Е.Г.**, Косолапов Д.Б. Бактерио- и фитопланктон защищенной литорали Рыбинского водохранилища: влияние колониальных птиц. // Мат. XV школы–конф. молодых ученых «Биология внутренних вод», Борок. – 2013. – С. 318–321.
10. **Сахарова Е.Г.**, Корнева Л.Г. Фитопланктон прибрежной зоны Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Мат. III Междунар. научн. конф. «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге», Борок. – 2014. – С. 179–181.
11. Корнева Л.Г., Соловьева В.В., **Сахарова Е.Г.** О распространении *Peridiniopsis kevei* Grigor et Vasas в водохранилищах Верхней Волги // Мат. III Междунар. научн. конф. «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге», Борок. – 2014. – С. 70–71.
12. **Сахарова Е.Г.**, Корнева Е.Г. Планктонные альгоценозы прибрежных мелководий Волжского плеса Рыбинского водохранилища в годы с разным температурным и уровнем режимом // Мат. 5-й Междунар. конф., посвященной памяти профессора Г.Г. Винберга, Санкт-Петербург. – 2015. – С. 229.
13. **Сахарова Е.Г.**, Корнева Л.Г. Структура планктонных альгоценозов экотонных зон Рыбинского водохранилища // Тез. докл. II Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктологии», Калининград. – 2015. – С. 78–79.
14. **Сахарова Е.Г.**, Корнева Л.Г. Особенности формирования фитопланктона экотонных зон Рыбинского водохранилища в годы с разным температурным и уровнем режимом // Тез. докл. IX Всерос. научно-практич. конф. молодых учёных «Понт Эвксинский – 2015», Севастополь. – 2015. – С. 153–154.
15. **Сахарова Е.Г.** Фитопланктон переходных участков Рыбинского водохранилища // Мат. Всерос. молодежной гидробиологической конф., Борок. – 2016. – С. 136–137.