


На правах рукописи



ГАБЫШЕВ Виктор Александрович

ФИТОПЛАНКТОН КРУПНЫХ РЕК ЯКУТИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ
ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

03.02.10 – Гидробиология

Автореферат на соискание ученой степени доктора биологических наук

Москва 2015

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Восточная Сибирь обладает густой речной сетью, только на территории Якутии по разным оценкам протекает от 300 до 700 тыс. рек общей длиной от 1 до 2 млн. км (Чистяков, 1964; Ноговицын, 1985). Все крупные реки Восточной Сибири относятся к бассейну Северного Ледовитого океана и протекают преимущественно в меридиональном направлении. В силу значительной их протяженности они пересекают разнообразные почвенно-растительные зоны и географические пояса, характеризуются неоднородностью гидрологических и морфометрических условий. Благодаря этому крупные реки объединяют множество разнообразных биотопов, аккумулируя в составе фитопланктона широкий спектр биологического разнообразия (Константинов, 1986), и представляют собой уникальные объекты для изучения закономерностей речного континуума. В связи с тем, что регион удален от крупных научных центров и труднодоступен для исследователей, водоросли даже наиболее крупных рек Восточной Сибири до сих пор остаются слабоизученными. Вопросы пространственной структуры сообществ фитопланктона, достаточно хорошо разработанные для крупных рек европейских регионов России (Приймаченко, 1981; Корнева, 2012), Западной (Науменко, 1985б, 1996), Средней (Приймаченко, Баженова, 1990) и Южной (Баженова, 2005а) Сибири, для рек Восточной Сибири ограничиваются немногочисленными результатами (Комаренко, 1968; Ремигайло, 1995; Габышев, 1999а,б, 2003). Имеющиеся на настоящий момент данные о водорослях крупных рек исследуемого региона скудны и фрагментарны. А появившиеся в последнее время сводки о водорослях водоемов Якутии (Васильева-Кралина и др., 2005, 2009; Vasilyeva et al., 2010), основанные на этих данных, носят общий, чисто альгофлористический характер.

Большая часть крупных рек Восточной Сибири (в отличие от крупных рек Западной Сибири и европейской части России) до сих пор сохраняют незарегулированный природный сток. Исследованные нами реки Восточной Сибири в разной степени подвержены антропогенному воздействию, но большинство из них сохраняют статус нетрансформированных или слабо трансформированных. Поэтому кроме ценности научных данных о биологическом и экологическом разнообразии планктонных водорослей слабоизученных и неизученных ранее рек, полученные результаты являются реперными, необходимыми для организации биологического мониторинга в будущем.

В связи с ускорившимся в последние годы темпом хозяйственного освоения региона возникает необходимость изучения основных компонентов водной экосистемы, главным образом фитопланктона, являющегося базовым элементом при формировании трофического статуса и качества вод водных объектов.

Цель и задачи работы. Цель настоящего исследования, на примере рек Восточной Сибири, определить основные закономерности формирования флористической и ценотической структуры фитопланктона крупных субарктических рек, пересекающих различные природные зоны и различающихся по морфометрическим и гидрологическим условиям.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

- 1) провести таксономический и эколого-географический анализ фитопланктона крупных рек региона;
- 2) определить особенности количественного развития водорослей планктона;
- 3) выявить основные абиотические факторы, влияющие на структуру фитопланктонных комплексов;
- 4) установить закономерности формирования структуры фитопланктона исследованных рек в условиях речного континуума.

Научная новизна. Впервые проведена таксономическая ревизия и обобщение всех имеющихся данных о фитопланктоне 12 наиболее крупных рек Восточной Сибири: Лены, Вилюя, Колымы, Алдана, Оленёка, Витима, Индигирки, Амги, Олёкмы, Анабара, Яны и Чары. Составлен аннотированный список видов водорослей, содержащий информацию об их эколого-географических характеристиках и встречаемости в планктоне каждой из исследованных рек. Впервые в фитопланктоне исследованных рек обнаружено 768 новых видов и внутривидовых таксонов, из которых: Cyanophyta – 80, Dinophyta – 14, Chrysophyta – 46, Xanthophyta – 28, Bacillariophyta – 202, Euglenophyta – 25, Rhodophyta – 1, Chlorophyta – 372, а в альгофлоре региона в целом – 217 новых видов, внутривидовых таксонов и 7 родов. Впервые для большинства исследованных рек получены сведения о численности и биомассе фитопланктона. Исследовано пространственное распределение водорослей в реках Восточной Сибири в связи с условиями среды обитания. Показано, что ранговая структура флоры планктона определяется климатическими факторами. Предложен метод для оценки континуальности речных планктонных сообществ водорослей при помощи критерия хи-квадрат (χ^2) и его модификации – коэффициента фи (ϕ). Оценка качества вод на основе индикаторных показателей фитопланктона для большинства исследованных рек проведена впервые.

Теоретическая значимость работы. Результаты работы вносят вклад в развитие представлений о закономерностях пространственной структуры фитопланктона в крупных разнотипных речных экосистемах, неподверженных прямому антропогенному воздействию. Полученные данные пополняют знания о разнообразии и экологии водорослей планктона крупных рек субарктики.

Предмет защиты. Закономерности формирования пространственной структуры сообществ планктонных водорослей рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири.

Защищаемые положения:

1. Флора фитопланктона рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири отражает суровые условия среды обитания, ключевыми из которых являются параметры климата и короткий период открытой воды.
2. В условиях крупных олиготрофных рек, флористическая и ценотическая структура фитопланктона главным образом определяется гидрологическими и морфометрическими особенностями, а не физико-химическими свойствами вод.

3. Основными факторами, определяющими видовое богатство фитопланктона, являются: климатические, гидрологические условия, а также площадь речного бассейна.
4. Нарушение континуальности сообществ речного фитопланктона, кроме искусственной трансформации стока, вызвано следующими основными причинами: заносом водорослей (из водоемов поймы, притоков, донных местообитаний самой реки), резкой сменой гидрологического режима (в устьях арктических рек или перед естественным экстремальным сужением русла) или отсутствием градиента среды в условиях слабой приточности реки.

Практическая значимость. Результаты альгологического исследования крупных рек Восточной Сибири, водная экосистема которых большей частью до настоящего времени носит неимпактный характер, позволили выявить фоновое состояние видового состава, количественного развития и пространственной структуры водорослей планктона. Эти данные являются основой для проведения биомониторинга континентальных водоемов обширной территории Восточной Сибири. Приведенный в работе видовой список фитопланктона, а также сведения об эколого-географической приуроченности водорослей, пригодны для составления сводок о региональных флорах. По материалам исследования проведена инвентаризация флор государственных заповедников Восточной Сибири федерального значения: Витимского, Олѣкминского и Магаданского. Результаты работы были использованы при оценке современного состояния водных биоресурсов в рамках заказных экологических изысканий Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, на основе государственных тендеров правительства регионального и федерального уровней при проектировании крупных хозяйственных объектов (нефтепровода Восточная Сибирь – Тихий Океан, мостового и газового переходов через русло р. Лены, и т.д.)

Работа выполнена в рамках плановых госбюджетных тем ИБПК СО РАН, программ СО РАН и хоздоговорных НИР по которым соискатель являлся ответственным исполнителем разделов и научным руководителем тем.

Апробация работы. Результаты и основные положения работы доложены на XXXIV международной студенческой конференции «Студент и научно-технический прогресс» (Новосибирск, 1996); международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы» (Томск, 2000); международной Саха-Финской конференции, посвященной 100-летию экспедиции Каяндера по р. Лене «Проблемы ботанических и лесоводственных исследований в РС(Я) и Финляндии» (Якутск, 2003); I и II международных конференциях «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2008, 2010); международной конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 4» (Тольятти, 2008); IV международной конференции «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2010); IX международной конференции «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2010); II международной конференции «Разнообразие почв и биоты Северной и Центральной Азии»

(Улан-Удэ, 2011); международной конференции «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Пермь, 2011); II и IV международных конференциях «Актуальные проблемы современной альгологии» (Киев, 1999, 2012); всероссийской конференции с международным участием «Проблемы сохранения биоразнообразия в северных регионах» (Апатиты-Кировск, 2010); V всероссийской конференции с международным участием «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока. Чтения памяти Л. М. Черепнина» (Красноярск, 2011); всероссийской конференции с международным участием «Биологические проблемы криолитозоны», посвященной 60-летию Института биологических проблем криолитозоны СО РАН (Якутск, 2012); всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана» (Сыктывкар, 2013); II российской конференции «Флора и растительность Сибири и Дальнего Востока» (Красноярск, 1996); заседании XII съезда Русского ботанического общества «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века» (Петрозаводск, 2008); всероссийской конференции «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии» (Иркутск, 2010); конференции «Экологические и генетические исследования в Якутии» (Якутск, 1995); конференции «Молодежь и наука РС(Я)» (Якутск, 1996); конференции «Лаврентьевские чтения» (Якутск, 1998); конференции «Экологическая безопасность реки Лены (мониторинг, природные и технические катаклизмы)» (Якутск, 2001); а также на семинарах и научных совещаниях Института биологических проблем криолитозоны СО РАН.

Личный вклад автора. Работа основана на результатах собственных исследований фитопланктона водоемов Восточной Сибири в период с 1994 по 2011 г.г. Автором сформулирована научная проблема работы, выполнен выбор методов, поставлены цели и задачи исследования, сделаны выводы и обобщения. Все полевые материалы собраны, обработаны и проанализированы автором лично.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 52 научные работы, в том числе 3 коллективные монографии, 25 статей в рецензируемых журналах, из них 21 – в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 364 источника, из которых 269 отечественных и 95 зарубежных. Работа изложена на 406 страницах, содержит 72 иллюстрации и 143 таблицы.

Благодарности. Автор выражает свою глубокую благодарность научному консультанту д-ру биол. наук, доценту Л. Г. Корневой за помощь и поддержку в выполнении работы. Автор искренне признателен к.б.н. А. Б. Новаковскому за сотрудничество в поиске критерия оценки континуальности сообществ фитопланктона. Отдельную благодарность автор выражает сотрудникам портала www.biometrica.tomsk.ru и лично к.т.н., доценту В. П. Леонову за консультации при проведении статистического анализа, а также коллеге и бесменному напарнику в сложных экспедициях А. И. Климовскому.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для исследования послужили результаты полевых наблюдений, выполненных автором в период 1994-2011 гг. на 12 наиболее крупных реках Восточной Сибири, протекающих по территории Якутии, Бурятии, Магаданской, Амурской, Иркутской областей и Забайкальского края (рр. Лена, Вилюй, Колыма, Алдан, Оленёк, Витим, Индигирка, Амга, Олёкма, Анабар, Яна и Чара). Большинство рек были обследованы в маршрутном порядке во время сплавов. Наблюдения проводились в период летней межени (начало первой декады июня – конец августа). Собрано и обработано более 1700 проб фитопланктона. Пробы отбирались в прибрежье рек, либо по фарватеру из поверхностного горизонта воды (0-0,3 м). Пункты отбора проб расположены как в основном русле исследованных рек, так и в районе устьев наиболее крупных притоков.

В работе использованы единые, общепринятые унифицированные методики сбора и обработки альгологического материала (Голлербах, Полянский, 1951; Киселев, 1969; Кузьмин, 1975; Федоров, 1979; Константинов, 1986; Методические рекомендации..., 1981; Вассер и др., 1989; Садчиков, 2003). Образцы для изучения количественного развития фитопланктона объемом 1,5 л концентрированы на мембранных фильтрах SARTORIUS (диаметр пор 1,2 мкм) путем фильтрации под избыточным давлением при помощи устройства для сгущения фитопланктона собственной конструкции (Габышев, 2009б). Отбор проб на качественный состав произведен планктонной сетью Апштейна, изготовленной из фильтровальной ткани SEFAR NITEX с ячейкой размером 30 мкм. Определение видового состава проводилось преимущественно на фиксированном материале. Пробы фитопланктона фиксировались 40%-м раствором формальдегида в соотношении 1:10, и т.о. доводились до концентрации 4,0%. Также использовался раствор йода с йодидом калия, который добавлялся в соотношении 1:5 (Вассер и др., 1989). Микроскопирование препаратов выполнено с применением микроскопа Olympus BH-2. Подсчёт численности клеток водорослей осуществлён на счётной камере Нажотта объемом 0,01 см³. Объём клеток водорослей определён стереометрическим методом и рассчитан по данным собственных измерений клеток (Гусева, 1959; Макарова, Пичкилы, 1970). Для идентификации диатомовых водорослей было изготовлено около 700 постоянных препаратов путем прокаливания створок и помещения их в синтетическую смолу BIO MOUNT.

Основываясь на определения понятия «фитопланктон» Н. Н. Вороникина (1950), учитывались все виды водорослей, встречающиеся в толще воды (Кузьмин, 1975). Сведения об экологической принадлежности водорослей приведены по работе С.С. Бариновой и др. (2006). Анализ флористического состава водорослей выполнен с применением системы принятой С. П. Вассер и др. (1989), с уточнением по указанным ниже отделам. Bacillariophyta – согласно системы, предложенной отечественными диатомологами З. И. Глезер, Н. И. Караевой, И. В. Макаровой, А.

И. Моисеевой и В. А. Николаевым (Диаомовые..., 1988); Xanthophyta – согласно сводки И. И. Васильевой (1987); Chrysophyta – К. Starmach (1985).

Анализ таксономической структуры фитопланктона проведен с использованием методов, принятых в сравнительной флористике (Малышев, 1972; Шмидт, 1984). Для того, чтобы получить более полную информацию о соотношении числа видов и родов в изучаемой флоре, использована зависимость Виллиса (Willis, 1922, 1949). Для флор планктона исследованных рек построены гиперболы виллисовского распределения, их аппроксимация выполнена в программном пакете Table Curve 2D с применением линейного уравнения вида:

$$y = a \cdot x^b,$$

где a (константа пересечения) и b (порядок гиперболы) – коэффициенты аппроксимации, которые включены нами в анализ в качестве флористических показателей. Для оценки флористического сходства использован коэффициент Серенсена (S) (Sørensen, 1948).

Определение значения отдельных видов в формировании сообществ фитопланктона исследованных рек применен метод относительной частоты встречаемости вида (A) (Юрцев, 1968). На основе этих данных, виды объединены в группы активности в соответствии со следующей шкалой: особо активные (с частотой встречаемости $\geq 75\%$), высокоактивные ($\geq 50\%$ и $< 75\%$), среднеактивные ($\geq 23\%$ и $< 50\%$), малоактивные ($\geq 5\%$ и $< 23\%$) и неактивные (менее 5%).

Размерные показатели фитопланктона охарактеризованы с применением четырех критериев: доли мелкоклеточной фракции (размеры клеток равны или менее $50 \mu\text{м}$, по Эрхард Ж.-П., Сежен Ж., 1984) по численности и по биомассе, отношения биомасса/численность для каждой пробы и среднего арифметического значения объема клетки в пробе.

Для оценки биологического разнообразия водорослей использовали индекс Шеннона-Уивера (Hb) (Magurran, 1988). Для оценки качества воды исследованных рек, рассчитывался индекс сапробности (S) по формуле Пантле и Букка (Pantle, Buss, 1955).

Одновременно с отбором альгологического материала и по единым пунктам наблюдений, автором проводился отбор гидрохимических проб (см. Главу 2). Материалы о физико-химических параметрах вод исследованных рек опубликованы (Габышев, Габышева 2010а,б,в,г, 2011а,б,в, 2012, 2013а,б,в,г; Габышев и др., 2012), и приводятся в настоящем исследовании с согласия сотрудника аккредитованной гидрохимической лаборатории ИБПК СО РАН О. И. Габышевой, которой были выполнены химико-аналитические работы, анализ и обработка данных.

Основные климатические показатели, такие как температура воздуха, атмосферные осадки и индекс динамики местообитаний (Dynamic Habitat Index - ДИИ; Coops et al., 2008) получены из открытого ГИС-портала www.worldclim.org. Сведения о густоте речной сети и коэффициенте озерности получены из гидрологических справочников (Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966, 1972).

Для изучения связи абиотических факторов среды и показателей развития фитопланктона, последовательно применены, логистический регрессионный анализ, пошаговый дискриминантный анализ, факторный анализ и канонический корреляционный анализ (Афифи, Эйзен, 1982; Ланг, Сессик, 2011; Фёрстнер, Рёнц, 1983). Для кластеризации наблюдений использовалось евклидово расстояние с применением алгоритма Варда (Ким и др., 1989). Все статистические вычисления и графический анализ данных выполнены в программных пакетах SAS 9.3 и STATISTICA 10.

В статистическом анализе использован массив данных, включающий 65 переменных, 62 из которых количественные, и 3 качественные дискретные группирующие переменные. Количественные переменные представляют 33 параметра фитопланктона (видовое богатство, количественное развитие, флористические и размерные показатели); и 29 – окружающей среды (гидрологические, морфометрические и климатические параметры, физико-химические показатели вод и географические координаты пункта наблюдений). В массив включены только 303 наблюдения, по которым отсутствуют пропуски, которые недопустимы при статистической обработке данных. Группирующие переменные объединяют наблюдения по 12-ти исследованным рекам и 6-ти географическим приуроченностям, принимающим следующие значения: ЗПБ – реки с заполярным бассейном (Оленёк, Анабар); ПреимЗПБ – большая часть бассейна реки севернее Полярного Круга (Яна, Индигирка); ЦентрСиб – реки центральной части региона (Алдан, Амга); ЮжСиб – реки юга региона (Чара, Олёкма, Витим); Широтн – река протекает в широтном направлении (Виллюй); КрТанз – наиболее крупные транзитные реки, пересекающие все географические пояса и растительные зоны региона (Колыма, Лена).

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА И ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследованные водные объекты представляют собой 12 наиболее крупных рек Восточной Сибири (рр. Лена, Виллюй, Колыма, Алдан, Оленёк, Витим, Индигирка, Амга, Олёкма, Анабар, Яна и Чара) и принадлежат бассейну Северного Ледовитого океана (рис. 1). Район работ простирается в широтном направлении от 106°53' до 160°58' в.д., и в меридиональном – от 56°13' до 73°10' с.ш. Общая протяженность всех обследованных участков рек достигает более 17 тыс. км.

Территория региона занимает два природных географических пояса – арктический и субарктический, и три природные зоны – тундры, лесотундры и тайги, а также горные ландшафты. Основные черты климата Восточной Сибири – ясная, суровая, малоснежная, устойчивая и продолжительная зима и довольно засушливое, короткое и жаркое лето. Минимальные температуры воздуха достигают рекордных значений для северного полушария: -71°С в Оймяконе, -68°С в Верхоянске, и -64°С в верхнем течении р. Калар (приток Витима).

Для Восточной Сибири характерно почти повсеместное распространение многолетнемерзлых пород, мощность которых достигает 350-1500 м. При полной непроницаемости мерзлых грунтов, малых потерях на фильтрацию и испарение по-

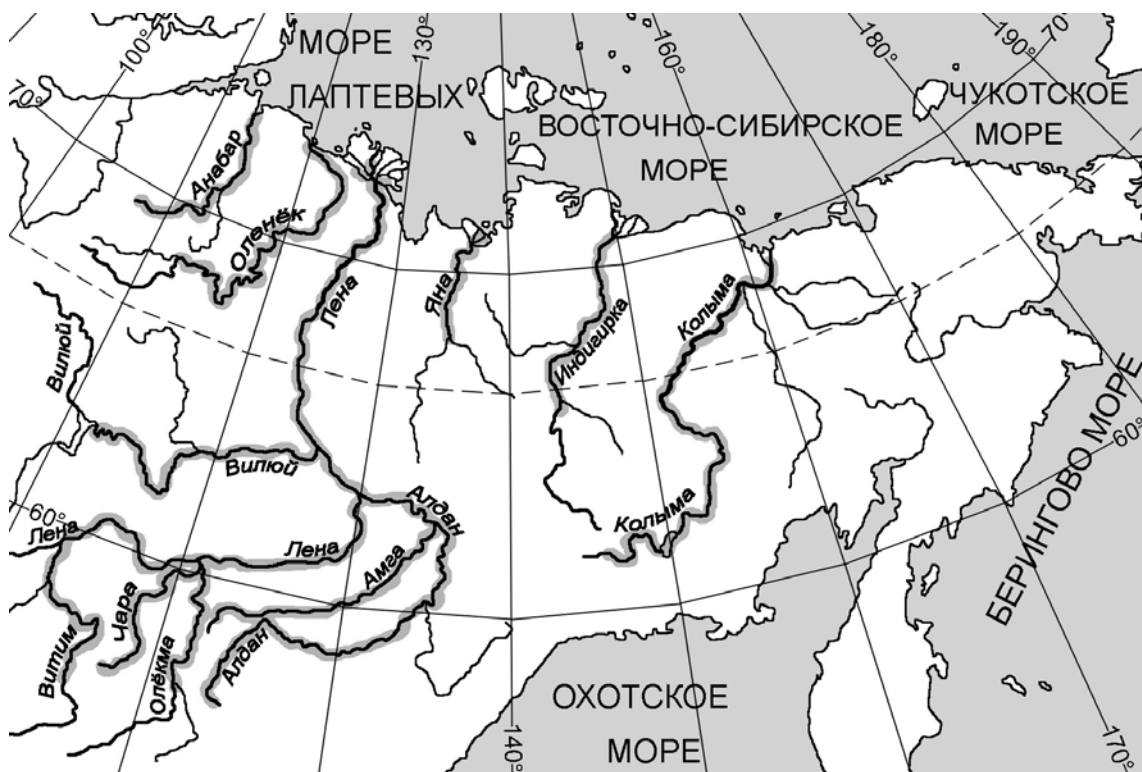


Рисунок 1. Карта-схема района работ и участки рек, где проведены наблюдения
верхностный сток здесь сравнительно высок, несмотря на малое количество атмос-
ферных осадков.

Вечная мерзлота является причиной слабого питания рек грунтовыми вода-
ми, широкого распространения явления перемерзания и полного прекращения стока
зимой, а также образования наледей. Водный режим большей части исследованных
рек относится к восточносибирскому типу с преимущественно снеговым питанием.
Для рек Витим, Индигирка и Яна с дальневосточным типом режима, основное пи-
тание – дождевые осадки. У рек Чара и Индигирка оно дополняется стоком от тая-
ния горных ледников. Реки Олёкма и Чара соответствуют переходному, промежу-
точному типу водного режима.

Исследованные реки протекают преимущественно в меридиональном на-
правлении с юга на север. Гидрологические и морфометрические условия неоднो-
родны и представлены как типично равнинными, так и горными участками рек, а
также тремя водохранилищами (на рр. Вилуей и Колыма). В устьях арктических рек
отмечен т.н. «подпор», формирующийся за счет крайне малого перепада высот,
морских приливов и ветровых нагонных явлений.

Летняя межень длится с начала июня до конца августа. Ледостав наступает
между третьей декадой сентября и концом октября; весенний ледоход – между се-
рединой и концом мая. Безледный период непродолжительный (табл. 1). Макси-
мальный прогрев воды характерен для июля и начала августа и достигает для раз-
ных участков рек от 14 до 23°C.

Прозрачность воды для большинства рек меняется в пределах 0,8-1,3 м. Для
рек Оленёк и Колыма прозрачность достигает 4 м, а воды р. Амга и верховьев Ана-
бара прозрачны до дна. Бассейны рек Индигирка и Яна сложены легкоразмываемы-

ми песчано-глинистыми верхнепалеозойскими и мезозойскими отложениями, что понижает прозрачность вод на некоторых участках до нескольких сантиметров. Однако прозрачность воды исследованных рек непостоянна и значительно меняется в зависимости от сезона и прохождения паводковых волн.

Таблица 1

Гидрологические, морфометрические и гидрохимические характеристики исследованных рек (средние показатели)

Речные показатели	Лена	Виллюй	Колыма	Алдан	Оленёк	Витим	Инди-гирка	Амга	Олёкма	Анабар	Яна	Чара
Длина, км	4270	2650	2600	2273	2270	1916	1900	1360	1310	939	872	851
Площадь басс., тыс. км ²	2420	454	665	729	219	227,2	362	75	201,2	100	238	87,6
Средняя продолжит. отсутствия льда, сут.	138	135	135	130	115	146	122	149	146	112	118	138
Σсолей, мг/л	77,99	105,48	113,76	100,31	249,28	56,43	78,53	284,35	56,18	43,37	91,32	61,36
Жесткость, мг-экв/л	0,96	1,28	1,25	1,14	2,84	0,65	0,86	3,46	0,79	0,49	0,99	0,77
Цветность, град.	21	55	7	44	48	8	40	19	25	57	11	2
pH, ед.	7,78	7,45	7,35	7,47	7,90	7,62	7,57	8,34	7,63	8,44	7,14	7,58
O ₂ , мг/л	9,20	9,78	8,90	10,22	9,68	9,56	9,81	11,24	9,36	7,43	9,90	10,88
Насыщенность кислородом, %	96	93	94	106	99	99	99	119	98	69	102	97
CO ₂ , мг/л	4,40	6,12	4,73	4,30	4,43	3,53	3,37	6,27	4,90	4,32	2,88	4,38
NH ₄ , мг/л	0,40	1,09	0,49	0,32	0,43	0,19	0,69	0,17	0,20	0,52	0,45	0,31
NO ₂ , мг/л	0,005	0,008	0,009	0,011	0,006	0,005	0,010	0,012	0,004	0,007	0,010	0,004
NO ₃ , мг/л	0,18	0,17	0,08	0,17	0,20	0,11	0,19	0,08	0,08	0,64	0,09	0,08
PO ₄ , мкг/л	30	15	20	12	2	27	20	7	10	9	55	18
P _{общ} , мкг/л	143	79	85	31	40	146	37	61	58	65	124	99
Si, мг/л	1,74	2,26	1,59	3,09	1,94	1,70	1,96	0,97	1,62	2,31	2,26	1,19
XПК, мг/л	22,77	57,77	36,46	27,35	35,66	23,25	24,42	11,77	31,79	31,21	11,44	13,10
БПК ₅ , мг/л	0,56	1,33	0,68	1,46	0,70	0,83	0,73	1,05	0,75	0,70	0,92	1,45
Fe _{общ} , мг/л	0,50	0,27	0,40	0,26	0,04	0,51	0,62	0,34	0,19	0,29	0,98	0,26
Фенолы, мг/л	0,0005	0,0005	0,0003	0,0002	0,0002	0,0004	0,0001	0,0004	0,0004	0,0001	0,0001	0,0003
АПАВ, мг/л	0,09	0,16	0,01	0,04	0,01	0,04	0,10	0,03	0,02	0,01	0,01	0,01
Нефтепродукты, мг/л	0,010	0,042	0,005	0,021	0,005	0,003	0,017	0,016	0,004	0,007	0,024	0,001

Воды исследованных рек маломинерализованные, за исключением среднеминерализованных вод рр. Амга и Оленёк (табл. 1); очень мягкие, кроме рр. Алдан и Индигирка (мягкие), р. Оленёк (мягкие-среднежесткие) и р. Амга (умеренно жесткие). По компонентному составу главных ионов относятся к гидрокарбонатному классу (Алдан, Амга, Анабар, Виллюй, Витим, Колыма, Лена, Оленёк), исключение составляют рр. Олёкма, Чара и Яна (сульфатный), и р. Индигирка (сульфатно-гидрокарбонатный); кальциевой (Алдан, Виллюй, Витим, Индигирка, Колыма, Лена, Оленёк, Чара, Яна), и кальциево-магниевого группам (Анабар, Олёкма, Амга); II (Алдан, Амга, Анабар, Индигирка, Колыма, Оленёк, Яна), II-III (Виллюй, Витим) и III (Олёкма, Чара) типа.

Активная реакция среды меняется от нейтральной до слабощелочной. Содержание углекислоты не превышает 10 мг/л. Согласно шкалы С. П. Китаева (2007) насыщенности вод кислородом, большинство рек характеризуются средним содержанием кислорода, за исключением рек Алдан и Яна (высокое содержание), Амга (очень высокое) и Анабар (очень низкое). Невысоко содержание фенолов, АПАВ, нефтепродуктов и легкоокисляемых органических веществ (БПК₅), кремния. Повышенное значение цветности и концентрации железа общего, азота, фосфора и трудноокисляемых органических веществ (ХПК), обусловлены недостаточным дренажом вечномёрзлых грунтов и дополнительным стоком с водосбора за счет интенсивных процессов оттаивания (Еловская, 1987). Очевидно биологическая доступность биогенных веществ невелика, не смотря на их повышенное содержание. Так, например, известно, что в водах богатых кислородом и железом, доля биологически доступного фосфора составляет лишь 8% от общего фосфора (Nurnberg, Peters, 1984). Таким образом, по классификации трофности рек, предложенной W. K. Dodds и др. (1998), исследованные реки являются олиготрофными.

Глава 3. ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ВОДОРΟΣЛЕЙ КРУПНЫХ РЕК ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

В главе проведен обзор всей имеющейся литературы об исследовании фитопланктона крупных рек региона. Большая часть источников приурочена к реке Лена и Вилюйскому водохранилищу.

Глава 4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СО- СТАВ, ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И КОЛИЧЕ- СТВЕННОЕ РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ИССЛЕДО- ВАННЫХ РЕК

В составе планктона исследованных рек выявлено 1283 вида водорослей, представленных 1637 разновидностями, и принадлежащих к 264 родам, 108 семействам, 39 порядкам, 15 классам и 9 отделам (табл. 2). Основу флоры на 91% составляют четыре отдела: Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanophyta и Chrysophyta, что по мнению ряда авторов характерно для альгофлоры водоемов субарктики (Гецен, 1985; Ермолаев, 1981; Комулайнен и др., 2006; Кузьмин, 1985; Никулина, 1977; Потапова, 1993; Стенина, 1993; Цибульский и др., 1995; Ярушина и др., 2004; Hilliard, 1959; Prescott, 1959; Sheath, Munawar, 1974).

На уровне классов выделяются Pennatophyceae (30% видового состава), Conjugatophyceae (20%) и Chlorophyceae (17%); на уровне порядков – Raphales (26%), Desmidiiales (18%) и Chlorococcales (13%); на уровне семейств - Desmidiaceae (15%), Naviculaceae (9%), Oscillatoriaceae (5%); на уровне родов - Cosmarium (6%), Nitzschia и Navicula (по 4%). Высокая позиция на разных уровнях таксономического спектра пеннатных, шовных, навикулоидных диатомей характерна для рек субарктики (Науменко, 1995).

Значительная часть семейств (33%) и родов (61%) исследуемой флоры являются одно- и двувидами, что характерно для северных флор. Так, в альгофлоре водоемов Карелии монотипные роды составили 46% их общего состава (Комулай-

нен и др., 2006), во флоре планктона р. Оби – 58% (Науменко, 1995). Это свидетельствует о концентрации видов в небольшом количестве родов и семейств и отражает экстремальные условия среды обитания фитопланктона.

Таблица 2

Систематический состав фитопланктона исследованных рек

ОТДЕЛ	Ч И С Л О						% от общего числа видов (1283)	Новых видов и разновидностей
	классов	порядков	семейств	родов	видов	видов и разновидностей		
Cyanophyta	3	7	22	37	182	214	14,2	80
Cryptophyta	1	1	1	1	1	1	0,1	-
Dinophyta	1	2	2	4	21	27	1,6	14
Chrysophyta	2	5	13	24	96	104	7,5	46
Xanthophyta	2	3	10	29	62	62	4,8	28
Bacillariophyta	2	7	21	47	410	620	31,9	202
Euglenophyta	1	2	3	8	29	37	2,3	25
Rhodophyta	1	1	2	3	4	4	0,3	1
Chlorophyta	2	11	34	111	478	568	37,3	372
Vсero	15	39	108	264	1283	1637	100,0	768

768 видов и разновидностей водорослей были обнаружены нами впервые для планктона исследованных рек (табл. 2); новыми для исследованной флоры являются также 7 родов из отделов зеленых, золотистых, диатомовых и желтозеленых: *Actinocyclus*, *Codosiga*, *Isthmochloron*, *Polyedriopsis*, *Roya*, *Siderocystopsis* и *Stelexomonas*.

Эколого-географический анализ подтверждает представления о том, что субарктическая флора гипоарктического пояса наибольшее сходство обнаруживает с бореальной флорой (Юрцев, 1966). Велика доля бентосных видов (32%), что свидетельствует о поступлении водорослей в планктон из донных местообитаний в условиях лотических водоемов. Однако, она несколько меньше, чем доля факультативно и истинно планктонных видов (в сумме 34%), что характерно для крупных рек (Науменко, 1985а). Самые крупные группы объединяют олигогалобовиндифферентов (36%), а также индифферентов по отношению к рН среды и алкалифилов (в сумме 26%). Наличие водорослей-показателей высокой галобности вероятно связано с тем, что реки испытывают влияние поверхностного стока и смыва с засоленных мерзлотных почв прибрежных территорий (Еловская и др., 1966), что весьма характерно для криолитозоны.

Синезеленые водоросли (Cyanophyta, Cyanoprokaryota, Cyanobacteria) в силу своих экологических особенностей, в большинстве рек вегетируют слабо. Наибольшие значения численности и биомассы синезеленых отмечены для р. Колымы, и составляют соответственно 145 тыс. кл./л и 0,01 мг/л (средние для реки показатели). Однако, по данным И.И. Васильевой и П.А. Ремигайло (1982) известно, что на начальном этапе заполнения Вилюйского водохранилища (1967-1971 гг.) летом, *Aphanizomenon flos-aquae* с численностью $2,0 \cdot 10^8$ - $4,8 \cdot 10^8$ кл./л, на отдельных участках был причиной «цветения» воды. В горных реках на юге и на севере регио-

на (Витим, Чара, Олёкма, Индигирка и Яна), доля синезеленых в общей численности фитопланктона крайне низкая, и в среднем для каждой из рек составляет менее процента. Несколько выше доля представителей отдела в равнинных реках, протекающих в зоне средней и северной тайги – Лена (4% общей численности), Анабар (5%) и Вилюй (9%). Повышенный уровень численности синезеленых отмечен только в реках Алдан (27%), Колыма (53%), Амга (72%) и Оленёк (84%), и вызван влиянием притоков – мелководных, хорошо прогреваемых медленных рек. Биомасса синезеленых водорослей, в виду небольшого размера клеток обильных по численности видов обычно незначительна. В планктоне Вилюйского водохранилища (Кириллов и др., 1979), а также отдельных участков рек Оленёк, Колыма и Лена три вида Cyanophyta входят в число доминантов: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena aequalis* и *A. scheremetievi*.

Единственный вид **криптофитовых водорослей** – *Cryptomonas curvata*, был обнаружен лишь в верхнем течении Колымы, на участке позднее преобразованном в Колымское водохранилище (Кузьмин, 1985). В пробах был встречен спорадически и значения в формировании численности и биомассы фитопланктона не имел (Кузьмин, 1987).

Среди **динофитовых водорослей** наиболее богаты видами два рода: *Peridinium* (9) и *Glenodinium* (7). Среди динофитовых есть широкораспространённые виды. Так, *Peridinium cinctum* отмечен во всех исследованных реках, *P. bipes* – в девяти. Вклад динофитовых водорослей в количественное развитие планктона незначителен.

Численность и биомасса **золотистых водорослей** невысоки, максимальные значения отмечены для р. Колымы – 14 тыс. кл./л и 0,005 мг/л (средние для реки показатели). Относительное участие Chrysophyta в количественном развитии фитопланктона большинства рек также невысоко. Лишь в планктоне рр. Яна и Индигирка золотистые занимают третью позицию по численности, составляя соответственно 10% и 11% общей численности водорослей. А в Индигирке они на втором месте по биомассе, составляя 9%. Шесть представителей рода *Dinobryon* входят в число доминантов, преимущественно в устьях арктических рек, а также в акватории Колымского водохранилища.

В планктоне реки Вилюй и в Лене ниже впадения Вилюя, впервые для водоемов Восточной Сибири, отмечена золотистая водоросль *Stelexomonas dichotomus*, для которой в Сибири указано лишь несколько местонахождений в бассейнах рек Обь (Науменко, 1988б; Баженова, 2006; Сафонова, Шауло, 2006) и Енисей (Приймаченко и др., 1993).

Доля представителей **Xanthophyta** в составе количественных показателей планктона ничтожно мала. Лишь в верхнем течении р. Анабар их вклад в биомассу фитопланктона достигает значимых величин (2 тыс. кл./л, 0,012 мг/л), что объясняется особенностями их экологии. В планктоне р. Анабар желтозеленые, это в большей степени заносный элемент, попадающий в воды реки из тундровых болот, которых много в верхней части бассейна.

Диатомовые водоросли наиболее представлены в реках с высокой скоростью течения: Чара (56% общего состава флоры реки), Яна (51%), Алдан (48%), Индигирка (42%) и Олёкма (40%). Среди диатомей наибольшее число видов, отмеченных во всех реках региона, это 18 представителей пеннатных. Диатомеи обнаруживают самую высокую активность во флоре исследованных рек, и включают 2 особо активных вида и 9 высокоактивных.

В планктоне трех горных рек юга региона (Витим, Олёкма и Чара) найден реликт из центрических диатомей – *Pliocaenicus costatus*, который очевидно заносится из горных озер их бассейна, где он широко распространен (Бондаренко, 2006). Для рек Олёкма и Чара наша находка этого реликта является пионерной.

В абсолютном выражении количественные показатели развития диатомовых водорослей относительно невысоки. Наибольшая численность (средний для реки показатель) отмечена для рр. Лена (78 тыс. кл./л), Колыма (69 тыс. кл./л), Витим (49 тыс. кл./л) и Вилюй (44 тыс. кл./л); наибольшая биомасса – для рр. Вилюй (0,103 мг/л), Алдан (0,083 мг/л), Лена (0,072 мг/л), Чара (0,047 мг/л) и Колыма (0,044 мг/л). Однако диатомовые водоросли составляют основу количественных показателей, и в планктоне большинства исследованных рек преобладают по численности и биомассе.

Более половины доминантов фитопланктона исследованных рек относятся к отделу диатомовых (30 видов). Значительная их часть (18 видов) это планктонно-бентосные виды, случайно планктонных форм – 8, истинно планктонных – 4. Наличие среди доминантов холодолюбивых видов (4), реофилов (2), альпийских и североальпийских видов (3), отражает характер условий обитания фитопланктона исследованных рек.

Среди **эвгленовых** видовым разнообразием отличаются лишь три рода: *Euglena* (11), *Phacus* (6) и *Trachelomonas* (6), составляя 79% флоры этого отдела. Наиболее широко распространен вид *Euglena acus*, который был встречен в планктоне 8-ми исследованных рек. Активность видов крайне низкая. Особенности экологии Euglenophyta, их требовательность к таким условиям среды, как повышенное содержание органических и биогенных веществ, слабая проточность вод, обуславливают крайне низкий уровень вегетации представителей отдела в реках региона. Максимальные показатели обилия эвгленовых отмечены для планктона р. Алдан и составляют в среднем для реки лишь 0,2 тыс. кл./л и 0,002 мг/л. Следует отметить, что эвгленовые обычно получают развитие в районе устьев притоков с характерными условиями: небольшие, типично равнинные реки с низкой скоростью течения, протекающие по заболоченным низменностям.

Обнаруженные нами представители **багряннок** – случайно попавшие в планктон обрастатели, которые в условиях проточных водоемов часто отрываются от субстрата, оказываются в толще воды и спорадически встречаются в речных пробах. Представители отдела отмечены лишь в четырех из исследованных рек – в Алдане и Лене (по 2 вида), в Анабаре и Яне (по одному). Вид *Chantransia chalybea* от-

мечен в трёх из этих рек (Алдан, Лена и Яна), остальные три вида были специфичными.

Зеленые водоросли вносят значительный вклад в численность и биомассу фитопланктона большинства исследованных рек, что вероятно связано с тем, что наблюдения проводились нами в летний период. Хотя максимальные показатели количественного развития зеленых невелики – 74 тыс. кл./л (Витим) и 0,044 мг/л (Алдан), в фитопланктоне некоторых рек они были на первом месте по численности (Анабар и Витим) и по биомассе (Амга, Анабар и Оленёк). Наиболее высокое относительное участие Chlorophyta в количественном развитии фитопланктона характерно преимущественно для рек со значительными участками с замедленным течением, или с хорошо развитой поймой и подверженных влиянию притоков – мелководных, хорошо прогреваемых рек с низкой скоростью течения.

Среди Chlorophyta есть виды, отмеченные во всех исследованных реках, это два вида из порядка Desmidiales – *Closterium moniliferum* и *Cosmarium formosulum*. В составе зеленых водорослей отмечено два высокоактивных вида: *Cosmarium formosulum* и *Pandorina morum*; среднеактивных видов – 18, в основном из порядков Chlorococcales и Desmidiales, а также один вид из вольвоксовых.

Около трети доминантов планктона исследованных рек – из отдела зеленых водорослей (17 видов). Это представители Desmidiales и Chlorococcales, главным образом космополитные, планктонно-бентосные или планктонные виды. Как известно, представители этих порядков в экологическом отношении приурочены к малопроточным водоемам разного уровня трофности и доминировали на участках рек с соответствующими условиями, либо испытывающих влияние притоков или пойменных водоемов.

Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

В главе проанализирована пространственная структура планктонных сообществ по продольной оси исследованных рек и определены её основные закономерности.

Особенности биологической организации речных экосистем нашли выражение в концепции речного континуума (КРК), описывающей их функционирование. Как известно КРК основана на теории энергетического равновесия и предлагает продольное речное зонирование с использованием отношений продукции организмов разных трофических групп (Vannote et al., 1980). При перемещении водной массы реки от истока к устью происходит закономерная смена условий среды обитания водных организмов, что отражается не только на функционировании сообществ, но и на их таксономической и ценотической структуре. Фитопланктон в условиях «классического континуума», характеризуется градиентной сменой сообществ и постепенным увеличением видового богатства, численности, биомассы и индекса биоразнообразия (Hb) по направлению к устью реки. Это связано с обогащением видового состава за счет приточной системы, а также вследствие увеличения числа биотопов в русле самой реки.

Нами установлено, что классическому континууму соответствует развитие фитопланктона большинства исследованных рек. Однако выявлен ряд особых условий, когда происходит нарушение классического континуума по одному или нескольким показателям.

Во-первых, это устья рек, впадающих в Северный Ледовитый океан. Здесь отмечена закономерность значительного увеличения количественного развития и изменение таксономической структуры фитопланктона по сравнению с вышерасположенными участками. Это иллюстрируется скачкообразным ростом численности и биомассы фитопланктона в дельте р. Яны (рис. 2), а также резким изменением це-

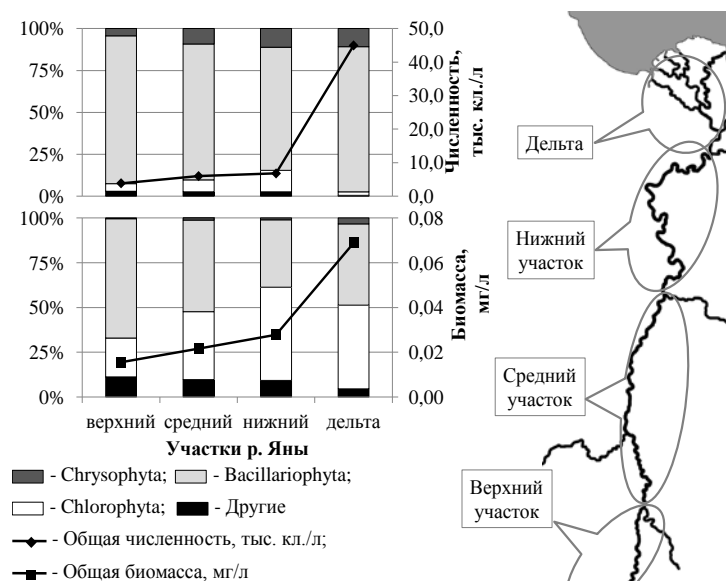


Рисунок 2. Изменение ценогической роли ведущих отделов, а также общей численности и биомассы фитопланктона на различных участках р. Яны

небольшими глубинами, где активно происходит занос в планктон водорослей бентоса. Нарушение континуума проявляется здесь в увеличении биомассы фитопланктона, сдвиге в сторону крупноклеточных форм водорослей и повышенной роли диатомей. В случае, когда горный участок расположен в верховье как на р.

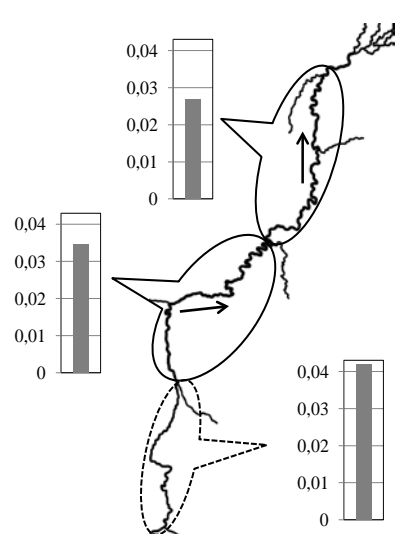


Рисунок 3. Средняя биомасса фитопланктона на различных участках р. Индигирки (пунктиром выделен горный участок реки)

Индигирке (рис. 3) происходит инверсия количественного развития фитопланктона по продольной оси, т.е. снижение его показателей от верховья к устью.

Гидросооружения имеющиеся на исследованных реках, представляют искусственное препятствие для континуальности сообществ фитопланктона. На участках рек Колыма и Вилюй с зарегулированным гидрологическим режимом, отмечена смена структуры таксономического состава и количественного развития фитопланктона. Для мезотрофного Вилюйского водохранилища (рис. 4) это проявляется в резко возрастающей доле Cyanophyta в планктонной флоре, по сравнению с другими участками реки. Для Вилюйского водохранилища характерно еще и увеличение уровня численности

ценогической и флористической роли ведущих отделов водорослей. Так проявляется эффект «подпора», который складывается из двух составляющих: 1) в связи с почти полным отсутствием перепада высот, резко снижается скорость течения, а это главный лимитирующий фактор развития планктона (Allan, Castillo, 2007); 2) приливные явления способствуют скапливанию всего стекающего планктона в дельте реки.

Во-вторых, это горные участки рек с быстрым течением и

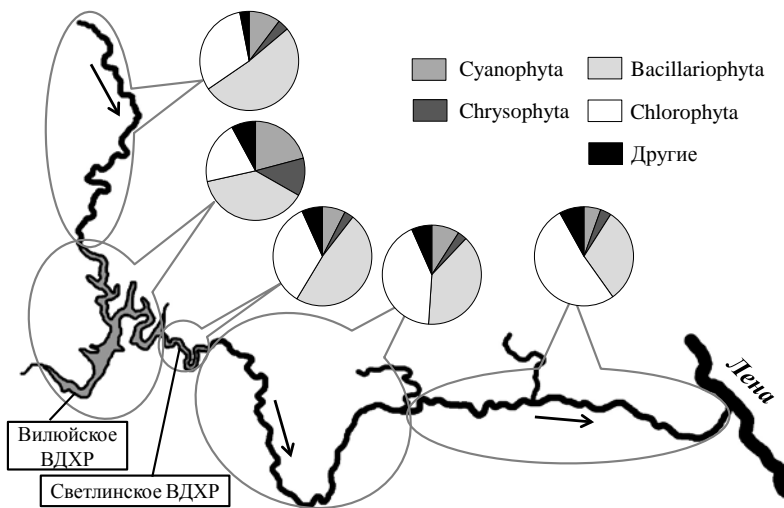


Рисунок 4. Таксономический спектр фитопланктона различных участков реки Вилюй

русла, что также становится причиной инверсии количественного развития фитопланктона по продольной оси. Такое явление отмечено на верхнем участке р. Ви-

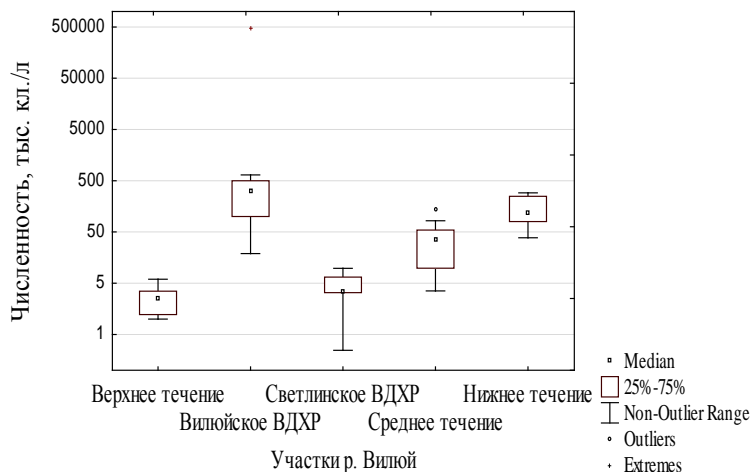


Рисунок 5. Численность фитопланктона различных участков реки Вилюй

на данном участке. В конце этого участка расположен узкий вход в ущелье, что создает эффект дамбы – русло расширено, а течение очень замедлено. Это приводит к тому, что видовое богатство сокращается, а не возрастает по направлению к устью

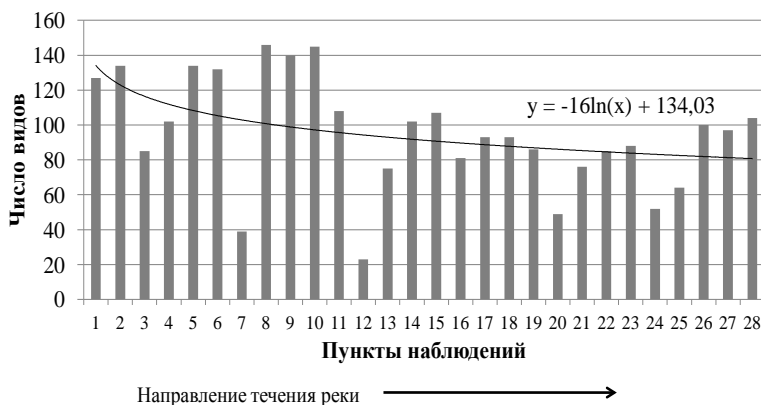


Рисунок 6. Видовое богатство фитопланктона р. Витим по пунктам наблюдений и тенденция его снижения по направлению к устью реки

и биомассы фитопланктона (рис. 5). За счет глубинного сброса из Вилюйского водохранилища холодных придонных вод, лишенных водорослей, в верхней зоне Светлинского водохранилища отмечено обеднение фитопланктона.

Пойменные водоемы и затишные участки русла служат источниками обогащения фитопланктона основного

русла, что также становится причиной инверсии количественного развития фитопланктона по продольной оси. Таким (рис. 6), где создаются благоприятные условия для развития планктонной флоры, преимущественно из отдела Chlorophyta. Витим на этом участке протекает по Муйско-Куандинской котловине. Долина реки здесь широкая и низкая, заболоченная, с большим количеством пойменных водоемов, это значительно увеличивает экологическую емкость, гетеротопность реки (рис. 6).

Смена сообществ по градиенту, свойственная континууму, также нарушается в районе впадения некоторых притоков. Такое явление было зафиксировано на р. Колыме (рис. 7). На участках Е и F р. Колымы, речной фитопланктон испытывает сильное влияние левобережных

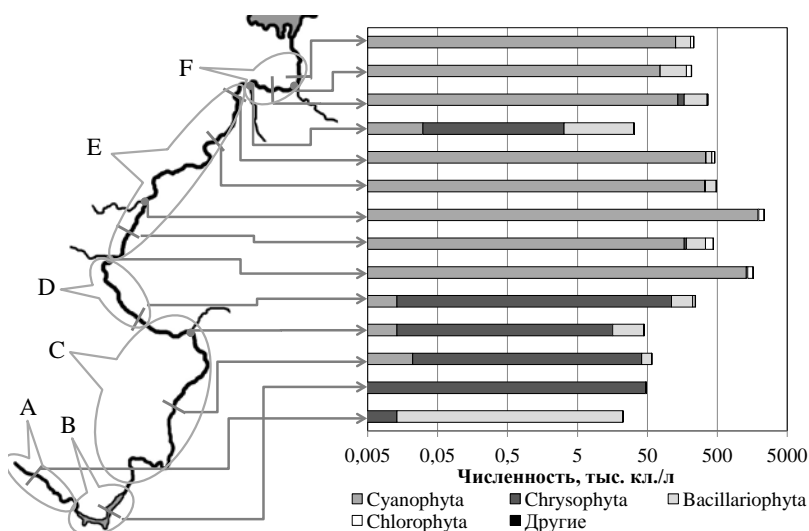


Рисунок 7. Численность фитопланктона в пробах из основного русла р. Колымы и из устьевых участков наиболее крупных притоков (А-Е – участки р. Колымы)

притоков протекающих по обширной Колымской низменности (рр. Седедема и Ожогина), ниже которых резко повышается общая численность фитопланктона за счет синезеленых – *Aphanizomenon flos-aquae* и *Anabaena scheremetievii*.

Уникальный частный случай отмечен для р. Амги. Бассейн Амги «зажат» между водосборами рек Лена и Алдан. И при длине реки

1360 км ширина водосбора в среднем составляет всего около 80 км. Это обуславливает крайне малую приточность реки. Узкий «лентовидный» бассейн р. Амги создает особый эффект на развитие фитопланктона реки. В этих условиях фитопланктон приобретает значительную степень однородности в структуре таксономического состава, по продольной оси реки. На диаграмме (рис. 8) для сравнения показано как

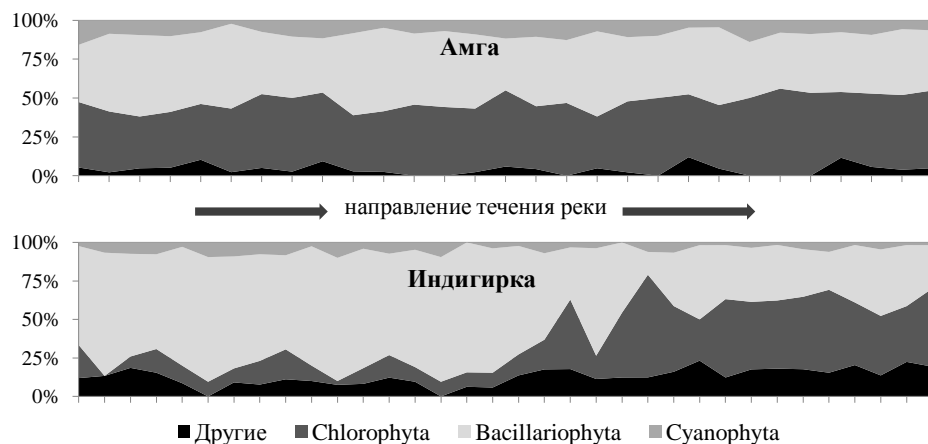


Рисунок 8. Соотношение ведущих отделов во флоре планктона рек Амга и Индигирка по пунктам наблюдений

меняется соотношение ведущих отделов во флоре планктона реки Индигирки. Видно, что постепенно (пусть и с отдельными пиками или выбросами) происходит смена ведущих отделов флоры планктона. А в отношении

Амги картина явно более однородна. Для Амги нехарактерно такое обогащение фитопланктона за счёт приточной системы, которое отмечено для других исследованных нами рек.

Применение критерия хи-квадрат для оценки континуальности речных сообществ фитопланктона. На наш взгляд, существует потребность в строгом критерии, позволяющем выразить и наглядно представить различия, появляющиеся в структуре речных сообществ, при нарушениях их континуальности. Одним из таких способов оценки может являться критерий хи-квадрат (χ^2) (Pearson, 1900; Лакин, 1990). Исследователями предложено использование критерия χ^2 для сравнения равенства долей, т.е. соотношения числа элементов вошедших в разные классы

(Гржибовский, 2008б). Таким образом, можно попарно сравнить флористическую и ценотическую структуру сообществ разных участков рек, выраженную как число видов и численность определенных таксономических групп фитопланктона. Однако необходимо искусственно построить некие теоретические частоты, с которыми потом будет проходить сравнение. При этом теоретические частоты должны быть построены на основе фактических данных, но **в предположении, что различий между участками нет**. Таблица фактических частот, содержит информацию о количестве встреч исследуемых объектов в разных классах, например, числа видов различных отделов водорослей на первом (x_i) и втором (y_i) сравниваемых участках рек. Частоты по классам ($f_i = x_i + y_i$) и участкам ($n_1 = \sum x_i$ и $n_2 = \sum y_i$) определяются как суммы частот их встреч. Общая сумма всех частот $N = \sum f_i = n_1 + n_2$. Доли по отношению к общей сумме частот, которые занимают сравниваемые участки, составляют $p_1 = n_1/N$ и $p_2 = n_2/N$. Исходя из найденных долей (p_1 и p_2), вычисляются теоретические частоты для каждого класса (отдела водорослей) на первом $x'_i = f_i \cdot p_1$ и втором $y'_i = f_i \cdot p_2$ сравниваемых участках. Другими словами, теоретические частоты показывают, какое было бы соотношение видов в разных отделах при полном отсутствии различий во флористической (ценотической) структуре двух сравниваемых участков.

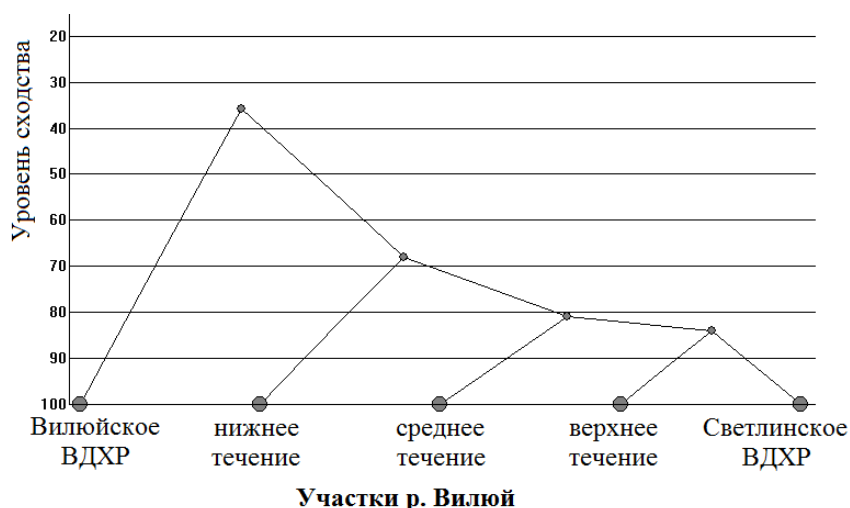
Далее необходимо оценить насколько фактические частоты отличаются от их теоретического представления. Для этого используется критерий χ^2 . Он вычисляется по формуле $\chi^2 = \sum \frac{(f_i - f'_i)^2}{f'_i}$, где f_i – фактические частоты, f'_i – теоретические. Понятно, что если фактические и теоретические частоты полностью совпадают, то их разности ($f_i - f'_i$) и, следовательно, значение самого критерия равны 0. Чем сильнее различие между частотами, тем больше величина критерия. Для оценки степени отличия критерия от нуля необходимо рассчитать его уровень значимости. Для этого можно воспользоваться функцией *Microsoft Excel* "ХИ2РАСП(a, b)", где a – рассчитанное значение критерия χ^2 , b – число степеней свободы (df). Здесь необходимо ввести понятие числа степеней свободы (df), которое в общем виде определяется как число сравниваемых классов минус количество накладываемых на них ограничений: $df = (k-1) \cdot (t-1)$, где k – количество сравниваемых участков, t – количество отделов водорослей. Полученные значения вновь надо сравнить с разумным уровнем значимости, например 1%.

Однако, для сравнения ценотической структуры планктонных сообществ на основе данных по численности, применение критерия хи-квадрат оказывается затрудненным, поскольку значение χ^2 возрастает при равномерном увеличении всех частот сравниваемых распределений, что напрямую следует из формулы его расчета: $\sum \frac{(nf_i - nf'_i)^2}{nf'_i} = \sum \frac{n^2(f_i - f'_i)^2}{nf'_i} = \sum \frac{n(f_i - f'_i)^2}{f'_i} = n \sum \frac{(f_i - f'_i)^2}{f'_i} = n\chi^2$. Другими словами, увеличение всех частот в сравниваемых выборках пропорционально в n раз увеличивает значение критерия в те же n раз. А поскольку число степеней свободы неизменно, то уровень значимости стремится к нулю. Так как численность фитопланктона измеряется десятками тысяч клеток на литр речной воды, то даже самые небольшие

различия в долях приводят к статистически значимым различиям, а полученные результаты оказываются непригодны для интерпретации. Для уменьшения этого эффекта необходимо нормировать полученные значения критерия χ^2 на общий объем выборки – N . Одним из таких нормированных коэффициентов является коэффициент фи (ϕ): $\phi = \sqrt{\chi^2/N}$, где N – общее число измерений. Коэффициент ϕ , в отличие от критерия χ^2 , меняется в пределах от 0 до 1, что позволяет его интерпретацию, не прибегая к уровням значимости, используя пороговые значения силы взаимодействия: 0,6-0,79 – сильная, 0,8-1,0 – очень сильная (Гржибовский, 2008а).

Для визуализации полученных закономерностей удобно представление данных в виде дендрограмм, построенных при помощи программного модуля "GRAPHS" (Новаковский, 2006).

В качестве примера ниже приводится расчет критерия χ^2 для данных по таксономической структуре фитопланктона участков реки Вилюй. Результаты расчета (табл. 3) подтверждают выводы о том, что континуум нарушен на участке Вилюйского водохранилища. А статистически значимое различие между парами участков верхний-нижний и нижний-Светлинское водохранилище, следует считать накопленным и соответствующим



КРК. На дендрограмме (рис. 9) уровень сходства определялся как разность максимального значения критерия χ^2 с текущим: $\max(\chi^2) - \chi^2$. Значения χ^2 для остальных участков реки постепенно повышаются при увеличении расстояния между рассматриваемыми участками и свидетельствуют об отсутствии нарушений континуальности сообществ фитопланктона.

Рисунок 9. Дендрограмма сходства флористической структуры фитопланктона участков р. Вилюй

Результаты расчета критерия χ^2 (над диагональю) и его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры участков р. Вилюй

Таблица 3

Результаты расчета критерия χ^2 (над диагональю) и его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры участков р. Вилюй

Участки р. Вилюй	верхнее течение	Вилюйское ВДХР	Светлинское ВДХР	среднее течение	нижнее течение
верхнее течение		33,4	3,5	11,4	32,6
Вилюйское ВДХР	0,000		28,2	58,2	87,5
Светлинское ВДХР	0,478	0,000		3,6	14,3
среднее течение	0,022	0,000	0,466		9,3
нижнее течение	0,000	0,000	0,006	0,055	

Примечание: жирным шрифтом выделены показатели уровня значимости ниже 0,01 и соответствующие им значения критерия.

В качестве другого примера применения данного метода, проведено сравнение флористической структуры планктона участков р. Колымы. Результаты расчета критерия хи-квадрат не позволяют говорить о наличии существенных различий между участками реки, это подтверждается недостаточными уровнями значимости для всех рассчитанных показателей (табл. 4). Следовательно, можно сделать вывод об отсутствии нарушений континуума по этому показателю.

Таблица 4

Результаты расчета критерия χ^2 (над диагональю), его уровня значимости (под диагональю) для флористической структуры, и коэффициента ϕ для ценотической структуры (в скобках) участков р. Колымы

Участки р. Колымы	A	B	C	D	E	F
A		3,9(0,8)	6,8(0,41)	5,3(0,31)	11,5(0,46)	6,1(0,37)
B	0,695		2,1(0,36)	0,9(0,35)	7,6(0,69)	6,3(0,67)
C	0,341	0,915		1,9(0,13)	5(0,58)	4,4(0,49)
D	0,502	0,991	0,928		9,2(0,63)	5,3(0,54)
E	0,073	0,272	0,55	0,161		7,5(0,35)
F	0,409	0,387	0,617	0,509	0,274	

Примечание: жирным шрифтом выделены показатели коэффициента ϕ выше порогового значения 0,6.

Однако анализ результата расчетов критерия ϕ для данных по численности ведущих отделов фитопланктона Колымы свидетельствует о том, что «сильная»-«очень сильная» степень различия сообществ характерна для участка В (водохранилище) (табл. 4). А уровень сходства, определенный как обратная величина к коэффициенту различий ϕ выраженная в процентах: $(1-\phi)*100\%$ (рис. 10), подтверждает, что изменение естественного стока р. Колымы за счет плотины на участке В, а также влияние притоков с Колымской низменности на участках Е и F приводят к нарушению континуальности ценотической структуры планктонных сообществ.



Рисунок 10. Дендрограмма сходства ценотической структуры фитопланктона участков р. Колымы

А уровень сходства, определенный как обратная величина к коэффициенту различий ϕ выраженная в процентах: $(1-\phi)*100\%$ (рис. 10), подтверждает, что изменение естественного стока р. Колымы за счет плотины на участке В, а также влияние притоков с Колымской низменности на участках Е и F приводят к нарушению континуальности ценотической структуры планктонных сообществ.

Применяя описанный метод, следует помнить, что он основан на сравнении соотношения числа элементов вошедших в разные классы, что накладывает на него ограничение. Это выражается в возможности выявить различия в таксономической структуре или составе ценозов, но не в общем видовом богатстве или уровне количественного развития сообществ.

Глава 6. ЭКОТОПОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

В видовом отношении наиболее богат фитопланктон рек Лена и Вилюй (рис. 11). Сопоставление площади бассейна и числа видов во флоре с помощью коэффициента ранговой корреляции Спирмена ($r=0,92$; $p<0,05$) свидетельствует об очень высокой, статистически значимой зависимости между этими параметрами. Таким образом, величина бассейна реки определяет биоразнообразие фитопланктона (рис. 11), что очевидно обусловлено большим разнообразием биотопов в пределах крупных речных бассейнов.

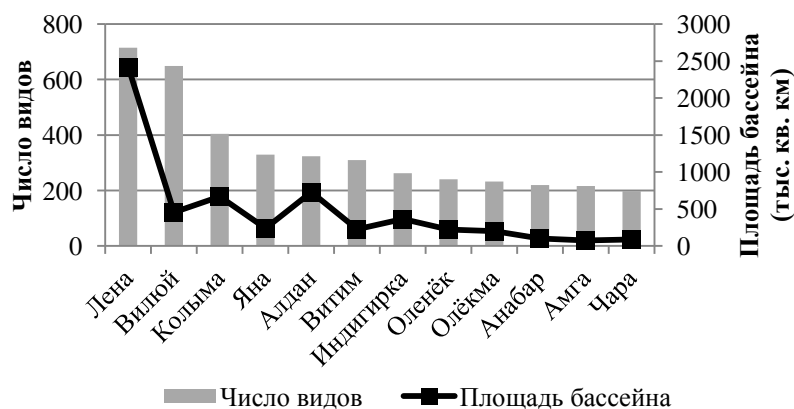


Рисунок 11. Видовое богатство фитопланктона и площадь водосборного бассейна исследованных рек

Коэффициент флористического сходства (S) фитопланктона рек региона невысокий и варьирует от 0,27 до 0,62. Значения S равные или превышающие 0,6 отмечены лишь для трёх пар сравниваемых рек, это р. Лена и некоторые ее притоки (Лена-Витим, Лена-Чара), а также две реки со смежными бассейнами (Вилюй-

Оленёк). Флора большинства рек характеризуется существенным своеобразием.

Индекс биологического разнообразия (H_b) высокий (табл. 5). Это свидетельствует о том, что несмотря на суровые условия обитания фитопланктона, в реках региона формируются сбалансированные и богатые в видовом отношении сообщества.

Таблица 5

Средний индекс биологического разнообразия (H_b) и количество особоактивных видов фитопланктона исследованных рек

Река	Средний индекс H_b	Число особоактивных видов
Лена	4,75	7
Вилюй	4,54	30
Витим	4,46	37
Чара	4,36	19
Кольма	4,22	17
Олёкма	3,98	23
Яна	3,78	18
Индигирка	3,64	8
Амга	3,33	15
Алдан	3,31	11
Оленёк	2,70	10
Анабар	2,68	2

В условиях ограниченных ресурсов, которыми характеризуются исследованные реки, планктонные сообщества водорослей поддерживаются путем повышенного видового разнообразия. Водные экосистемы такого типа характеризуются высокой специализацией видов, что способствует более эффективному использованию ими доступных источников ресурсов (Алимов, 2001). Наибольшим индексом Нб характеризуются крупные «транзитные» реки с протяженными равнинными участками, а также реки юга региона. Меньшее значение индекса характерно для двух арктических рек, бассейны которых целиком расположены за Полярным кругом.

Наибольшая активность видов характерна для рек юга региона или подзоны средней тайги. Как видно из таблицы 5, арктические реки отличаются меньшей активностью видов фитопланктона.

По экологической приуроченности к местообитанию, наиболее крупная группа фитопланктона большинства исследованных рек это бентосные водоросли, что не удивительно для проточных водоемов (рис. 12). Исключение составляют реки

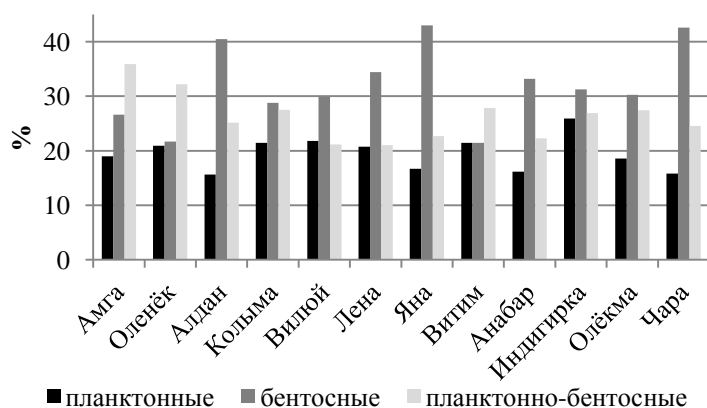


Рисунок 12. Доля видов различных местообитаний в составе фитопланктона исследованных рек

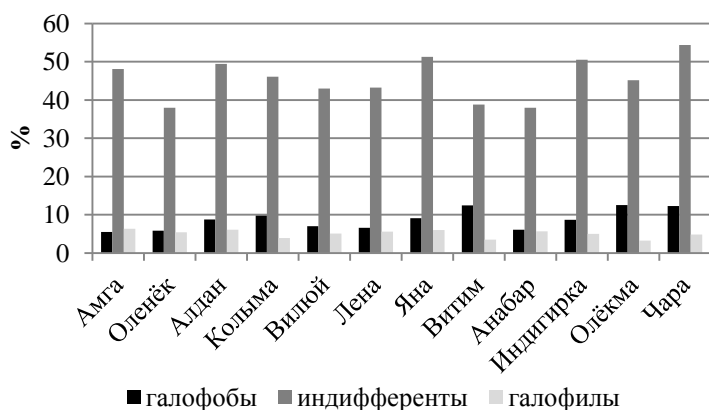


Рисунок 13. Доля видов-индикаторов различной степени галобности в составе фитопланктона исследованных рек

Оленёк, Амга и Витим, где преобладают факультативно-планктонные формы. Доля истинно-планктонных видов меньше и варьирует в различных реках от 16 до 26%. Это связано главным образом со скоростью течения, а также с глубиной русла.

По отношению к галобности в планктоне всех исследованных рек преобладают индифферентные виды, их доля варьирует от 38 до 54% видового состава (рис. 13). А так как уровень минерализации вод рек региона невелик, то для большинства из них доля галофобных видов выше, чем галофильных. Лишь в Амге, где показатель суммы солей наиболее высокий, доля галофилов несколько больше, чем галофобов.

Поскольку рН вод рек региона меняется от нейтральной до слабощелочной, очевиден тот факт, что наиболее крупными экологическими группами в планктоне являются индифференты по отношению к активной реакции среды, а также алкалофилы (рис.

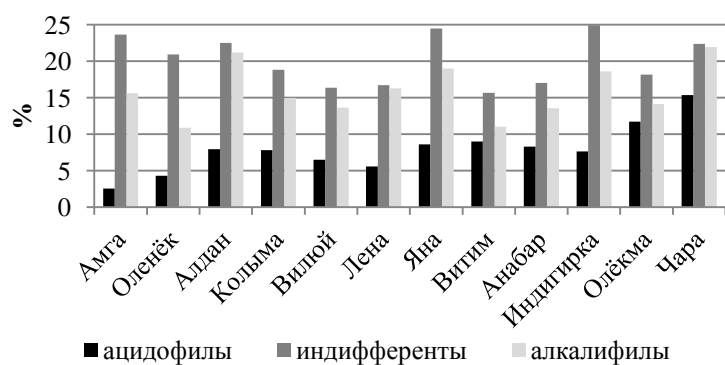


Рисунок 14. Доля видов-индикаторов различной степени ацидификации в составе фитопланктона исследованных рек

ризируются преобладанием флоры умеренного пояса над североальпийской (рис. 15). Обратная картина характерна только для пяти из исследованных рек, среди них арктические и горные реки: Оленёк, Инди́гирка, Витим, Олёкма и Чара.



Рисунок 15. Доля видов различной географической приуроченности в составе фитопланктона исследованных рек

на: Лена (47), Виллой (42) и Амга (21); или имеющих участки подверженные техногенному воздействию: Яна (28), Колыма (26), Инди́гирка (24), Алдан (23); меньше таких видов в планктоне рек неосвоенных территорий: Анабар (13), Оленёк (13) и Олёкма (12). Индикаторы полисапробной зоны загрязнения обнаружены только в планктоне рр. Лена, Виллой, Колыма, Алдан и Инди́гирка. Средний индекс сапробности варьирует для исследованных рек в пределах от 1,22 до 1,89, и соответствуют олиго- и β-мезосапробной зонам самоочищения.

Общий уровень биомассы и численности фитопланктона, варьирует в пределах 59-2476 тыс. кл./л и 0,0002-1,398 мг/л. Следует отметить, что вегетация водорослей в планктоне других крупных рек Сибири, протекающих в более освоенных человеком регионах значительно выше. Например, в Иртыше численность фитопланктона по данным О. П. Баженовой (2005б) колеблется в пределах от 4,04 до 20,92 млн. кл./л, в Оби (Науменко, 1996) биомасса в летний период варьирует в пределах 0,2-3,1 мг/л, в Енисее эти показатели меняются от 0,5 до 2,3 мг/л (Приймаченко и др., 1993). Основные признаки антропогенной трансформации присущие

14). Ацидофилы в планктоне всех исследованных рек составляют наименьшую экологическую группу.

Преобладающей экологической группой по географической приуроченности, в фитопланктоне всех исследованных рек являются космополиты, составляя от 49 до 65% видового состава. Однако, более половины исследованных рек характеризуются преобладанием флоры умеренного пояса над североальпийской (рис. 15).

Водоросли-показатели сапробности составляют 46% исследованной флоры или 753 вида и разновидности. Основная их часть относится к олиго- и β-мезосапробным формам (72% от числа индикаторных видов). Максимальное количество индикаторов зон высокой сапробности отмечено для рек, протекающих по центральным, более населенным территориям регио-

сообществам фитопланктона крупных рек Западной и Средней Сибири, нехарактерны для исследованного нами региона. Так, для рек Енисей (Приймаченко и др., 1993), Обь (Науменко, 1998), Ангара (Кобанова, 1980) и Иртыш (Баженова, 2005в) характерно присутствие в числе доминантов фитопланктона мелкоклеточных видов рода *Stephanodiscus*, что, по мнению ряда авторов, является признаком антропогенного евтрофирования (Баженова, 2005б; Михеева, 1983; Науменко, 1996; Охупкин, 1999, 2000). В планктоне исследованных нами рек в числе доминантов эти виды зафиксированы не были.

При типизации исследованных рек по гидрологическим условиям, выделено четыре основных типа: 1) равнинные, 2) горные, 3) устья арктических рек, 4) водохранилища. Равнинные участки – наиболее обширны, и встречаются на всех исследованных нами реках. К горному типу относятся отдельные участки 7-ми рек региона: Алдана, Амги, Витима, Индигирки, Колымы, Олёкмы и Чары. Особый тип экологических условий составляют устья арктических рек, впадающих в Северный Ледовитый океан. Такие участки были обследованы в акватории рек Анабара, Индигирки, Лены и Яны.

Наиболее богат в видовом отношении фитопланктон равнинных участков (1000 видов), благодаря их большой протяженности и площади водосбора (рис. 16). Это в сочетании с разнообразием пересекаемых равнинными участками рек, поч-

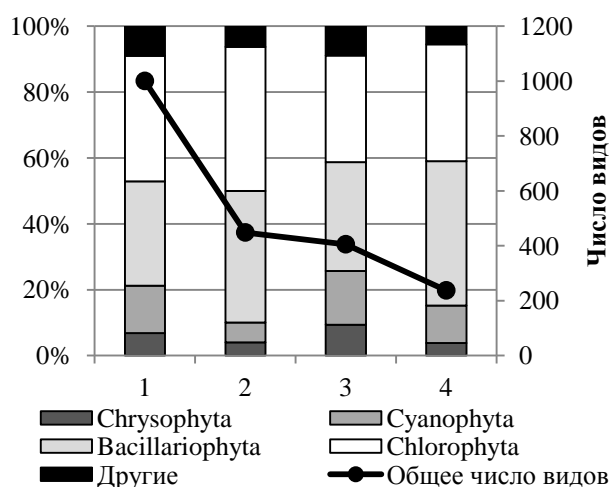


Рисунок 16. Таксономический спектр и общее число видов фитопланктона рек различного гидрологического типа: 1 – равнинные, 2 – горные, 3 – арктические устья, 4 – водохранилища

венно-растительных зон и географических поясов, увеличивает разнообразие биотопов. Значительно меньше число видов водорослей планктона горных участков (448) и водохранилищ (405). Наименьшее число видов отмечено в планктоне устьев арктических рек (237), что отражает суровые условия среды обитания в Заполярье.

На уровне отделов специфичность таксономического состава выделенных участков почти не проявляется. Ведущая роль принадлежит зеленым (на равнинных и горных участках) и диатомовым (в арктических устьях и водохранилищах). Специ-

фичность флоры хорошо видна на родовом уровне. Так, *Oscillatoria* находится на третьем ранговом месте среди ведущих родов флор равнинных рек и водохранилищ, а *Anabaena* – на четвертом месте во флоре арктических устьев. При этом в горных реках представители синезеленых отсутствуют среди ведущих родов. В родовом спектре флоры водохранилищ на первом месте находится *Mallomonas*, а *Dinobryon* занимает 7-ю позицию в числе ведущих родов в арктических устьях. Однако на горных и равнинных участках рек представители золотистых не входят в

число ведущих родов фитопланктона. Следует также отметить, что наибольший показатель отношения числа видов Chlorophyta к Cyanophyta отмечен для горных рек. Этот признак можно считать особенностью горно-бореальной реофильной альгофлоры, в отличие от горно-аридной (Сафонова, 1996).

Уровень количественного развития фитопланктона всех типов водоемов относительно небольшой. Средние для каждого из них показатели численности и биомассы варьируют в небольших пределах (рис. 17). Наибольшая средняя численность характерна для фитопланктона равнинных рек. По уровню биомассы лидируют водохранилища и горные реки. Для горных рек закономерность повышенных значений биомассы обусловлена заносом водорослей из бентоса. Для равнинных рек и арктических устьев свойственно развитие мелкоклеточных планктонных форм, поэтому и биомасса фитопланктона меньше.

Говоря об исследованных водохранилищах необходимо отметить, что они разнотипны. Светлинское и Колымское водохранилища типично олиготрофные.

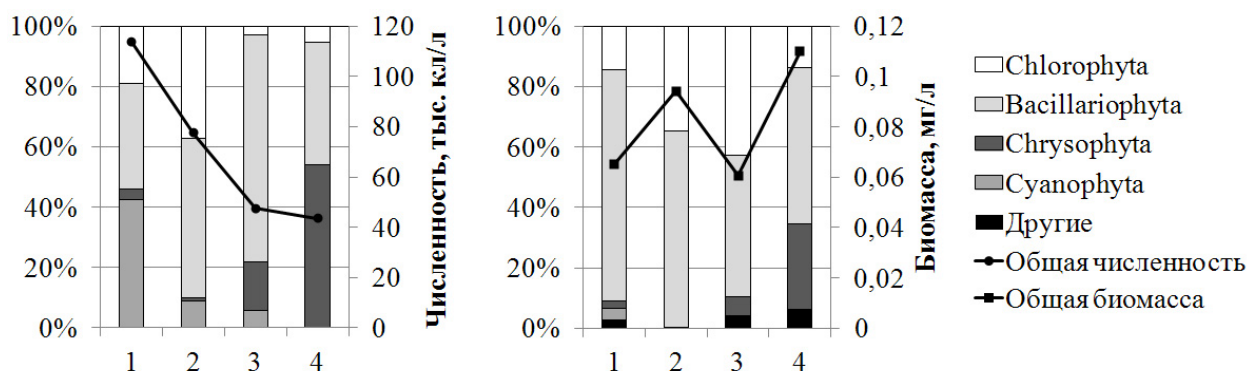


Рисунок 17. Доля ведущих отделов водорослей в общей численности (слева) и биомассе (справа) фитопланктона, а также абсолютные показатели количественного развития фитопланктона рек различного гидрологического типа (аналогично рис. 7)

Отмеченные для их планктона максимумы численности составляют соответственно 10 тыс. кл./л и 48 тыс. кл./л, биомассы – 0,031 мг/л и 0,037 мг/л. Для мезотрофного Вилюйского водохранилища максимальные показатели выше – 498 тыс. кл./л и 1,4 мг/л (Васильева, Ремигайло, 1982). Отмеченный в период заполнения Вилюйского водохранилища, летний пик развития синезеленых водорослей (численность до $4,8 \cdot 10^8$ кл./л, биомасса до 7800 мг/л) (Кириллов и др., 1979), является абсолютным максимумом для фитопланктона рек региона.

В планктоне большинства выделенных типов рек диатомовые водоросли преобладают по численности и биомассе (рис. 17), на втором месте – зеленые водоросли. Исключение составляют равнинные реки, где по численности доминируют представители мелкоклеточных синезеленых. Планктонные альгоценозы водохранилищ и арктических устьев рек отличаются высокими количественными показателями развития золотистых водорослей.

Для всех типов речных участков характерен высокий индекс биоразнообразия (Hb), его средние значения составляют для равнинных рек и водохранилищ – 3,79, для горных рек – 3,72, для арктических устьев – 3,08. Это свидетельствует о

сбалансированности планктонных сообществ водорослей. Однако, для арктических устьев индекс N_b наименьший, это указывает на суровые экологические условия Заполярья.

Глава 7. ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФИТОПЛАНКТОН ИССЛЕДОВАННЫХ РЕК

В данной главе, путем последовательного применения различных статистических методов, проведен анализ факторов среды, влияющих на изменение основных показателей развития фитопланктона исследованных рек, т. е. на его пространственную структуру.

В предыдущих разделах исследования, для анализа структурных параметров фитопланктона были использованы группы наблюдений полученные априорно, на основе эмпирического группирования данных по географическому положению, морфометрическим и гидрологическим особенностям рек. Поиск скрытых, латентных групп наблюдений, которые невозможно выявить на основе объективных различий осуществлен с помощью кластеризации наблюдений. Как видно на рисунках 18 и 19 наблюдения кластеризованные как по признакам окружающей среды (градация "Кластеры ОС"), так и по признакам фитопланктона (градация "Кластеры ФП"), очень хорошо географически локализованы. Причем наблюдения большин-

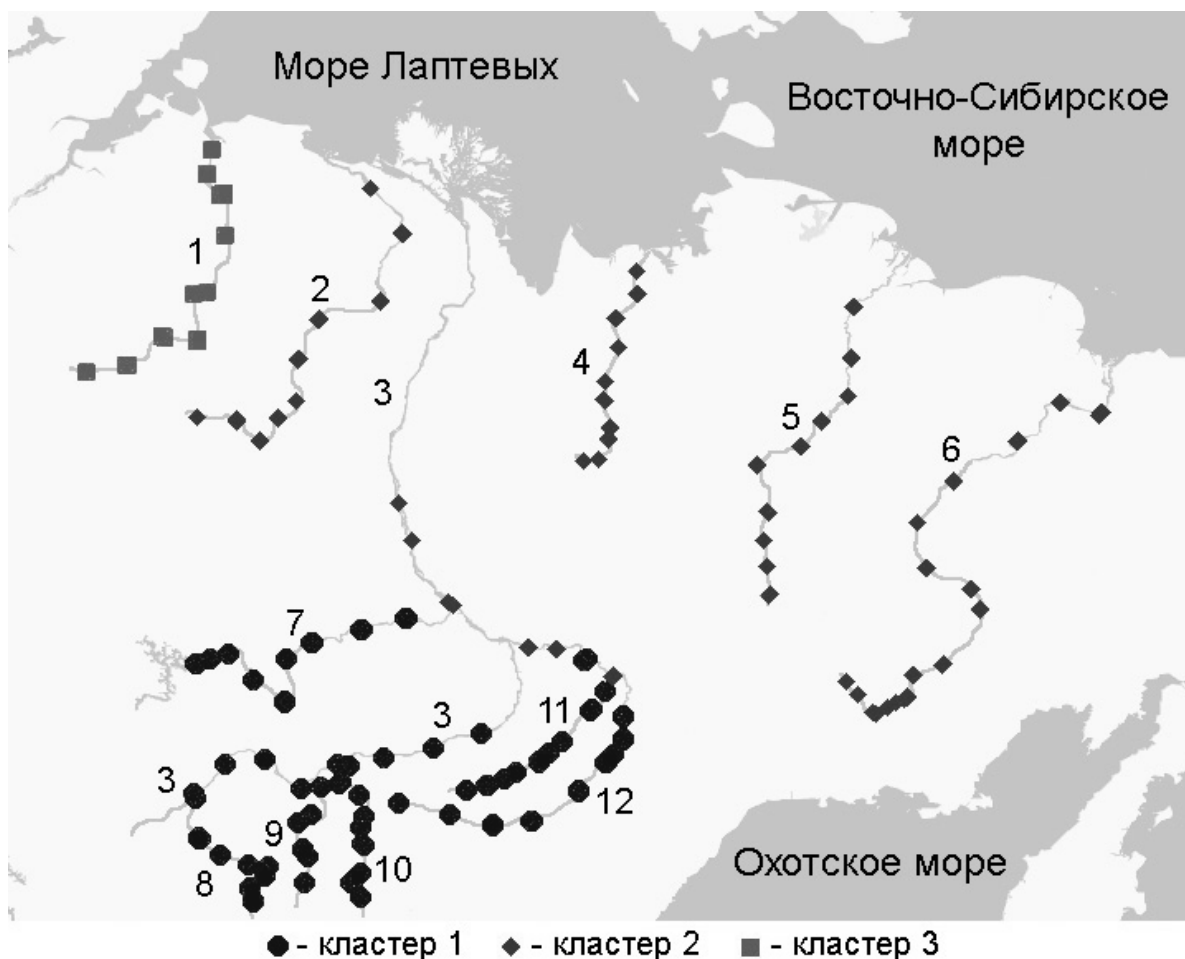


Рисунок 18. Наблюдения классифицированные по градации "Кластеры ОС".

Цифрами обозначены исследованные реки: 1 – Анабар, 2 – Оленёк, 3 – Лена, 4 – Яна, 5 – Индигирка, 6 – Колыма, 7 – Вилюй, 8 – Витим, 9 – Чара, 10 – Олёкма, 11 – Амга, 12 – Алдан.

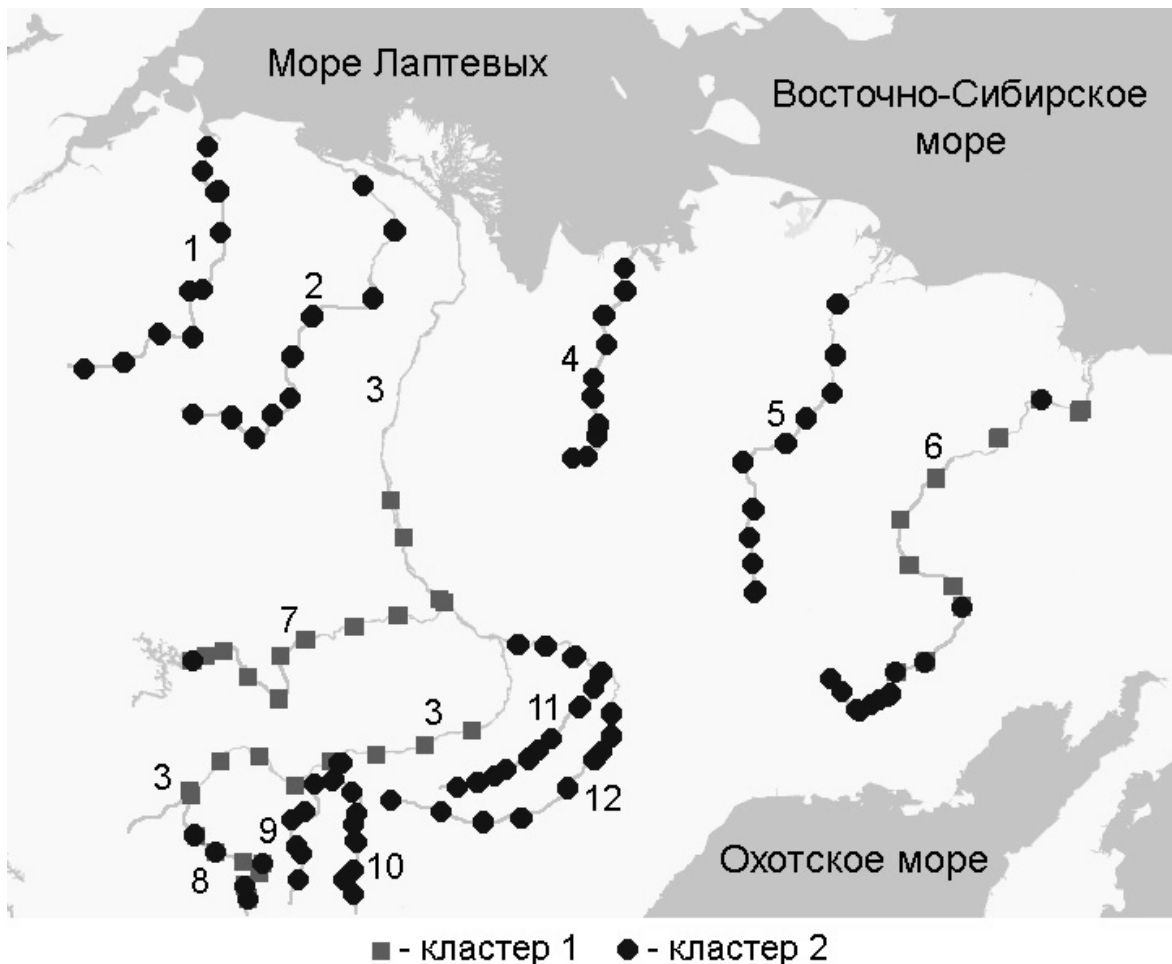


Рисунок 19. Наблюдения классифицированные по градации "Кластеры ФП".
 Цифрами обозначены исследованные реки (обозначения как для рисунка 18)

ства исследованных рек отнесены целиком к одному из кластеров, а разделение между кластерами произошло преимущественно у наиболее протяженных транзитных рек Лены и Колымы. Это объясняется их большой протяженностью и значительным различием условий среды на отдельных их участках.

В градации "Кластеры ОС" выделены крупные южный и северный кластеры (рис. 18), а в третий кластер выделились все наблюдения по р. Анабар, самой северной из исследованных рек. Анализ средних стандартизованных значений признаков окружающей среды показывает (рис. 20), что для наблюдений третьего кластера они ниже по температуре воды и продолжительности безледного периода. Наблюдения первого кластера характеризуются наиболее благоприятными условиями по температуре воздуха (среднегодовая, максимальная летом), а также большим обилием осадков (среднегодовые, в жаркий квартал) и повышенным индексом местообитаний (DHI). Также следует отметить, что все три кластера хорошо разделены по географической широте, продолжительности отсутствия льда и густоте речной сети. Таким образом, очевидно, что кластеризация прошла по градиенту усиления неблагоприятных свойств среды от 1-го кластера к 3-му.

Кластеризация в градации "Кластеры ФП" прошла таким образом, что в первом кластере объединились наблюдения рек центра и юго-запада региона с северо-востоком (рис. 19). Во втором кластере локализованы реки арктической зоны вме-

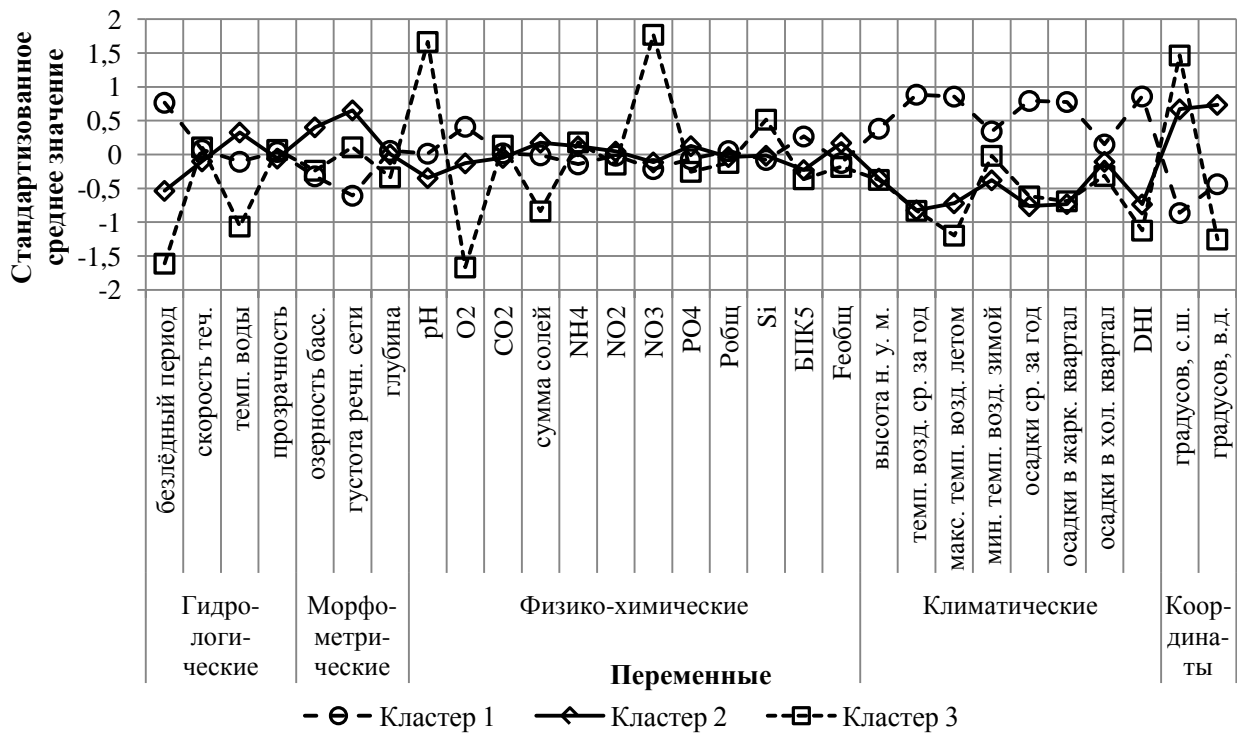


Рисунок 20. Средние стандартизованные значения признаков градации кластеры окружающей среды

сте с реками южной горной части региона, причем именно в этом кластере отмечено меньшее видовое богатство и низкие флористические пропорции. На графике средних стандартизованных признаков (рис. 21) видно, что в первом кластере, су-

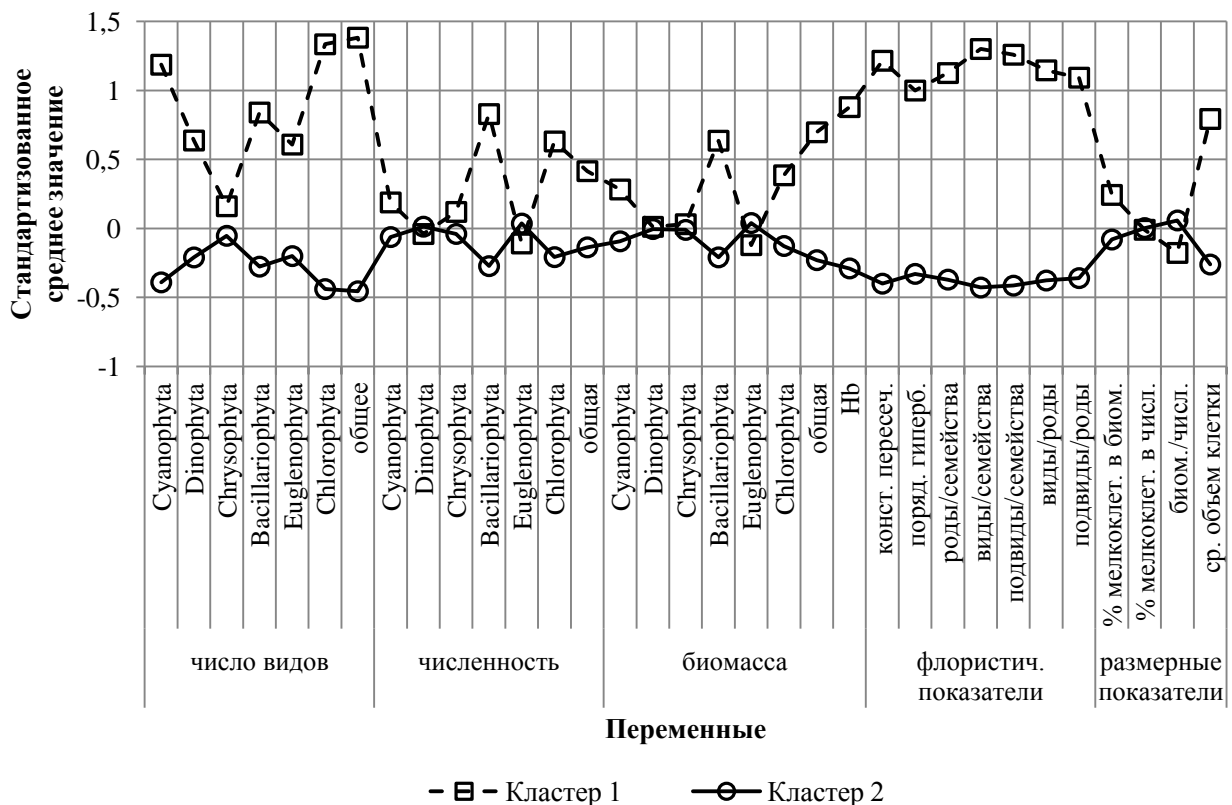


Рисунок 21. Средние стандартизованные значения признаков градации "Кластеры ФП"

щественно выше общее число видов в пробе, и видовое богатство Cyanophyta и Chlorophyta, а также выше все флористические пропорции фитопланктона.

На первой стадии **логистического регрессионного анализа** в качестве зависимой переменной включены три кластера выделенные по показателям окружающей среды. Все примененные алгоритмы анализа и достигнутые по ним проценты конкордации и коэффициенты D-Зомера сведены в таблицу 6. Наиболее качественная модель получена при анализе всех переменных одновременно, с применением алгоритма обратного исключения, достигнутый при этом процент конкордации максимален, что говорит о полностью верной переклассификации наблюдений. Это подтверждает и максимальный коэффициент D-Зомера, свидетельствующий о полном совпадении фактической и предсказанной принадлежности наблюдений к анализируемым кластерам.

Таблица 6

Основные результаты построения моделей логит-регрессии для переменной "Кластеры ОС"

Использованный алгоритм	Набор предикторов	Процент конкордации	Коэффициент D-Зомера
пошаговый отбор	все переменные	86,1	0,724
обратное исключение	все переменные	100,0	1,000
пошаговый отбор	показатели окружающей среды и группирующие переменные	99,9	0,998
пошаговый отбор	показатели фитопланктона и группирующие переменные	94,7	0,905
пошаговый отбор	показатели фитопланктона	95,7	0,916

Ниже приведены шесть предикторов, вошедших в модель уравнения логистической регрессии с максимальным достигнутым процентом конкордации (табл. 7). В таблице указаны коэффициенты вошедшие в уравнение оценки вероятности принадлежности наблюдения к градации "Кластеры ОС", приведены достигнутые уровни значимости. Предикторы ранжированы по модулю стандартизованных коэффициентов, максимальные из которых принадлежат основным флористическим пропорциям фитопланктона.

Таблица 7

Предикторы-члены уравнения логистической регрессии с наибольшей конкордацией для переменной "Кластеры ОС"

Параметр	Регрессионный коэффициент	Уровень значимости	Стандартизованный коэффициент
Свободный член 1	163,2	0,0007	-
Свободный член 2	205,3	0,0004	-
подвиды/семейства	-252,5	0,0009	-234,5
подвиды/роды	574,5	0,0006	211,2
виды/семейства	300,9	0,0008	210,3
виды/роды	-710,2	0,0005	-181,8
среднегодовая температура	5,7	0,0007	9,8
густота речной сети, км/км ²	-30,5	0,0009	-3,1

Любопытно, что кластеры выделенные на основании показателей окружающей среды оказались наиболее тесно связаны именно с параметрами фитопланктона. Таким образом, величины четырёх флористических пропорций, включенных в таблицу 8, определяют различия между тремя кластерами наблюдений окружающей среды. В таблице 8 кластеры ранжированы по средним значениям флористических пропорций, рассчитанным по наблюдениям внутри каждого кластера. Видно, что наименьшие групповые средние для всех четырех показателей характерны для самого северного третьего кластера.

Таблица 8

Значения групповых средних флористических пропорций фитопланктона для переменной "Кластеры ОС"

Градации переменной Кластеры ОС	Флористические пропорции фитопланктона			
	виды/семейства	подвиды/семейства	виды/роды	подвиды/роды
Кластер ОС 2	5,86	6,71	3,02	3,46
Кластер ОС 1	5,81	6,68	3,01	3,45
Кластер ОС 3	3,67	3,82	2,39	2,49

На следующей стадии анализа зависимая переменная - это градация кластеры наблюдений фитопланктона. Моделей с наивысшим процентом конкордации и коэффициентом D-Зомера – две (табл. 9), они получены с применением алгоритма обратного исключения переменных.

Таблица 9

Основные результаты построения моделей логит-регрессии для переменной "Кластеры ФП"

Использованный алгоритм	Набор предикторов	Процент конкордации	Коэффициент D-Зомера
пошаговый отбор	все переменные	97,0	0,942
обратное исключение	все переменные	99,9	0,999
пошаговый отбор	показатели окружающей среды и группирующие переменные	99,6	0,992
пошаговый отбор	показатели окружающей среды	96,7	0,933
пошаговый отбор	показатели фитопланктона и группирующие переменные	97,0	0,942
обратное исключение	показатели фитопланктона	99,9	0,999

В первом случае в анализе использовались все переменные, во втором – только параметры фитопланктона. В уравнения логитрегрессии в обеих моделях вошли одинаковые предикторы, их регрессионные и стандартизованные коэффициенты, и достигнутые уровни значимости также не отличались (табл. 10).

Таким образом, наиболее тесную связь с градацией кластеров наблюдений фитопланктона обнаружили три переменные, это общее видовое богатство фитопланктона и два флористических показателя, производных от кривых Виллиса, построенных на соотношении числа родов и видов. Следовательно, различия между двумя кластерами наблюдений фитопланктона наиболее сильно определяются числом видов в пробе и константой пересечения кривой Виллиса. При этом, анализ

групповых средних показывает, что для наблюдений первого кластера эти параметры существенно выше, чем для второго (табл. 11).

Таблица 10

Предикторы-члены уравнений логистической регрессии с наибольшей конкордацией для переменной "Кластеры ФП"

Параметр	Регрессионный коэффициент	Уровень значимости	Стандартизованный коэффициент
общее число видов	0,2	0,0021	3,6
константа пересечения	0,6	0,0043	3,3
порядок гиперболы	33,5	0,0035	2,4

Таблица 11

Значения групповых средних предикторов отобранной модели логит-регрессии для переменной "Кластеры ФП"

Градации переменной "Кластеры ФП"	Параметры фитопланктона		
	общее число видов	константа пересечения	порядок гиперболы
Кластер ФП 1	97,7	67,7	-1,4
Кластер ФП2	43,2	50,3	-1,6

На первой стадии **пошагового дискриминантного анализа** в качестве группирующего признака использована градация из 3-х кластеров наблюдений окружающей среды. В таблице 12 представлены признаки, вошедшие в дискриминантные функции в результате пошагового анализа, а также достигнутый уровень значимости для каждого признака. В данной таблице приведены стандартизованные коэффициенты для двух дискриминантных осей. Ранжировав их модуль можно оценить степень вклада отдельных признаков (предикторов) в дискриминантные функции (оси). Видно, что для первой дискриминантной оси максимальный вес характерен для переменной "градусы, с.ш.", а для второй оси - "роды/семейства".

Таблица 12

Предикторы, вошедшие в модель дискриминантной функции для градации "Кластеры ОС"

Предиктор	Стандартизованные коэффициенты канонических переменных		Уровень значимости (p)
	Ось 1	Ось 2	
градусов, с.ш.	-0,918	0,229	0,0000
густота речной сети, км/км ²	-0,666	0,447	0,0000
градусов, в.д.	-0,238	0,363	0,0000
роды/семейства	0,558	1,139	0,0000
O ₂ , мг/л	0,588	0,676	0,0000
температура воды, °С	0,136	0,253	0,0047
индекс динамики местообитаний	0,422	0,047	0,0000
минимальная температура в зимний период	-0,166	-0,646	0,0000
число видов Chrysophyta	0,173	0,397	0,0000
Σсолей, мг/л	0,178	0,376	0,0000

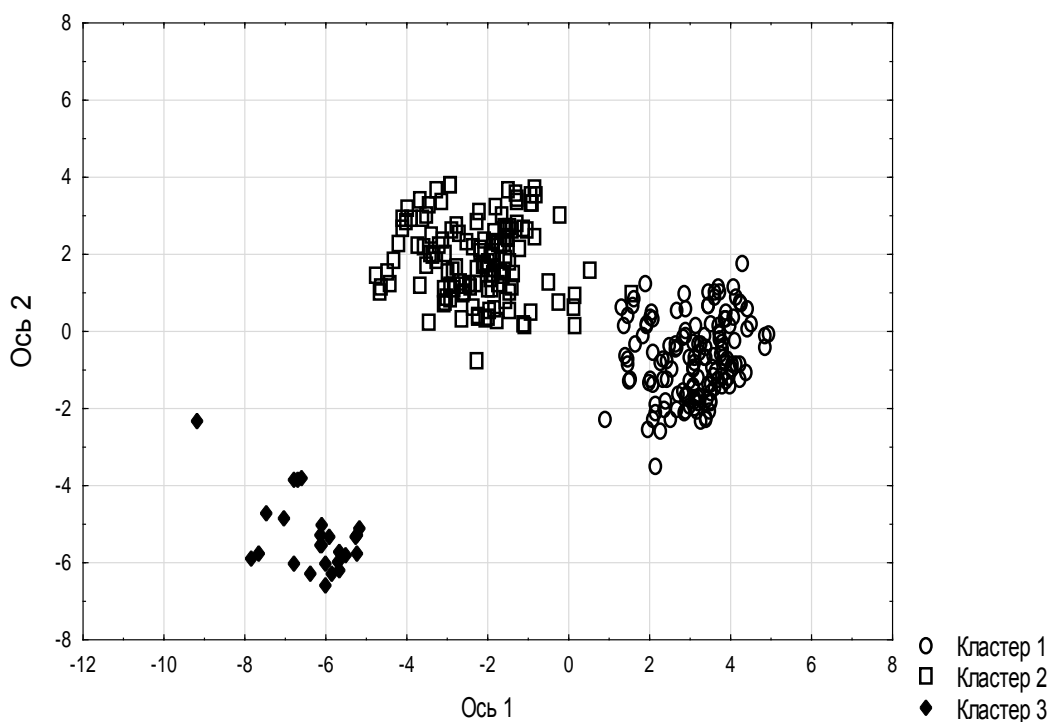


Рисунок 22. Диаграмма рассеяния наблюдений градации "Кластеры ОС" в двух дискриминантных осях

На рисунке 22 приведён график распределения наблюдений всех 3-х кластеров окружающей среды в двух дискриминантных осях. Видно, что все 3 группы достаточно плотно локализованы. Очевидно также, что самый северный 3-ий кластер смещен по отношению к двум другим по обеим осям.

По первой дискриминантной оси, на которую наибольшее влияние оказывает широтное расположение наблюдений, кластеры разделены в соответствии со своим географическим положением – в направлении от самого северного 3-го кластера к самому южному 1-му. По второй оси наиболее сильным дискриминирующим фактором является флористическое отношение роды/семейства. Если взглянуть на распределение наблюдений со стороны второй дискриминантной оси, то можно убедиться, что по ней четко выделен только 3-ий, самый северный кластер. Первый и второй кластеры разделены хуже и частично перекрываются. Следовательно, самый северный (3-ий) кластер характеризуется наибольшим отличием от остальных именно по флористическому отношению роды/семейства, причем это отношение для данного кластера является наименьшим.

На второй стадии в дискриминантный анализ в качестве группирующего признака включена переменная "географическая приуроченность рек". Как видно из таблицы 13, в полученную модель дискриминантной функции вошли показатели флористических пропорций, такие как отношение виды/семейства, константа пересечения и порядок гиперболы. Кроме того, в модели также показатели климата: температура воздуха в среднем за год и минимум в зимний период, и распределение наблюдений по долготе. Уровень значимости по всем предикторам подтверждает их пригодность для анализа. Стандартизованные коэффициенты приведены лишь для двух самых информативных осей.

Таблица 13

Предикторы, вошедшие в модель дискриминантной функции для градации "географическая приуроченность"

Предиктор	Стандартизованные коэффициенты канонических переменных		Уровень значимости (p)
	Ось 1	Ось 2	
среднегодовая температура	-0,729	-1,493	0,0000
виды/семейства	-2,496	0,147	0,0000
градусов, в.д.	-0,936	0,116	0,0000
минимальная температура в зимний период	0,070	0,983	0,0000
константа пересечения	1,103	0,951	0,0000
порядок гиперболы	1,823	0,182	0,0000

Видно, что для первой дискриминантной оси максимальный вес имеет отношение числа видов к числу семейств, а для второй средняя температура воздуха за год. На графике (рис. 23) видно, что наблюдения в двух дискриминантных осях четко локализованы по исследуемым группам. Две группы рек центра и юга региона сближены и соприкасаются. Близко расположены и три группы рек транзитных, широтных и частично заполярных. По первой, назовем ее «флористической» оси значительно удалена от прочих группа заполярных рек, и дальше всего по этой оси

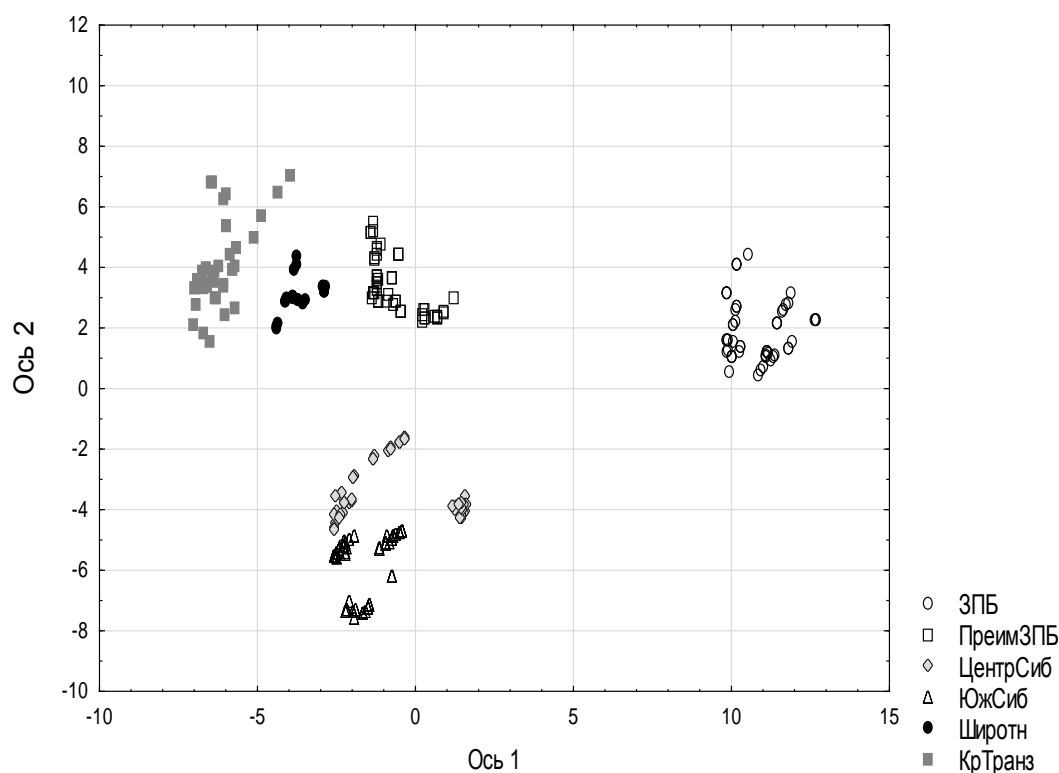


Рисунок 23. Диаграмма рассеяния наблюдений градации "географическая приуроченность" в двух дискриминантных осях

она удалена от крупных транзитных рек. По второй «климатической» оси наблюдения дискриминируются таким образом, что реки юга и центра региона четко выделены по параметру среднегодовой температуры от прочих четырех групп.

Таким образом, группа рек с бассейном полностью расположенным за полярным кругом, четко выделилась как по наиболее суровым климатическим условиям, так и по флористическому составу фитопланктона.

В результате **факторного анализа**, после процедуры объединения переменных основанной на оценке степени их коррелированности между собой и как следствие – избыточности, выделены 62 главные компоненты. В соответствии с критерием "каменистой осыпи" для последующего анализа оставлены две главные компоненты с максимальной дисперсией и пригодностью для интерпретации.

Для достижения наиболее интерпретируемой матрицы нагрузок, было произведено вращение факторов методом варимакс. В таблице 14 приведены признаки с максимальными нагрузками в каждом факторе (оси) после вращении двух (оставленных в модели) осей главных компонент.

Таблица 14

Максимальные факторные нагрузки информативных осей после вращении алгоритмом варимакс

Переменная	Факторные нагрузки	
	Фактор 1	Фактор 2
средняя продолжительность отсутствия льда, сут.	0,176	0,832
среднегодовая температура	0,046	0,926
максимальная температура в летний период	0,083	0,840
среднегодовые осадки	-0,034	0,880
осадки в жаркий сезон	-0,071	0,894
индекс динамики местообитаний	0,069	0,824
градусов, с.ш.	-0,113	-0,960
константа пересечения	0,771	-0,042
виды/семейства	0,952	0,079
подвиды/семейства	0,963	0,073
виды/роды	0,952	-0,005
подвиды/роды	0,949	0,011

В первом факторе доминирующими являются основные флористические показатели, пропорции: подвиды/семейства, виды/роды, виды/семейства, подвиды/роды, а также параметр константа пересечения. Для второго фактора максимальными нагрузками отмечены климатические и гидрологические параметры: среднегодовая температура воздуха, максимальная температура воздуха в летний период, средняя продолжительность безледного периода, осадки в жаркий сезон, среднегодовые осадки, а также индекс динамики местообитаний. Максимальной отрицательной нагрузкой на второй фактор обладает распределение наблюдений по широте.

Таким образом, первый фактор можно охарактеризовать как Фактор Фитопланктона, а второй фактор – это Фактор Окружающей Среды. Следовательно, с увеличением значений первой оси возрастают показатели флористических пропорций, а по второй оси – увеличиваются показатели температуры воздуха и индекса

местообитаний, растет продолжительность безледного периода и осадки, а также уменьшается значение географической широты наблюдения.

Наблюдения, классифицированные по исследованным рекам, представлены на следующей диаграмме (рис. 24). Видно, что наблюдения большинства рек хорошо локализованы. Однако заметно перекрытие наблюдений по рекам Алдан, Чара, Витим, Олёкма и Амга. Эти пять рек протекают на юге и в центральной части региона и географически близки друг по отношению к другу. Как видно из диаграммы (рис. 24), эти наблюдения сближены как по оси Окружающей Среды, так и по оси Фитопланктон. Следовательно, эти реки схожи как по климатическим условиям, так и по составу флоры планктона.

Любопытно, что наблюдения двух наиболее протяженных, транзитных рек

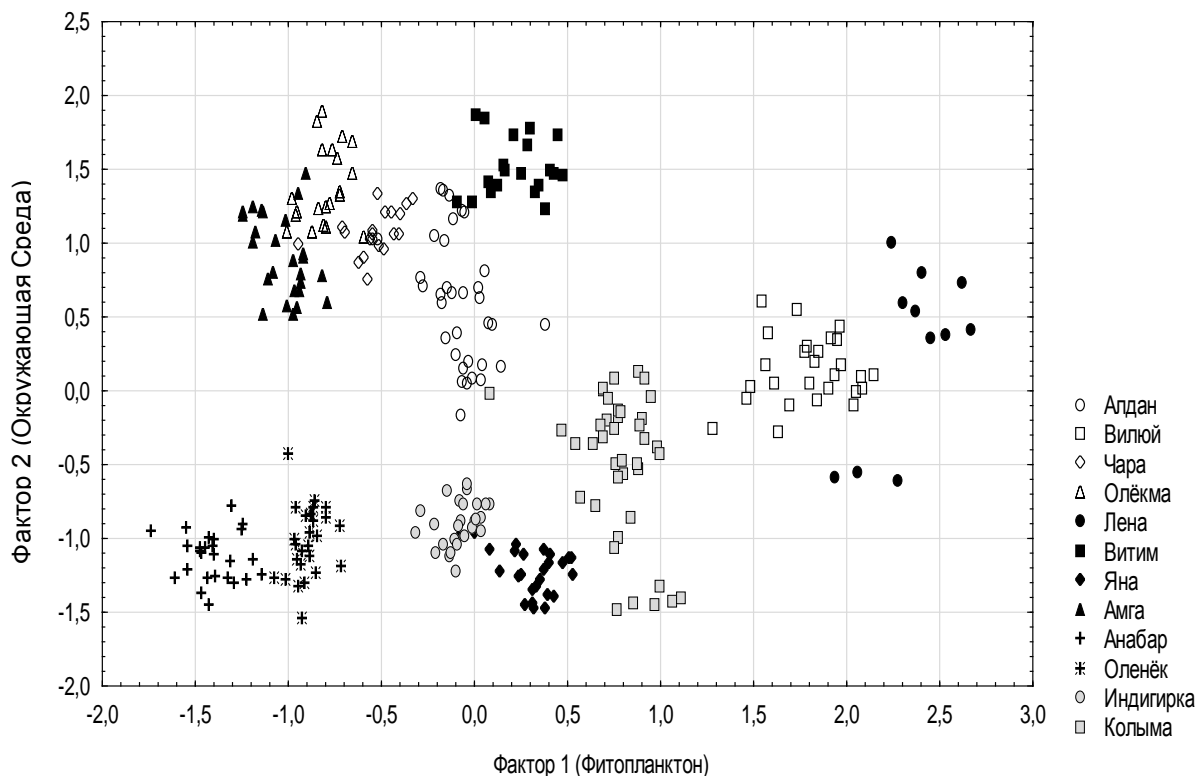


Рисунок 24. Диаграмма рассеяния наблюдений в двух факторных осях, категоризованных по исследованным рекам

(Лены и Колымы) растянуты пятном вертикально вдоль второй оси, а наблюдения на Лене еще и разделены на две группы. Очевидно, это закономерно, так как климатические условия таких крупных рек не однородны и сильно меняются от истока к устью.

Если оценить расположение всех исследованных рек вдоль оси фактора 2, то видно, что в нижней части диаграммы, в области экстремальных условий окружающей среды расположены наблюдения рек Оленек и Анабар с заполярным бассейном, Яны и Индигирки с бассейном преимущественно заполярным, и часть наблюдений реки Колымы. В средней части второй оси расположены наблюдения рек Вилюй и Лена, а также большая часть наблюдений по рекам Колыма и Алдан. А в

верхнюю часть смещены реки юга и центра региона: Алдан, Чара, Витим, Олёкма и Амга.

Анализ распределения наблюдений исследованных рек вдоль оси фактора 1 показывает, что увеличение флористических пропорций идет в следующем ряду рек Анабар, Оленёк, Индигирка, Яна, Колыма, Вилюй и Лена. Видно, что в этом же ряду, возрастают значения наблюдений и по второй оси, следовательно, увеличивается продолжительность безледного периода, показателей температуры воздуха и пр. Однако, для рек центра и юга региона, для которых характерны наиболее благоприятные климатические условия, флористические пропорции не столь высоки. Очевидно, это объясняется тем, что несмотря на то, что эти реки расположены на юге региона, значительная часть их течения имеет горный характер.

Метод канонических корреляций применен для выявления взаимосвязи между двумя наборами признаков характеризующих с одной стороны фитопланктон, и с другой стороны среду его обитания. Этот метод позволяет также дискриминировать данные между группами наблюдений. На первой стадии в анализ включены 33 параметра фитопланктона (далее "ФИТО") и 29 – окружающей среды (далее "ОКРСРЕД"), т.е. все количественные переменные анализируемого массива. Для первого (наиболее информативного) решения, каноническая корреляция между наборами признаков "ФИТО" и "ОКРСРЕД", скорректированная на объём наблюдений, составила $R=0,98$ (при $p<0,0001$), что свидетельствует о сильной, почти функциональной связи между ними.

Для более подробного анализа следует рассмотреть нормализованные канонические коэффициенты, т. е. z-преобразованные переменные с нулевым средним и единичным стандартным отклонением для первых (наиболее информативных) канонических осей. Среди коэффициентов связи между признаками фитопланктона и первой канонической осью ФИТО1, наибольший вес имеют основные флористические пропорции (табл. 15). Можно также выделить общую численность и численность Cyanophyta, однако веса этих признаков значительно меньше. Веса остальных признаков фитопланктона незначительны.

Таблица 15

Максимальные модули нормализованных канонических коэффициентов для оси ФИТО1

Наименование признака	Вес признака в оси ФИТО1
виды/семейства	92,196
подвиды/семейства	-73,037
виды/роды	-67,587
подвиды/роды	58,403
роды/семейства	-10,676
численность общая, кл./л	-2,706
численность Cyanophyta, кл./л	2,269

Из таблицы 16 видно, что среди параметров окружающей среды, наибольшее значение имеют климатические и гидрологические показатели.

Таблица 16

Максимальные модули нормализованных канонических коэффициентов для оси ОКРСРЕД1

Наименование признака	Вес признака в оси ОКРСРЕД1
среднегодовые осадки, мм	-1,144
средняя продолжительность отсутствия льда, сут.	0,758
осадки в жаркий квартал (сезон), мм	0,591
осадки в холодный квартал (сезон), мм	0,407
минимальная температура воздуха в зимний период, °С	0,331

Таким образом, в исследованных наборах признаков, наибольшее влияние окружающей среды испытывает именно флористическая структура фитопланктонных сообществ, и в значительно меньшей степени - их ценотическая структура. Причем среди параметров окружающей среды максимальное воздействие на планктон оказывают климат и гидрологические условия, а точнее продолжительность безледного периода, минимальные зимние температуры воздуха, а также количество осадков. Это подтверждает наши предположения о том, что планктонная флора исследованного региона в значительной степени отражает суровые условия обитания. Причем чем более неблагоприятны условия среды, тем ниже основные флористические пропорции планктона.

На рисунке 25 вертикальная ось отражает совокупно подмножество признаков фитопланктона, а горизонтальная ось - параметры окружающей среды, класси-

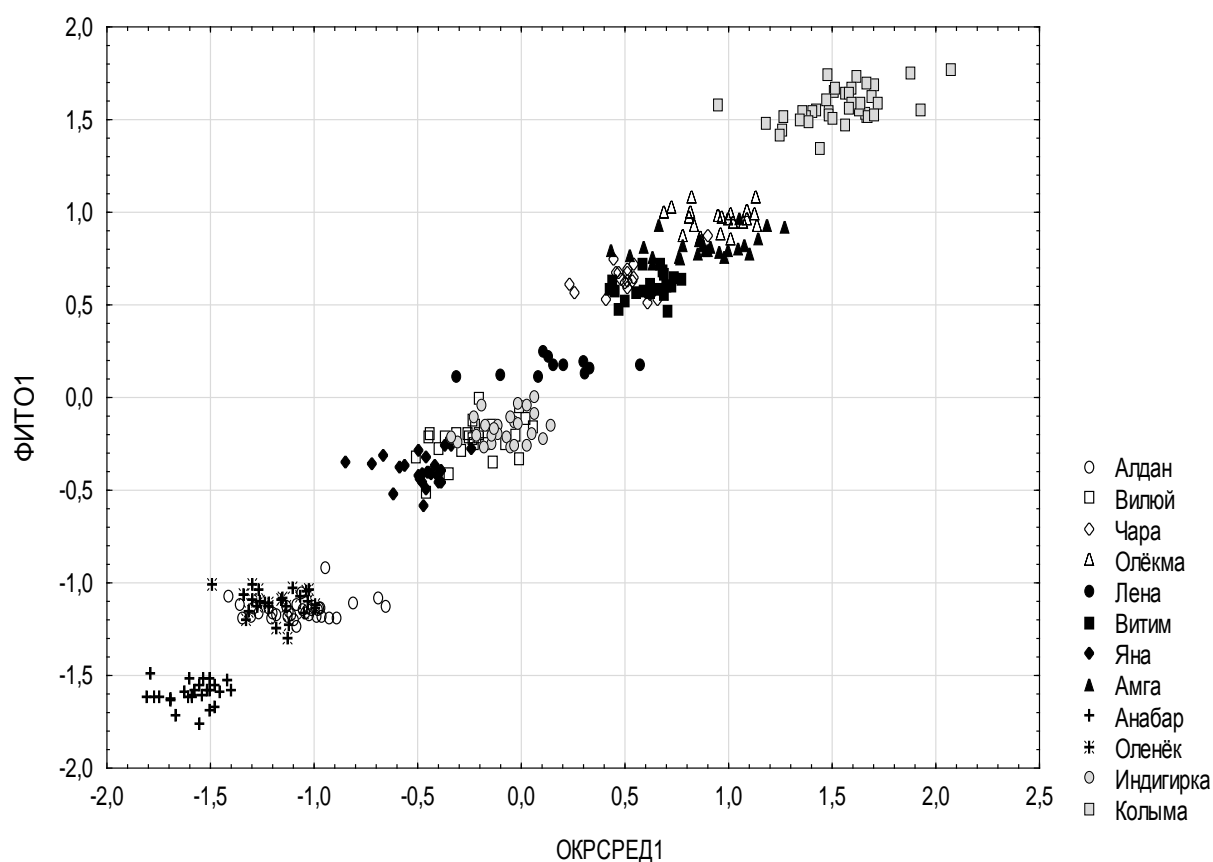


Рисунок 25. Диаграмма рассеяния наблюдений категоризованных по исследованным рекам в канонических осях ФИТО1 (33 признака) и ОКРСРЕД1 (29 признаков)

фицированные по 12-ти исследованным рекам. Весь массив отчетливо делится на пять групп. Причем наблюдения из каждой конкретной реки, находятся только в одной из этих пяти групп. По обеим каноническим осям максимально удалены друг от друга заполярные реки западной части региона, такие как Оленёк и Анабар от самой восточной из исследованных рек – Колымы, и целой группы рек юга региона – Олекмы, Витима, Чары и Амги. Следовательно, отличия между реками по флористическому составу планктона нарастают не только с юга на север, но и с запада на восток.

Размерные показатели фитопланктона, выраженные в канонических коэффициентах, не имели значительных весов на предыдущей стадии канонического анализа. Для того чтобы определить их связь с параметрами среды и отделить при этом воздействие на анализ более мощных факторов, были сформированы два ограниченных набора признаков. В набор ФИТО были включены только размерные показатели фитопланктона, а в ОКРСРЕД – гидрологические и морфометрические параметры рек, а также географические координаты наблюдений. Для первого канонического корня корреляция между признаками фитопланктона и показателями окружающей среды, скорректированная на объём наблюдений, составила $R=0,55$ (при $p<0,0001$). Следовательно, связь не высока, однако является статистически значимой.

Максимальный вес нормализованных коэффициентов первых канонических осей имеют средний объём клетки и продолжительность безледного периода (табл. 17 и 18).

Таблица 17

Нормализованные канонические коэффициенты для оси ФИТО1

Наименование признака	Вес признака в оси ФИТО1
средний объём клетки, мкм ³	0,736
доля мелкоклеточной фракции по численности, %	0,584
биомасса/численность	-0,202
доля мелкоклеточной фракции по биомассе, %	0,068

Таблица 18

Максимальные модули нормализованных канонических коэффициентов для оси ОКРСРЕД1

Наименование признака	Вес признака в оси ОКРСРЕД1
средняя продолжительность отсутствия льда, сут.	1,410
градусов, с.ш.	0,691

На рисунке 26 представлен графический результат канонического анализа с классификацией наблюдений по исследованным рекам. Разделив график вертикальной линией через ноль на оси ФИТО1 можно увидеть, что наблюдения по самым северным рекам региона, таким как Индигирка, Яна, Анабар и Оленёк, локализованы в левой части графика, т. е. характеризуются меньшим объёмом клеток. Наблюдения по рекам центральной и южной части региона локализованы преимущественно

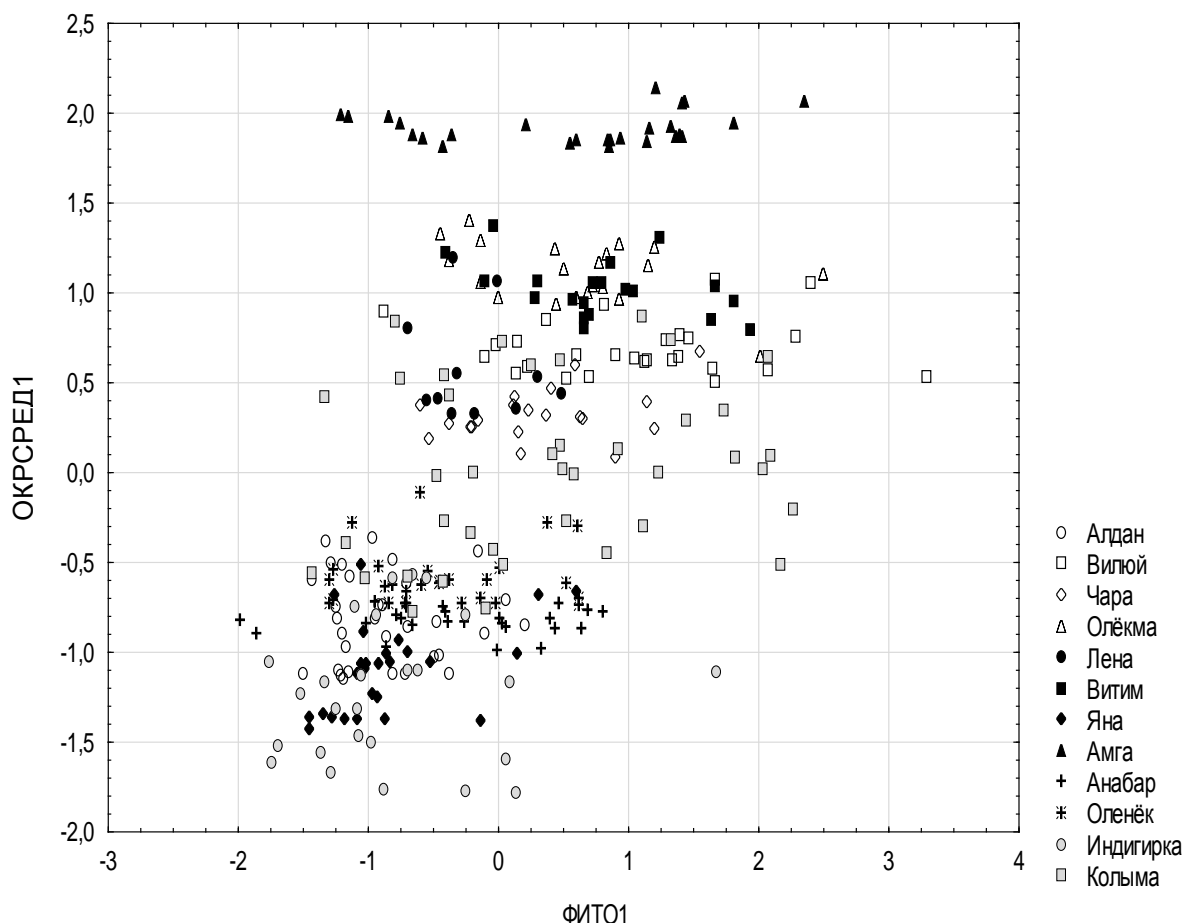


Рисунок 26. Диаграмма рассеяния наблюдений категоризованных по исследованным рекам в двух канонических осях ФИТО1 (4 признака) и ОКРСРЕД1 (9 признаков)

но правее нулевой вертикали и там средний объем клетки больше. Очевидно на севере региона, в суровых условиях короткого вегетационного периода, селективное преимущество получают мелкоклеточные виды, с высоким соотношением поверхность/объем и большей скоростью роста популяций, соответствующие классическому r-отбору.

Резюмируя результаты примененных методов статистического анализа, следует отметить, что формирование пространственной структуры фитопланктона рек исследованного региона происходит преимущественно под влиянием гидрологических и климатических условий. Значительную связь с развитием планктона проявил индекс динамики местообитаний (DHI), что свидетельствует в пользу более широкого применения этого показателя среды для экологической стратификации в альгологических исследованиях.

Достоверной статистической связи прозрачности воды с развитием фитопланктона не выявлено. Это очевидно вызвано тем, что для большинства исследованных рек это непостоянный фактор, так как степень прозрачности быстро меняется в реках региона после обильных осадков, или при впадении притоков. Показатели физико-химического состава воды также не проявляют значимой связи с развитием водорослей, и соответственно не имеют регулирующей роли в формирова-

нии пространственной структуры фитопланктона. Причина этого в том, что по этим параметрам отсутствует значительный градиент среды.

Среди показателей фитопланктона наибольшую связь с абиотическими факторами проявляет его флористическая структура, и в меньшей мере общее видовое богатство. Кроме основных флористических отношений показательными оказались две производные от кривых Виллиса, построенных на соотношении числа родов и видов: порядок гиперболы и константа гиперболы. Результаты примененных статистических методов свидетельствуют о снижении флористических пропорций и числа видов в пробе по градиенту усиления неблагоприятных свойств среды.

Выводы

1. В планктоне 12-ти крупнейших рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири (рр. Лены, Вилюя, Колымы, Алдана, Оленёка, Витима, Индигирки, Амги, Олёкмы, Анабара, Яны и Чары) выявлено 1283 вида водорослей (1637 видов, разновидностей и форм) из 264 родов, 108 семейств, 39 порядков, 15 классов и 9 отделов.

2. Основу флоры фитопланктона исследованных рек на 91% составляют четыре отдела: Chlorophyta, Bacillariophyta, Cyanophyta и Chrysophyta, что характерно для альгофлоры водоемов субарктики. Преобладающими отделами являются диатомовые и зеленые, составляя 70% всего состава, что свойственно крупным северным рекам. Высокая позиция на разных уровнях таксономического спектра пеннатных (30% видового состава), шовных (26%), навикулоидных (9%) диатомей характерна для рек субарктики. Большая доля монотипичных родов (56%) отражает особенность северных флор.

3. Неблагоприятные экологические условия (низкая температура воздуха, высокая скорость течения и короткий безледный период), характерные для горных рек и рек целиком расположенных за Полярным Кругом, обуславливают невысокие показатели флористических пропорций, индекса биоразнообразия (Hb), в сравнении с планктоном равнинных рек, на больших участках протекающих в среднетаежной зоне.

4. Большая часть исследованных рек характеризуется преобладанием флоры умеренного пояса над североальпийской. Арктический и альпийский элемент доминирует лишь во флоре планктона пяти горных и заполярных рек. Доля бентосных видов (32%) незначительно уступает доле факультативно и истинно планктонных видов (34%), что характерно для высокопроточных водоемов с небольшими глубинами. Преобладание олигогалобов-индифферентов (36%), а также алкалифилов и индифферентов по отношению к рН (в сумме 26%), определяется низкой минерализацией вод и нейтральной или слабощелочной реакцией среды.

5. Установлено, что уровень видового богатства фитопланктона исследованных рек определяется величиной их бассейна, обуславливающей степень биотического разнообразия, а также климатическими и гидрологическими условиями.

6. Численность и биомасса фитопланктона исследованных рек значительно ниже в сравнении с другими крупными реками Сибири, и варьирует в пределах 59-2476 тыс. кл./л и 0,0002-1,4 мг/л. Наибольшая численность характерна для фитопланктона равнинных рек, где преимущественно развиваются мелкоклеточные планктонные формы, поэтому биомасса невелика. Максимальный уровень биомассы отмечен в водохранилищах, а в мезотрофном Вилюйском водохранилище зафиксированы случаи "цветения" воды синезелеными водорослями. Увеличение биомассы фитопланктона в горных реках обусловлено заносом водорослей из бентоса.

7. Диатомовые и зеленые водоросли преобладают в количественном отношении, составляя в среднем для всех исследованных рек 74% общей численности и 93% биомассы фитопланктона, что характерно для проточных водоемов. Синезеленые водоросли в силу своих экологических особенностей в большинстве рек вегетируют слабо. В планктоне горных рек на юге и на севере региона (Витим, Чара, Олёкма, Индигирка и Яна), синезеленые составляют менее процента общей численности; в равнинных реках, протекающих в зоне средней и северной тайги (Лена, Анабар и Вилюй) – 6% общей численности. Повышенный уровень численности синезеленых отмечен только в реках Алдан, Колыма, Амга и Оленёк (60% общей численности), и вызван влиянием притоков – мелководных, хорошо прогреваемых рек с замедленным течением. Золотистые водоросли заметную роль в вегетации фитопланктона играют лишь в двух реках арктического бассейна – Яна (10% численности и 2% биомассы) и Индигирка (11% и 9%), а также в олиготрофном Колымском водохранилище (71% и 48%).

8. Формирование пространственной структуры фитопланктона рек исследованного региона происходит преимущественно под влиянием климатических (средняя температура воздуха) и гидрологических (продолжительность безлёдного периода) условий. Значимая связь между развитием водорослей и физико-химическими параметрами вод отсутствует, так как градиент среды по этим показателям невелик. Слабую связь с развитием фитопланктона также имеет прозрачность воды, так как для большинства исследованных рек это крайне непостоянный фактор, часто меняющийся в течение вегетационного периода. Усиление неблагоприятных свойств среды в направлении с юга на север проявляется в уменьшении основных флористических пропорций, а также снижении общего видового богатства и сдвиге размерных показателей фитопланктона в сторону мелкоклеточных видов.

9. Классический континуум, т. е. градиентное изменение флористической и ценотической структуры фитопланктона исследованных рек нарушается не только на участках с искусственно трансформированным стоком, но и вследствие заноса водорослей (из водоемов поймы, притоков, донных местообитаний самой реки), естественной резкой смены гидрологического режима (в устьях арктических рек или перед естественным экстремальным сужением русла) или отсутствия градиента среды в условиях слабой приточности реки.

10. Согласно шкалы трофности С.П. Китаева, реки относятся к олиготрофному и ультраолиготрофному типу. Средние индексы сапробности варьируют от 1,22 до 1,89, и соответствуют олиго- и β -мезосапробной зонам самоочищения; в числе доминантов фитопланктона отсутствуют виды-показатели антропогенного евтрофирования.

**Список основных работ, опубликованных по теме диссертации:
Статьи в ведущих рецензируемых научных журналах из перечня, рекомендованных ВАК РФ:**

1. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.** Таксономическая структура и видовое разнообразие фитопланктона верховьев реки Алдан // Сибирский экологический журнал.- 2001.- Т. 8, №4.- С. 385-387.
2. **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Водоросли планктона реки Анабар // Вестник Томского государственного университета.- 2009.- №324.- С. 354-359
3. **Габышев В.А.**, Ремигайло П.А. Таксономический состав фитопланктона реки Алдан (Якутия) // Ботанический журнал.- 2009.- Т. 94, №12.- С. 1771-1777
4. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Фитопланктон и химический состав воды средней Лены в зоне воздействия антропогенных факторов // Проблемы региональной экологии.- 2010.- №2.- С. 137-141
5. **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Качество вод реки Анабар на основе анализа структуры фитопланктона и гидрохимических показателей // Сибирский экологический журнал.- 2010.- Т. 17, № 4.- С. 563–570 (**Gabyshev V. A.**, Gabysheva O. I. Water quality of the Anabar River indicated by phytoplankton structure and hydrochemical characteristics // Contemporary Problems of Ecology.- 2010.- V.3, №4.- P. 395-400, DOI: 10.1134/S1995425510040053)
6. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. К изучению фитопланктона и физико-химических параметров вод р. Оленек // Вестник СВНЦ ДВО РАН.- 2010.- №3.- С. 51-55
7. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.**, Габышева О.И., Климовский А.И. Фоновые сведения о планктоне и гидрохимии р. Амга // Проблемы региональной экологии.- 2010.- №4.- С. 66-73
8. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Особенности развития фитопланктона и физико-химические свойства вод реки Яны в летний период // Известия Иркутского государственного университета Серия «Биология. Экология».- 2010.- Т. 3, № 4.- С. 82–94
9. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Современное состояние фитопланктона и химического состава вод р. Амга // Сибирский экологический журнал.- 2011.- Т. 18, № 1.- С. 23–31 (**Gabyshev V. A.**, Gabysheva O. I. Phytoplankton of the Amga River and

chemical composition of the water: Contemporary State // Contemporary Problems of Ecology.- 2011.- V.4, №1.- P. 15-20, DOI: 10.1134/S1995425511010036)

10. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Особенности развития фитопланктона и физико-химических свойств воды р. Индигирка // Вестник СВНЦ ДВО РАН.- 2011.- №3.- С. 42-50

11. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Особенности развития фитопланктона и физико-химических свойств воды среднего и нижнего Вилюя и Светлинского водохранилища // Проблемы региональной экологии.- 2011.- №3.- С. 45-54

12. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.** Пространственная изменчивость таксономической структуры фитопланктона р. Лены // Наука и образование.- 2012.- №1(65).- С. 65-69

13. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.** Структура планктонных сообществ водорослей р. Вилюй // Проблемы региональной экологии.- 2012.- №1.- С. 92-101

14. **Габышев В.А.**, Ремигайло П.А., Габышева О. И. Пространственная структура и среда обитания фитопланктона реки Алдан // Известия Иркутского государственного университета Серия «Биология. Экология».- 2012.- Т. 5, № 2.- С. 61-69

15. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Структура фитопланктона р. Чары (Восточная Сибирь) и среда его обитания в начале летнего периода (июнь) // Известия Пензенского государственного педагогического университета им. В. Г. Белинского. Естественные науки. 2012. № 29. С. 144-151

16. **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Структура летнего фитопланктона р. Олёкмы (Восточная Сибирь) и среда его обитания // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2013. Вып.1(13). С. 25-31

17. **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Структура летнего (июль) фитопланктона р. Витим и среда его обитания // Вестн. С.-Петербур. ун-та. Сер. 3. 2013. Вып.1. С. 16-27

18. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Структура фитопланктона и физико-химические параметры вод Колымского водохранилища в летний период // Вестник СВНЦ ДВО РАН.- 2013.- №2(34).- С. 40-47

19. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. Структура фитопланктона и физико-химические параметры вод реки Колымы (Северо-Восточная Сибирь) в летний период // Сибирский экологический журнал.- 2013.- Т. 20, № 3.- С. 341-351 (**Gabyshev V. A.**, Gabysheva O. I. The structure of phytoplankton and physicochemical characteristics of the Kolyma River (Northeastern Siberia) in summer // Contemporary Problems of Ecology.- 2013.- V.6, №3.- P. 349-360, DOI: 10.1134/S1995425513030074)

20. **Габышев В.А.**, Габышева О.И. Влияние основных абиотических факторов на фитопланктон субарктических рек Восточной Сибири // Вестник СВНЦ ДВО РАН.- 2014.- №4(40).- С. 46-55

21. **Габышев В. А.**, Габышева О. И. К изучению структуры фитопланктона рек Восточной Сибири // Известия Коми научного центра УрО РАН. 2014. Вып. 4(20). С. 18-25

Главы в монографиях:

1. Васильева-Кралина И.И., Ремигайло П.А., **Габышев В.А.**, Пшенникова Е.В., Иванова А.П., Копырина Л.И. Водоросли // Разнообразие растительного мира Якутии.- Новосибирск: изд-во СО РАН, 2005.- С. 150-272
2. Vasilyeva I.I., Remigailo P.A., **Gabyshev V.A.**, Ivanova A.P., Kopyrina L.I. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia 2. Flora of Yakutia: Composition and Ecological Structure 2.6. Algae. Springer Dordrecht Heidelberg London New York, 2010. P. 100-113
3. Васильева-Кралина И.И., Ремигайло П.А., **Габышев В.А.**, Иванова А.П., Копырина Л.И., Пшенникова Е.И. Водоросли // Флора Якутии: Географический и экологический аспекты.- Новосибирск: Наука, 2010.- С. 77-93.

Статьи в рецензируемых изданиях:

1. **Габышев В.А.** Видовой состав фитопланктона р. Лены в районе г. Якутска (Россия) // Альгология.- 1998. - Т.8, №3.- С. 260-267.
2. Ремигайло П.А., **Габышев В.А.** Особенности развития фитопланктона средней Лены (Россия) // Альгология.- 1999.- Т.9, №2.- С. 122-123.
3. **Gabyshev V.A.** Phytoplankton of water bodies in the area of the planned oil pipeline (Russia, Yakutia) // International Journal on Algae.- 2009.- Vol. 11, № 1.- P. 73-83 DOI: 10.1615/InterJAlgae.v11.i1.70
4. **Габышев В.А.** Флористические особенности планктона крупных рек Восточной Сибири на участках с различными гидрологическими условиями // Альгология. 2014, 24 (3) С. 339-344

Габышев Виктор Александрович
Фитопланктон крупных рек Якутии и
сопредельных территорий Восточной Сибири
Формат 60×90/16 Тираж 100 экз.
Подписано в печать 28.05.2015 Заказ № 287
Типография ООО «Генезис» 8 (495) 434-83-55
119571, г. Москва, пр-т Вернадского, 86