

УДК 574.52

## ВЛИЯНИЕ ОСНОВНЫХ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФИТОПЛАНКТОН СУБАРКТИЧЕСКИХ РЕК ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

*В. А. Габышев, О. И. Габышева*

*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН, г. Якутск*

E-mail: v.a.gabyshev@ibpc.ysn.ru

С помощью канонического корреляционного анализа и кластеризации наблюдений определены основные особенности пространственной структуры фитопланктона крупных олиготрофных рек северо-востока Сибири. Установлено, что в экстремальных условиях олиготрофных субарктических рек формирование пространственной структуры фитопланктона происходит преимущественно под влиянием климата, а не физико-химических свойств воды. Среди показателей развития фитопланктона сильную связь с абиотическими факторами проявляет его флористическая структура.

**Ключевые слова:** фитопланктон, пространственная структура, субарктические реки, Восточная Сибирь.

Вопросы пространственной структуры водорослевых сообществ, хорошо разработанные для водоемов центральных (Приймаченко, 1981; Корнева 2012) и северных (Комулайнен, 2005) регионов европейской части России, а также Западной Сибири (Сафонова, 1987) и байкальского региона (Бондаренко, 2009), для северо-востока Сибири, ограничиваются чисто альгофлористическими сводками о водорослях водоемов Якутии (Васильева-Кралина и др., 2005; Vasilyeva et al., 2010).

Нами накоплен значительный массив данных о фитопланктоне крупных рек Восточной Сибири. Очевидно, что кроме групп наблюдений, полученных априорно (на основании принадлежности к определенной реке), существуют некие латентные группы наблюдений массива, которые невозможно выявить на основе объективных различий. Обнаружение таких групп позволит определить пространственную структуру планктонных сообществ водорослей. Не менее важной является задача по исследованию различий между группами наблюдений, полученными априорно, и вновь выявленными латентными группами как на основе показателей фитопланктона, так и окружающей среды.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для публикации послужили сборы фитопланктона 12 крупных рек Восточной Сибири: Лена, Вилюй, Колыма, Алдан, Оленек,

Витим, Индигирка, Амга, Олекма, Анабар, Яна и Чара. Собрано 800 планктонных альгологических проб, как в прибрежной зоне, так и по фарватеру, из поверхностного горизонта воды (0–0,3 м) в летнюю межень (июнь – август) в период максимальной вегетации фитопланктона в 2000–2011 гг. Сбор и обработка проб фитопланктона выполнены в соответствии с методами, принятыми в гидробиологии (Садчиков, 2003). Синхронно с гидробиологическими наблюдениями нами были отобраны 303 пробы для гидрохимического анализа. Фиксирование гидрохимических проб в полевых условиях и их анализ проведены согласно общепринятым методикам (Семенов, 1977).

Для кластеризации наблюдений использовали евклидово расстояние с применением алгоритма Варда (Ким и др., 1989). Предварительно, для устранения доминирования признаков разных масштабов проведена процедура стандартизации, т. е. преобразование в признаки с нулевыми средними и единичными стандартными отклонениями.

Для выявления взаимосвязи между двумя наборами признаков, характеризующих, с одной стороны, фитопланктон, и с другой – среду его обитания, применен метод канонических корреляций (Афифи, Эйзен, 1982). Применение многомерной модели анализа канонических величин позволяет также дискриминировать данные между несколькими группами наблюдений. Процедура статистического анализа выполнена с помощью программного пакета STATISTICA 10.

Анализируемый массив данных включает две качественные дискретные группирующие пере-

менные и 58 количественных переменных, состоящих из двух наборов параметров: фитопланктона и окружающей среды; каждый разделен на четыре и пять подмножеств соответственно (табл. 1). В массив включены только 303 наблюдения, по которым отсутствуют пропуски, недопустимые при статистической обработке данных.

Группирующая переменная VAR2A принимает следующие значения: ЗГПБ – реки с заполярным бассейном (Оленек, Анабар); ПреимЗГПБ – большая

часть бассейна реки севернее Полярного Круга (Яна, Индигирка); ЦентрСиб – реки центральной части региона (Алдан, Амга); ЮжСиб – реки юга региона (Чара, Олекма, Витим); Широты – река протекает в широтном направлении (Виллой); КрТаиз – наиболее крупные транзитные реки, пересекающие все географические пояса и растительные зоны региона (Кольма, Лена).

Основные климатические показатели – температура воздуха и атмосферные осадки – получе-

Таблица 1. Переменные анализируемого массива данных

Table 1. Variables used in the dataset analyzed

Группирующий признак	Набор зависимых переменных (параметры фитопланктона)
VAR1A (реки)	<i>Видовое богатство фитопланктона</i>
VAR2A (географическая приуроченность)	VAR30 (кол-во видов Cyanophyta)
<b>Набор предикторов (параметры окружающей среды)</b>	VAR31 (кол-во видов Dinophyta)
<i>Гидрология</i>	VAR32 (кол-во видов Chrysophyta)
VAR3 (средняя продолжительность отсутствия льда, сут)	VAR33 (кол-во видов Bacillariophyta)
VAR4 (скорость течения, м/с)	VAR34 (кол-во видов Euglenophyta)
VAR5 (температура воды, °C)	VAR35 (кол-во видов Chlorophyta)
VAR6 (прозрачность воды, м)	VAR36 (общее число видов)
<i>Морфометрия</i>	<i>Показатели количественного развития фитопланктона</i>
VAR7 (озерность, %)	VAR37 (численность Cyanophyta, кл./л)
VAR8 (густота речной сети, км/км <sup>2</sup> )	VAR38 (численность Dinophyta, кл./л)
VAR9 (глубина, м)	VAR39 (численность Chrysophyta, кл./л)
<i>Физико-химические показатели вод</i>	VAR40 (численность Bacillariophyta, кл./л)
VAR10 (pH, ед.)	VAR41 (численность Euglenophyta, кл./л)
VAR11 (O <sub>2</sub> , мг/л)	VAR42 (численность Chlorophyta, кл./л)
VAR12 (CO <sub>2</sub> , мг/л)	VAR43 (биомасса Cyanophyta, мг/л)
VAR13 (Σ <sub>титр</sub> , мг/л)	VAR44 (биомасса Dinophyta, мг/л)
VAR14 (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/л)	VAR45 (биомасса Chrysophyta, мг/л)
VAR15 (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л)	VAR46 (биомасса Bacillariophyta, мг/л)
VAR16 (NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , мг/л)	VAR47 (биомасса Euglenophyta, мг/л)
VAR17 (PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> , мг/л)	VAR48 (биомасса Chlorophyta, мг/л)
VAR18 (P <sub>эфф</sub> , мг/л)	VAR49 (численность общая, кл./л)
VAR19 (Si, мг/л)	VAR50 (биомасса общая, мг/л)
VAR20 (Fe <sub>эфф</sub> , мг/л)	VAR51 (индекс биоразнообразия Шеннона по биомассе, ед.)
<i>Параметры климата</i>	<i>Флористические показатели фитопланктона</i>
VAR21 (среднегодовая температура, °C)	VAR52 (роды/семейства)
VAR22 (максимальная температура в летний период, °C)	VAR53 (виды/семейства)
VAR23 (минимальная температура в зимний период, °C)	VAR54 (подвиды/семейства)
VAR24 (среднегодовые осадки, мм)	VAR55 (виды/роды)
VAR25 (осадки в жаркий квартал, мм)	VAR56 (подвиды/роды)
VAR26 (осадки в холодный квартал, мм)	<i>Размерные показатели фитопланктона</i>
<i>Географическое положение</i>	VAR57 (доля мелкоклеточной фракции по численности, %)
VAR27 (градусов с. ш.)	VAR58 (доля мелкоклеточной фракции по биомассе, %)
VAR28 (градусов в. д.)	VAR59 (биомасса/численность)
VAR29 (высота, м н. у. м.)	VAR60 (средний объем клетки, мкм <sup>3</sup> )

ны из открытого ГИС-портала в сети Интернет по адресу [www.worldclim.org](http://www.worldclim.org). Сведения о продолжительности безледного периода, проценте озерности, скорости течения и густоте речной сети получены из гидрологических справочников (Ресурсы..., 1966, 1972). Данные о глубинах, температуре воды и прозрачности по диску Секки собраны нами во время наблюдений.

Размерные показатели фитопланктона охарактеризованы с применением четырех критериев: доля мелкоклеточной фракции (размеры клеток равны или менее 50 мкм, по Эрхард, Сежен, 1984) по численности и биомассе, отношение биомасса/численность для каждой пробы и среднее арифметическое значение объема клетки в пробе.

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты кластеризации наблюдений как по признакам окружающей среды (далее – градация CIElv\_1-3), так и по признакам фитопланктона (далее – градация CIFito\_1-2) очень хорошо географически локализованы (рис. 1). Причем наблюдения большинства исследованных рек отнесены целиком к одному из кластеров, а разделение между кластерами произошло преимущественно у самых протяженных транзитных рр. Лена и Колыма. Это объясняется их большой протяженностью и значительным различием условий среды на отдельных участках.

В градации CIElv\_1-3 определены крупные южный и северный кластеры (см. рис. 1), а в третьем кластере – все наблюдения по р. Анабар, самой северной из исследованных рек. Анализ

средних стандартизованных значений параметров окружающей среды показывает (рис. 2), что для наблюдений третьего кластера они ниже по температуре воды (VAR5) и продолжительности безледного периода (VAR3). Наблюдения первого кластера характеризуются самыми благоприятными условиями по температуре воздуха (VAR21, VAR22) и большим обилием осадков (VAR24, VAR25). Также отметим, что все три кластера хорошо разделены по географической широте (VAR27), продолжительности отсутствия льда (VAR3) и густоте речной сети (VAR8). Следовательно, кластеризация прошла по градиенту жесткости экологических условий, с ее усилением от первого кластера к третьему.

Различия между наблюдениями по физико-химическим показателям вод незначительны. Так, большинство наблюдений исследуемого массива объединены в первом и втором кластерах и на графике (см. рис. 2) видно, что разброс по переменным VAR10–20 для них минимальный. Отмечены отличия лишь для третьего кластера по величине pH (VAR10), растворенному кислороду (VAR11), сумме солей (VAR13) и нитратному азоту (VAR16).

Кластеризация в градации CIFito\_1-2 прошла таким образом, что в первом кластере объединились наблюдения рек центра и юго-запада региона с северо-востоком (см. рис. 1). Во втором кластере локализованы реки арктической зоны вместе с реками южной горной части региона, причем именно в этом кластере отмечены меньшее видовое богатство и низкие флористические пропорции. На графике средних стандартизованных

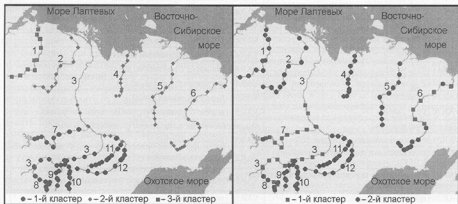


Рис. 1. Карта-схема района работ и пункты наблюдений, классифицированные по показателям окружающей среды (слева) и фитопланктона (справа). Цифрами обозначены исследованные реки: 1 – Анабар, 2 – Оленок, 3 – Лена, 4 – Яна, 5 – Индигирка, 6 – Колыма, 7 – Вилуй, 8 – Витим, 9 – Чара, 10 – Олекма, 11 – Амга, 12 – Алдан

Fig. 1. The geographic location of sampling sites classified by environment (left panel) and by phytoplankton parameters (right panel). Numerals denote studied rivers: 1 – Anabar, 2 – Olenyok, 3 – Lena, 4 – Jana, 5 – Indigirka, 6 – Kolyma, 7 – Vilyuy, 8 – Vitim, 9 – Chara, 10 – Olekma, 11 – Amga, 12 – Aldan

признаков (рис. 3) видно, что в группе наблюдений ClFito\_1 значения переменных VAR30, 35, 36, 52–56 существенно выше, чем в группе ClFito\_2. Следовательно, в первом кластере выше общее количество видов в пробе и видовое богатство Cyanophyta и Chlorophyta, а также выше все флористические пропорции фитопланктона.

В массив данных для первой стадии канонического корреляционного анализа были включены все параметры фитопланктона (далее FITO) и окружающей среды (далее OKR\_SRED). Количество рассчитанных канонических коэффициентов корреляции, как известно, соответствует минимальному количеству признаков в одном из двух анализируемых наборов, в данном случае – 27. Для первого (наиболее информативного) решения каноническая корреляция между признаками фитопланктона и показателями окружающей среды, скорректированная на объем наблюдений,  $R = 0,98$ . То есть имеет место очень сильная, почти функциональная связь между набором признаков FITO (31 признак) и набором признаков OKR\_SRED (27 признаков). Первая каноническая корреляция статистически значима, уровень ее значимости  $p < 0,0001$ .

Для проведения более подробного сравнительного анализа рассмотрим нормализованные канонические коэффициенты, т. е. z-преобразованные переменные с нулевым средним и единичным стандартным отклонением. Были рассчитаны коэффициенты связи между признаками обоих наборов (FITO и OKR\_SRED) и пятью каноническими осями. Интерес представляют лишь первые канонические оси, так как они имеют максимальные корреляции между собой и потому несут наибольшую информативность. В табл. 2 приведены коэффициенты связи между признаками фитопланктона и канонической осью FITO1, ранжированные в порядке убывания модуля. Поскольку эти коэффициенты безразмерные, стандартизованные, то мы можем их сравнивать между собой. Наибольший вес имеют коэффициенты основных флористических про-

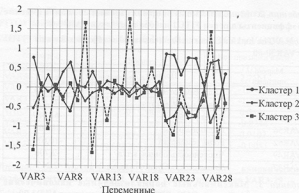


Рис. 2. Средние стандартизованные значения признаков для кластеров, выделенных по показателям окружающей среды

Fig. 2. Plot of means for environment clusters

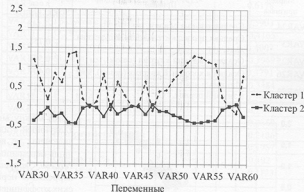


Рис. 3. Средние стандартизованные значения признаков для кластеров, выделенных по показателям фитопланктона

Fig. 3. Plot of means for phytoplankton clusters

порций, можно также выделить общую численность и численность Cyanophyta, однако вес этих признаков значительно меньше. Вес остальных признаков фитопланктона незначителен.

Из табл. 3 видно, что среди параметров окружающей среды самые высокие значения имеют показатели климата и гидрологии.

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, мини-

Таблица 2. Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси FITO1 набора признаков VAR30-60

Table 2. The maximum normalized canonical coefficients for axis FITO1 by VAR30-60

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси FITO1
VAR53	Виды/семейства	92,196
VAR54	Подвиды/семейства	-73,037
VAR55	Виды/роды	-67,587
VAR56	Подвиды/роды	58,403
VAR52	Роды/семейства	-10,676
VAR49	Численность общая, кл./л	-2,706
VAR37	Численность Cyanophyta, кл./л	2,269

Таблица 3. Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси OKR\_SRED1 набора признаков VAR3-29

Table 3. The maximum normalized canonical coefficients for axis OKR\_SRED1 by VAR3-29

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси OKR_SRED1
VAR24	Среднегодовые осадки, мм	-1,144
VAR3	Средняя продолжительность отсутствия льда, сут	0,758
VAR25	Осадки в жаркий квартал (сезон), мм	0,591
VAR26	Осадки в холодный квартал (сезон), мм	0,407
VAR23	Минимальная температура воздуха в зимний период, °C	0,331

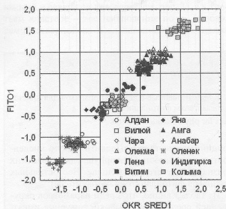


Рис. 4. Диаграмма рассеяния наблюдений, категоризованных по признаку VAR1A (реки) в канонических осях FITO1 (31 признак) и OKR\_SRED1 (27 признаков)

Fig. 4. Scatterplot of FITO1 (31 variables) against OKR\_SRED1 (27 variables), categorized by VAR1A

максимальные зимние температуры воздуха, количество осадков. Очевидно, именно флора планктона исследованного региона в значительной степени

отражает суровые условия обитания, причем чем жестче условия среды, тем ниже основные флористические пропорции.

На рис. 4 вертикальная ось отражает совокупно подмножество признаков фитопланктона, а горизонтальная ось – параметры окружающей среды, классифицированные по 12 исследованным рекам. Весь массив отчетливо делится на пять групп. Причем наблюдения из каждой конкретной реки находятся только в одной из этих пяти групп. По обоим каноническим осям максимально удалены друг от друга заповедные реки западной части региона: Оленек и Анабар от самой восточной из исследованных рек – Кольмы 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.

Для того чтобы выявить связи между менее значимыми признаками, на следующей стадии в канонический анализ были включены не все показатели фитопланктона, а лишь переменные, характеризующие видовое богатство. Скорректированная на объем наблюдений корреляция первого из рассчитанных канонических коэффициентов –  $R = 0,8$ . Это несколько меньше, чем на первой стадии анализа, однако связь между видовым богатством и набором признаков OKR\_SRED (27 признаков) достаточно высокая, причем уровень ее значимости  $p < 0,0001$ .

В табл. 4 и 5 приведены нормализованные канонические коэффициенты связи между признаками обоих наборов (FITO и OKR\_SRED) для первой, самой информативной из пяти канонических осей, ранжированные в порядке убывания модуля. Видно, что наибольший канонический вес имеют три признака по оси FITO1: общее количество видов и количество видов Bacillariophyta и Chlorophyta, значение других анализируемых признаков ничтожно мало.

Из табл. 5 видно, что среди параметров окружающей среды канонический вес распределен между большим количеством признаков, включая параметры химического состава воды, морфометрии и гидрологии. Однако наибольший вес имеют продолжительность безледного периода и географическая широта, на которой были проведены наблюдения.

Очевидно, что это два взаимосвязанных параметра, характеризующие жесткость экологических условий среды обитания фитопланктона.

Графический результат этого анализа с классификацией наблюдений по выделенным кластерам фитопланктона приведен на рис. 5. Четкой локализации наблюдений по кластерам нет, тем не менее график позволяет охарактеризовать наблюдения первого кластера как содержащие большее количество видов в пробе и приуроченные к зоне большей продолжительности безледного периода в сравнении с наблюдениями из второго кластера.

На следующей стадии в канонический анализ из показателей фитопланктона были включены только переменные, характеризующие количественное развитие водорослей. Скорректированная корреляция первого канонического коэффициента оказалась меньше, чем на предыдущих стадиях анализа,  $R = 0,75$ . Это говорит о высокой степени связи между количественным развитием водорослей и набором признаков OKR\_SRED (27 признаков), а уровень ее значимости  $p < 0,0001$ .

Ниже приведены нормализованные канонические коэффициенты связи между параметрами фитопланктона и осью FITO1 (табл. 6). Наибольший канонический вес имеют общая численность фитопланктона и численность *Sуanophyta*, значения других параметров меньше.

Из табл. 7 видно, что наибольшие канонические веса в оси параметров окружающей среды распределены между большим количеством переменных, характеризующих гидрологию, морфометрию и химический состав воды исследованных рек.

Графический результат анализа, классифицированный по двум кластерам фитопланктона (рис. 6), свидетельствует, что наблюдения из разных кластеров четко не локализованы. Однако очевидно, что для первого кластера (по отношению ко второму) характерны большая общая численность фитопланктона и меньшая численность *Sуanophyta*. Кроме того видно, что для наблюдений из первого кластера характерны большие показатели средней продолжительности безлед-

Таблица 4. Нормализованные канонические коэффициенты для оси FITO1 набора признаков VAR30-36

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси FITO1
VAR36	Общее кол-во видов	2,7561
VAR33	Кол-во видов Bacillariophyta	-1,2465
VAR35	Кол-во видов Chlorophyta	-1,1478
VAR30	Кол-во видов Sуanophyta	0,0341
VAR34	Кол-во видов Euglenophyta	-0,0244
VAR31	Кол-во видов Dinophyta	0,0103
VAR32	Кол-во видов Chrysophyta	-0,0051

Таблица 5. Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси OKR\_SRED1 набора признаков VAR3-29

Table 5. The maximum normalized canonical coefficients for axis OKR\_SRED1 by VAR3-29

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси OKR_SRED1
VAR3	Средняя продолжительность отсутствия льда, сут	0,6178
VAR27	Градусов с. ш.	0,5904
VAR11	$O_2$ , мг/л	-0,4163
VAR5	Температура воды, °C	0,4007
VAR19	Si, мг/л	-0,3969
VAR14	$NH_4$ , мг/л	0,3791
VAR20	$Fe_{обш}$ , мг/л	-0,3484
VAR18	$P_{обш}$ , мг/л	0,2922
VAR8	Густота речной сети, км/км <sup>2</sup>	-0,2744
VAR17	$PO_4$ , мг/л	-0,2369
VAR6	Прозрачность воды, м	-0,2186
VAR10	pH, ед.	-0,1967
VAR7	Озерность, %	0,192
VAR16	$NO_3$ , мг/л	-0,1123

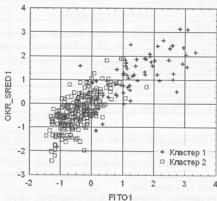


Рис. 5. Диаграмма рассеяния наблюдений, категоризованных по градиану CИFит\_1-2 в канонических осях FITO1 (7 признаков) и OKR\_SRED1 (27 признаков)

Fig. 5. Scatterplot of FITO1 (7 variables) against OKR\_SRED1 (27 variables), categorized by CИFит\_1-2

Таблица 6. Нормализованные канонические коэффициенты для оси FITO1 набора признаков VAR37-51

Table 6. Normalized canonical coefficients for axis FITO1 by VAR37-51

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси FITO1
VAR49	Численность общая, кл./л	13,3062
VAR37	Численность Cyanophyta, кл./л	-11,2747
VAR42	Численность Chlorophyta, кл./л	-2,7805
VAR40	Численность Bacillariophyta, кл./л	-1,6006
VAR44	Биомасса Dinophyta, мг/л	1,0249
VAR38	Численность Dinophyta, кл./л	-0,9335
VAR39	Численность Chrysophyta, кл./л	-0,7643
VAR51	Индекс биоразнообразия Шеннона по биомассе	0,7382
VAR46	Биомасса Bacillariophyta, мг/л	0,5588
VAR50	Биомасса общая, мг/л	-0,5404
VAR45	Биомасса Chrysophyta, мг/л	0,309
VAR48	Биомасса Chlorophyta, мг/л	0,2948
VAR43	Биомасса Cyanophyta, мг/л	0,2705
VAR41	Численность Euglenophyta, кл./л	0,0539
VAR47	Биомасса Euglenophyta, мг/л	0,0213

Таблица 7. Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси OKR\_SRED1 набора признаков VAR3-29

Table 7. The maximum normalized canonical coefficients for axis OKR\_SRED1 by VAR3-29

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси OKR_SRED1
VAR6	Прозрачность воды, м	-0,4948
VAR3	Средняя продолжительность отсутствия льда, сут	0,4526
VAR14	NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , мг/л	0,4207
VAR18	P <sub>эфв</sub> , мг/л	0,3442
VAR5	Температура воды, °C	0,3241
VAR19	Si, мг/л	-0,3229
VAR8	Густота речной сети, км/км <sup>2</sup>	-0,3113
VAR20	Fe <sub>эфв</sub> , мг/л	-0,2941
VAR17	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> , мг/л	-0,2422
VAR28	Градусов в. д.	0,1502
VAR4	Скорость течения, м/с	0,1461
VAR10	pH, ед.	-0,1403
VAR16	NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> , мг/л	-0,1313
VAR27	Градусов с. ш.	0,1183

ного периода, содержания азота аммонийного и общего фосфора, температуры воды; а для второго кластера – прозрачность воды, содержания кремния, общего железа и фосфатов и густота речной сети бассейна.

Размерные показатели фитопланктона, выраженные в канонических коэффициентах, не имели значительных весов на предыдущих стадиях 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 FITO на этот раз были включены только размерные показатели, а в OKR\_SRED – параметры гидрологии, морфометрии и географические координаты наблюдений. Для первого канонического корня корреляция между признаками фитопланктона и показателями окружающей среды, скорректированная на объем наблюдений, –  $R = 0,55$ . Следовательно, связь между ними не столь высока, как на предыдущих стадиях анализа, однако она является статистически значимой, уровень ее значимости  $p < 0,0001$ .

Как видно из табл. 8 и 9, максимальный вес нормализованных коэффициентов первых канонических осей имеют средний объем клетки и продолжительность безледного периода.

На рис. 7 представлен графический результат канонического анализа с классификацией наблюдений по трем кластерам окружающей среды. Вдоль оси OKR\_SRED1 кластеры расположены в соответствии с их географическим положением, не смотря на то, что четкой локализации наблюдений в кластерах нет. Так, наблюдения первого «южного» кластера сгруппированы преимущественно в области высоких значений вертикальной оси, т. е. там, где безледный период продолжительнее. Напротив, второй и третий «северные» кластеры – в области низких значений, где средняя продолжительность отсутствия льда меньше. Очень интересно

их расположение вдоль оси FITO1. Видно, что четких границ между наблюдениями отдельных кластеров нет. Однако если провести вертикальную линию через ноль на горизонтальной оси, то совершенно очевидно, что большая часть наблюдений первого «южного» кластера окажется в области положительных значений, а второго и третьего «северных» – в области отрицательных. Таким образом, средний объем клетки больше для наблюдений, локализованных на юге региона. Вероятно, на севере региона в суровых усло-

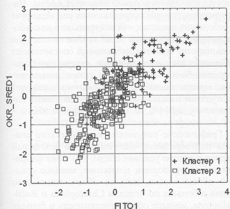


Рис. 6. Диаграмма рассеяния наблюдений, категоризованных по градации CIFito\_1-2 в двух канонических осях FITO1 (15 признаков) и OKR\_SRED1 (27 признаков)

Fig. 6. Scatterplot of FITO1 (15 variables) against OKR\_SRED1 (27 variables), categorized by CIFito\_1-2

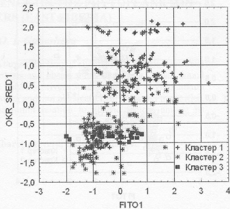


Рис. 7. Диаграмма рассеяния наблюдений, категоризованных по градации CIElv\_1-3 в двух канонических осях FITO1 (4 признака) и OKR\_SRED1 (9 признаков)

Fig. 7. Scatterplot of FITO1 (4 variables) against OKR\_SRED1 (9 variables), categorized by CIElv\_1-3

виях короткого вегетационного периода селективное преимущество получают мелкоклочные виды с высоким соотношением поверхности/объем и большей скоростью роста популяций, соответствующие классическому г-отбору.

Как распределились наблюдения между кластерами фитопланктона в тех же канонических осях, видно на рис. 8. Наблюдения второго кластера разделились по оси OKR\_SRED1, т. е. часть наблюдений в этом кластере, со значениями ниже нуля по вертикальной оси, характеризуется коротким безледным периодом. Эта же часть второго кластера расположена правее нулевой отметки по горизонтальной оси, т. е. содержит те наблюдения, где средний объем клеток наименьший. Другая часть второго кластера, находящаяся в области положительных значений оси OKR\_SRED1, а также большая часть наблюдений первого кластера, характеризуются более продолжительным периодом отсутствия льда. Те же наблюдения расположены в

Таблица 8. Нормализованные канонические коэффициенты для оси FITO1 набора признаков VAR57-60

Table 8. Normalized canonical coefficients for axis FITO1 by VAR57-60

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси FITO1
VAR60	Средний объем клетки, мкм <sup>3</sup>	0,7356
VAR57	Доля мелкоклеточной фракции по численности, %	0,5836
VAR59	Биомасса/численность	-0,2019
VAR58	Доля мелкоклеточной фракции по биомассе, %	0,0676

Таблица 9. Нормализованные канонические коэффициенты для оси OKR\_SRED1 набора признаков VAR3-9, 27, 28

Table 9. Normalized canonical coefficients for axis OKR\_SRED1 by VAR3-9, 27, 28

Маркер признака	Признак	Вес признака в оси OKR_SRED1
VAR3	Средняя продолжительность отсутствия льда, сут	1,4103
VAR27	Градусов с. ш.	0,6909
VAR28	Градусов в. д.	-0,3101
VAR6	Прозрачность воды, м	0,1876
VAR8	Густота речной сети, км/км <sup>2</sup>	-0,0925
VAR5	Температура воды, °C	-0,063
VAR7	Озерность, %	0,0607
VAR9	Глубина, м	0,0221
VAR4	Скорость течения, м/с	0,014



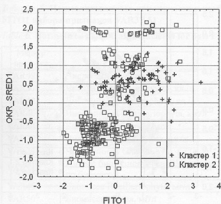


Рис. 8. Диаграмма рассеяния наблюдений, категоризованных по градации CIFito\_1-2 в двух канонических осях FITO1 (4 признака) и OKR\_SRED1 (9 признаков)

Fig. 8. Scatterplot of FITO1 (4 variables) against OKR\_SRED1 (9 variables), categorized by CIFito\_1-2

положительной области оси FITO1, где средний объем клетки выше. Следовательно, наш предварительный вывод подтверждается – наблюдения, где средний объем клетки меньше, приурочены к областям с коротким безледным периодом и наоборот.

Таким образом, с помощью канонического анализа установлено, что наибольший канонический вес среди параметров окружающей среды характерен для показателя средней продолжительности отсутствия льда. Очень тесно этот показатель связан с основными флористическими пропорциями фитопланктона. Менее тесная связь показателя выявлена с видовым богатством фитопланктона (общим количеством видов и по отделам Chlorophyta и Bacillariophyta), численностью фитопланктона в целом и отдела Cyanophyta в частности, а также средним объемом клеток. Следовательно, именно флористический состав планктона исследованного региона в значительной степени отражает суровые условия обитания.

Прозрачность воды не показывает связи с развитием фитопланктона. Это, очевидно, вызвано тем, что для большинства исследованных рек это весьма непостоянный фактор, ведь 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 серьезной регулирующей роли в формировании пространственной структуры фитопланктона. Причина этого в том, что по данным параметрам

отсутствует значительный градиент среды. Например, уровень pH исследованных рек варьирует в небольших пределах – от нейтрального до слабощелочного, содержание солей крайне низкое и по большому числу пунктов наблюдений соответствует маломинерализованным водам, содержание большинства биогенных веществ также невысокое. Так, концентрация азота нитритного варьирует по пунктам наблюдений – 0–0,034 мг/л, азота нитратного – 0,014–2,16, фосфора минерального – 0–0,36, фосфора общего – 0–0,51.

Графические результаты канонического анализа подтверждают, что чем короче безледный период и жестче условия среды, тем ниже флористические пропорции планктона, меньше средний объем клеток, меньше общее количество видов и больше по отделам Chlorophyta и Bacillariophyta, меньше общая численность и больше численность Cyanophyta.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Афири А., Эйсен С. Статистический анализ: подход с использованием ЭВМ. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
- Бондаренко Н. А. Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах горных областей Восточной Сибири // автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Борок, 2009. – 46 с.
- Васильева-Крайина И. И., Ремигаило П. А., Габышев В. А. и др. Водоросли // Разнообразие растительного мира Якутии. – Новосибирск: СО РАН, 2005. – С. 150–272.
- Ким Дж.-О., Мьаллер Ч. У., Клекка У. Р. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. – М.: Финансы и статистика, 1989. – 215 с.
- Колдунин С. Ф. Структура и функционирование фитопланктона в малых реках Восточной Финляндии: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб., 2005. – 50 с.
- Корнева Л. Г. Динамика разнообразия фитопланктона водохранилищ бассейна Волги и факторы, ее определяющие // Актуальные проблемы современной альгологии: материалы междунар. конф. – Киев, 2012. – С. 146–147.
- Примаченко А. Д. Фитопланктон и первичная продукция Днепра и днепровских водохранилищ. – Киев: Наук. думка, 1981. – 278 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Северо-Восток. – Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – Т. 19. – 602 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Ленско-Индигирский район. – Л.: Гидрометеоиздат, 1972. – Т. 17. – 651 с.
- Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: метод. руководство. – М., 2003. – 157 с.
- Сафонова Т. А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1987. – 192 с.
- Семенов А. Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. – Л., 1977. – 540 с.
- Эрхард Ж.-П., Сежен Ж. Планктон. Состав, экология, загрязнение. – Л.: Гидрометеоиздат, 1984. – 256 с.
- Vasilyeva I. I., Remigaïlo P. A., Gabyshev V. A. et al. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia 2. Flora of Yakutia: Composition and Ecological Structure 2.6. Algae. – Springer Dordrecht Heidelberg. – L.: N. Y., 2010. – P. 100–113.

## MAJOR ABIOTIC FACTORS INFLUENCE ON THE PHYTOPLANKTON IN SUBARCTIC RIVERS (EAST SIBERIA)

*V. A. Gabyshev, O. I. Gabysheva*

Basic patterns of phytoplankton spatial structure in large oligotrophic rivers of NE Siberia have been determined by applying canonical correlation analysis and observations clustering. It was found that under the extreme conditions of oligotrophic subarctic rivers spatial structure phytoplankton formation occurs mainly under the influence of climate, and not physical-chemical water properties. The floristic structure of phytoplankton has maximum relation to abiotic factors among its developmental indices.

**Key words:** phytoplankton, spatial structure, subarctic rivers, Eastern Siberia.