

На правах рукописи



ЕЛЕНА АЛЕКСАНДРОВНА ДЖАЯНИ

**ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА
ФИТОПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩА СЕМИАРИДНОЙ
ЗОНЫ В УСЛОВИЯХ ЗНАЧИТЕЛЬНЫХ КОЛЕБАНИЙ
ПОГОДНЫХ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ
(НА ПРИМЕРЕ ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА)**

1.5.15. Экология (биологические науки)

Автореферат диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород

2022

Работа выполнена в Саратовском филиале Федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” (“СаратовНИРО”)

Научный руководитель: **Малинина Юлия Александровна**, кандидат биологических наук, доцент, зав. лабораторией гидробиологии Саратовского филиала Федерального государственного бюджетного научного учреждения “Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии” (“СаратовНИРО”)

Официальные оппоненты: **Шаров Андрей Николаевич**, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук (пос. Борок)

Гончаров Александр Валентинович, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник кафедры Гидрологии суши Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования “Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова” (г. Москва)

Ведущая организация: Институт биологии – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук” (г. Петрозаводск)

Защита диссертации состоится « ____ » _____ 2023 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603022, г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, Институт биологии и биомедицины

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2022/1324/diss-Dzhayani-1324.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <http://vak.minobrnauki.gov.ru>

Автореферат разослан « ____ » _____ 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

 Д.Е. Гаврилко

Актуальность темы исследования. Исследования пространственно-временной динамики биологических сообществ – одна из основных задач экологии. Она тесно связана с проблемами изучения закономерностей формирования структуры биоценозов, биологического разнообразия, разработки подходов к определению качества среды методами биоиндикации. Среди всего многообразия экосистем особое значение в жизни биосферы и существовании человека имеют континентальные водотоки и водоемы. К числу наиболее специфичных и молодых пресноводных объектов относятся водохранилища (Даценко, 2007). Они играют большую роль в изменении биологического разнообразия и качества воды крупных речных систем, а также в решении ряда экономических и социальных вопросов, что определяет актуальность изучения их биологического режима.

Сообщество фитопланктона – один из важнейших элементов биоты водохранилищ, первичное звено трофической цепи, ключевой элемент процессов биотического круговорота и самоочищения вод, широко используемый компонент системы биологического мониторинга, структурно-функциональные характеристики которого позволяют определить трофический статус и экологическое состояние разнотипных водных объектов (Гусева, 1952; Трифонова, 1990; Охупкин, 1997, 1999; Баринава и др., 2006, 2015; Комулайнен и др., 2006; Даценко, 2007; Корнева, 2015; Даценко и др., 2017; Эдельштейн и др., 2017 и мн. др.). Результаты исследований водохранилищ Волги, Ангары, Днепра, Енисея и других рек показали, что динамика фитопланктона определяется комплексом гидрофизических, гидрохимических, биологических и антропогенных факторов (Примайченко, 1981; Кузьмина, 1988; Охупкин, 1994; Воробьева, 1995; Минеева, 2004; Корнева, 2015). Однако в конкретных водных объектах, в их отдельных участках, в разные сезоны и в разных природных зонах влияние комплекса факторов может быть специфично, что составляет актуальную задачу исследований. Особое значение имеет изучение водоемов, расположенных в зонах лесостепи и степи, для которых прогнозируется аридизация в результате глобального изменения климата (Магрицкий, Кенжебаева, 2017; Глобальный доклад ..., 2019).

Значительная часть водосбора р. Урал относится к группе умеренно- и слабо-пустынных зон (Зонн и др., 2004). Геология, рельеф, почвы, растительность и климат обусловили своеобразный гидрологический режим всего бассейна реки. Для него характерны маловодность, низкий модуль стока, незначительная роль грунтового питания и рекордная для больших рек межгодовая изменчивость стока (Соловых и др., 2003; Сивохип, 2014; Магрицкий, Кенжебаева, 2017; Магрицкий и др., 2018). Исследование фитопланктона крупнейшего на р. Урал Ириклинского водохранилища актуально с точки зрения определения закономерностей пространственно-временной организации сообществ гидробионтов водохранилищ семиаридных территорий в условиях значительных межгодовых колебаний погодных и гидрологических факторов. В связи с изменением климата, которое проявляется также в переменах времени наступления, частоты, интенсивности и продолжительности аномальных метеорологических явлений, исследования актуальны и для водохранилищ других природных зон. Кроме этого, известно, что к трансформации структуры планктонных сообществ водохранилищ приводит жизнедеятельность моллюсков р. *Dreissena*, что показано нами на примере Волгоградского водохранилища (Шашуловский и др., 2014). В связи с этим, изучение фито-

планктона Ириклинского водохранилища актуально также для последующей оценки средообразующей роли нового вида донных беспозвоночных – *D. polymorpha* (Pallas, 1771), обнаруженного в водоеме в 2019 г. (Колозин и др., 2021).

Цель работы – анализ пространственно-временной динамики фитопланктонных сообществ Ириклинского водохранилища в условиях межгодовых изменений погодных и гидрологических факторов в разные сезоны вегетационного периода.

Для достижения цели определены следующие **задачи**:

1. Выявить современный видовой состав фитопланктона р. Урал и Ириклинского водохранилища, описать его межгодовые изменения в 2016–2019 гг.
2. Установить ведущие факторы и закономерности изменений количественных характеристик фитопланктонных сообществ р. Урал и разнотипных плесов водохранилища в отдельные сезоны вегетационного периода.
3. Изучить горизонтальное распределение фитопланктона водохранилища.
4. Проанализировать пространственно-временные изменения трофического статуса и сапробности вод р. Урал и Ириклинского водохранилища

Научная новизна. Определен видовой состав фитопланктона на современном этапе существования Ириклинского водохранилища, выявлено его увеличение в годы, характеризующиеся повышением объема притока и уровня воды, а также по сравнению с данными, полученными в XX-м веке и в первое десятилетие XXI-го. Впервые описана динамика количественных характеристик фитопланктона разнотипных плесов водохранилища в условиях выраженных межгодовых изменений погодных и гидрологических факторов. Впервые показана преобладающая роль увеличения суммы атмосферных осадков, объема притока и связанных с ними гидрохимических показателей воды в повышении количественных характеристик фитопланктона Ириклинского водохранилища. Впервые отмечены отражающие наиболее выраженный эффект эвтрофирования изменения фитопланктона при сочетании ряда погодных и гидрологических факторов – суммы атмосферных осадков, температуры и уровня воды. Впервые описана пространственная динамика зоны проявления краевого эффекта в плесах верхней части водохранилища.

Положения, выносимые на защиту. 1. Ведущую роль в формировании количественных характеристик и структуры фитопланктона Ириклинского водохранилища играет поступление биогенных и органических веществ с водосбора, зависимое от суммы атмосферных осадков и объема притока. 2. Глубину изменений фитопланктона в разнотипных плесах под влиянием суммы осадков и объема стока определяет близость к главной реке, наличие крупных притоков, морфометрические характеристики, уровень и температура воды. 3. Максимальные количественные показатели фитопланктона, трофический статус и сапробности вод характерны для верхних плесов водохранилища, что связано с наиболее активным поступлением и аккумуляцией биогенных и органических веществ, приносимых водами главной реки, а также наименьшей глубиной участков. 4. Пространственная динамика зоны формирования максимальных количественных характеристик фитопланктона в верхнем участке водохранилища определяется динамикой границы зоны переменного подпора.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты работы расширяют представления о влиянии погодных и гидрологических условий на пространственно-временную динамику количественных и качественных характе-

ристик сообществ фитопланктона водохранилищ семиаридной зоны. Данные могут быть использованы для создания прогнозных моделей состояния фитопланктона водохранилищ семиаридных зон при изменении климата, для разработки подходов к формированию режима их эксплуатации с целью управления качеством воды, а также для определения принципов организации сети станций мониторинга и оценки качества среды. Результаты работы могут найти применение при подготовке курсов по экологии и гидробиологии в ВУЗах.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), конкретно области исследования – экология сообществ.

Личный вклад соискателя. Автором определена тема работы, составлен план сбора и анализа данных, выполнена обработка проб фитопланктона, составлены матрицы данных для статистической обработки, проведен их анализ, написан текст, составлены таблицы и подготовлены рисунки, сформулированы выводы.

Степень достоверности и апробация результатов. В работе использованы общепринятые методы сбора, обработки и анализа проб фитопланктона, все данные подверглись статистическому анализу, результаты исследования нашли отражение в статьях, прошедших рецензирование специалистами в области экологии и гидробиологии. Основные итоги работы представлены на Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Светлогорск, Калининградская обл., 9–14 сентября, 2012), Всеросс. конф., посвященной 85-летию Татарского отделения ФГБНУ “ГосНИОРХ” “Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования” (г. Казань, 24–29 октября 2016 г.), II-й Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Светлогорск, Калининградская обл., 14–18 сентября 2015 г.), III-й Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем” (г. Санкт-Петербург, 23–27 октября 2017 г.), III-й Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Зеленоградск, Калининградская обл., 24–28 сентября 2018 г.), XII-м Съезде Гидробиологического общества при РАН (г. Петрозаводск, 16–20 сентября 2019 г.), I-й Всерос. науч. конф. “Чтения памяти В.И. Жадина”, (г. Санкт-Петербург, 18–22 апреля 2022 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 научных работ, из них 3 – статьи в изданиях, рекомендованных Высшей аттестационной комиссией при Министерстве образования и науки РФ, 2 из которых включены в Международную базу Web of Science Core Collection, 7 – материалы и тезисы конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 300 страницах, состоит из введения, 5 глав, заключений, выводов, списка литературы (245 источников, из них 46 на иностранных языках) и приложения. Работа проиллюстрирована 88 рисунками, данные представлены в 99 таблицах.

Благодарности. Автор признателен научному руководителю *Ю.А. Малининой* за участие в подготовке работы, а также *Е.А. Шашуловской* (СаратовНИРО), *В.А. Колозину* (СаратовНИРО), *Л.Г. Корневой* (ИБВВ РАН), *Е.Г. Сахаровой* (ИБВВ РАН), *В.С. Вишнякову* (ИБВВ РАН), *С.Э. Болотову* (ИБВВ РАН), *А.И. Цветкову* (ИБВВ РАН) и *А.В. Крылову* (ИБВВ РАН) за данные по гидрохимии, помощь в сборе первичного материала, определении ряда таксонов, консультации по статистической обработке и обсуждение результатов.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Факторы, определяющие развитие и распределение фитопланктонных сообществ водохранилищ. Приведены сведения об основных абиотических факторах, оказывающих влияние на структуру и распределение сообществ фитопланктона водохранилищ.

1.2. История изучения фитопланктона р. Урал и Ириклинского водохранилища. Представлена история и результаты изучения фитопланктона Оренбуржья, р. Урал и Ириклинского водохранилища. На начальных стадиях формирования водохранилища В.Н. Батуриной (1968, 1970, 1971) идентифицировано 205 видовых и внутривидовых таксонов, сделано предположение, что весной и осенью обилие водорослей на верхних участках водоема связано с концентрацией биогенных веществ и благоприятными температурными условиями. В 1975–1981 и 1975–1992 гг. в составе фитопланктона обнаружено соответственно 133 и 139 таксонов, отмечено наибольшее разнообразие зеленых водорослей и количественное преобладание диатомовых (Порядина, Жовнир, 1983; Гидробиологическая ..., 2003). В 2001–2008 гг. зарегистрировано 268 таксонов, основу которых составляли зеленые и диатомовые водоросли, выявлен наиболее богатый качественный состав в верхней части водохранилища, количественный – в Приплотинном и Чапаевском плесах (Еремкина, 2020).

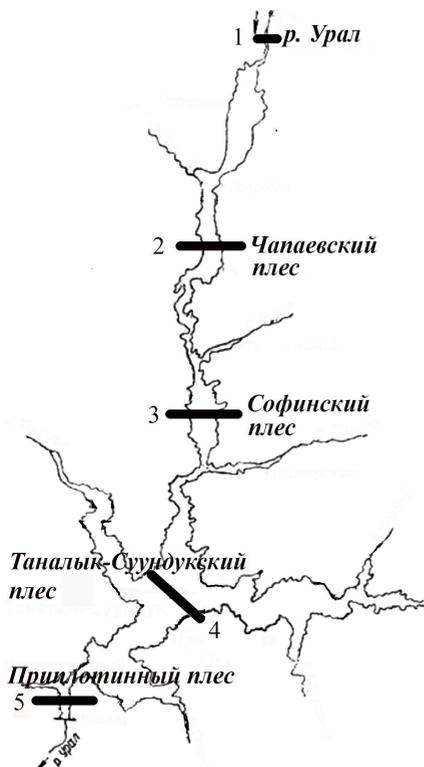


Рисунок 1 – Схема Ириклинского водохранилища. 1–5 – разрезы, на которых собраны пробы

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Краткая характеристика р. Урал и Ириклинского водохранилища. Наполнение водохранилища началось в 1955 г., НПУ достигнут в 1966 г. (Чибилев и др., 2006). Водохранилище руслового типа, регулирование – многолетнее, при НПУ (245 м) объем составляет 3,25 км³, площадь акватории – 260 км², длина – 73 км, водосбор – 36900 км². Сработка уровня не превышает 6 м, водообмен – 1 раз в 2 года.

Водоем включает каскад русловых плесов, а также ряд крупных боковых заливов (рис. 1). Верхний из исследованных плесов – Чапаевский – имеет площадь 26 км², наибольшую ширину – 2 км, наибольшую глубину – 15 м, Софинский – соответственно 23 км², 3 км, 15 м, Таналык-Суундукский – 61 км², 7 км, 28 м, Приплотинный – 3 км², 0,8 км, 36 м (Грандилевская-Дексбах, Шилкова, 1971; Соловых и др., 2003; Чибилев и др., 2006).

2.2. Погодные и гидрологические условия в 2016–2019 гг. По данным из открытых источников (<http://rp5.ru>; <https://www.meteoblue.com/ru/climate-change>), максимальная температура воздуха ($T_{\text{возд.}}$) в среднем за вегетационный период наблюдалась в 2016 г., наиболее теплыми были май 2016 и 2018 гг., июль в 2017 и 2018 гг., октябрь 2018 и 2019 гг. (табл. 1).

Таблица 1 – Температура воздуха и сумма атмосферных осадков

Месяц	Температура воздуха, °С				Сумма осадков, мм			
	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019
IV	8,5	6	5,6	5,1	32,7	21,1	24,5	26,0
V	15,1	13,7	15,1	14,7	29,4	58,2	22,6	15,0
VI	19,4	18,9	17,6	18,4	35,2	50,3	19,9	12,5
VII	21,8	24,2	23,8	21,7	25,3	52,6	50,0	71,0
VIII	24,3	21,9	19,7	17,8	21,5	26,6	26,6	30,9
IX	13,1	14,8	14,7	9,1	42,1	18,5	17,9	41,9
X	2,8	3,3	6,2	6,1	24,4	48,7	16,0	25,6

Наибольшей суммой атмосферных осадков за вегетационный период, а также весной и осенью отличался 2017 г., летом – 2019 г., наименьшей весной – 2019 г., летом – в 2016 г., осенью – в 2018 г. Максимальный уровень воды и объем сброса отмечены в 2017 г., а объем притока – в 2016 г. (табл. 2). Минимальными показателями этих параметров отличались 2018 и 2019 гг. Выявлено, что уровень водохранилища напрямую зависел от объема притока (в разные сезоны $r = 0,90–0,94$), что определяло объемы сброса ($r = 0,66–0,96$).

Таблица 2 – Уровень воды, объемы притока и сброса Ириклинского водохранилища (www.gis.vodinfo.ru; <http://ueiv.ru>)

Месяц	Уровень, м				Приток, м ³ /с				Сброс, м ³ /с			
	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019	2016	2017	2018	2019
IV	242,7	243,5	243,1	242,4	278,5	276,2	202,7	61,2	25,7	48,8	19,2	15,0
V	244,6	244,9	244,0	242,6	175,8	104,4	83,2	54,1	37,5	67,8	15,0	24,2
VI	244,8	244,9	244,2	242,5	77,1	55,1	40,8	19,5	45,2	60,0	24,7	21,1
VII	244,6	244,6	243,9	242,3	42,1	27,6	16,7	8,9	47,6	60,0	45,0	15,0
VIII	243,9	244,2	243,5	242,0	14,0	16,3	11,9	7,3	60,0	35,0	28,7	15,8
IX	243,4	243,9	243,2	241,7	9,3	13,9	11,0	10,2	30,9	30,0	25,0	15,0
X	243,2	243,6	242,9	241,5	16,6	16,6	12,0	13,0	27,6	30,0	25,0	15,0

2.3. Материалы и методы исследований. Сборы проведены в мае, июле, октябре 2016–2019 гг. на поперечных разрезах (левый берег, русло, правый берег) главной реки и плесов водохранилища (см. рис. 1). Пробы фитопланктона (всего более 200) отбирали, фиксировали и концентрировали стандартными методами (Методические ..., 1984). Параллельно измеряли температуру ($T_{\text{воды}}$) и прозрачность воды, отбирали пробы для гидрохимического анализа. Учет водорослей проводили под микроскопом “Микромед-3” в камере “Учинская-2” объемом 0,01 мл, биомассу определяли счетно-объемным методом. К доминирующим относятся виды, численность и биомасса которых $\geq 10\%$ от общей. Состояние фитопланктона оценивали по видовому богатству, удельному видовому богатству, численности, биомассе, средней индивидуальной массе, численности и биомассе миксотрофных флагеллят (криптофитовых, динофитовых, золотистых, эвгленовых), трофический статус – по биомассе (Жукинский и др., 1976; Китаев, 2007), качество воды – по ГОСТ 17.1.3.07-82 и индексу сапробности Пантле-Букка в модификации

Сладечка (Sládeček, 1973), используя индикаторную значимость видов по спискам Р. Вегла (Wegl, 1983). Сходство состава доминирующих видов оценивали по индексу Шорыгина (Вайнштейн, 1976). Статистическая обработка, выполненная в программе STATISTICA 13, включала проверку нормальности распределения, определение коэффициентов корреляции Пирсона ($p < 0,05$), оценку статистической значимости различий средних с помощью однофакторного дисперсионного анализа ANOVA ($p < 0,05$) и Tukey's HSD test, пошаговый регрессионный анализ.

ГЛАВА 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА Р. УРАЛ И ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В составе фитопланктона в 2016–2019 гг. зарегистрировано 358 таксонов водорослей и цианобактерий рангом ниже рода, представленных 133 родами, 66 семействами, 35 порядками, 15 классами из 9 отделов (рис. 2). Наибольшим видовым богатством отличались Chlorophyta (34,9%) и Bacillariophyta (33%), наименьшим – Xanthophyta (1,1%), а также Cryptophyta, Dinophyta и Chrysophyta (по 3,4%).

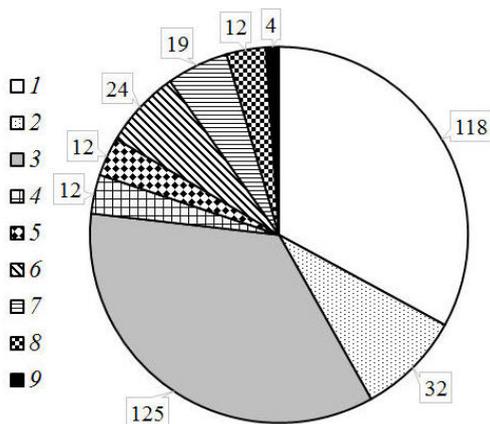


Рисунок 2 – Число видов фитопланктона исследованной акватории в 2016–2019 гг. 1 – Bacillariophyta, 2 – Cyanobacteria, 3 – Chlorophyta, 4 – Cryptophyta, 5 – Dinophyta, 6 – Euglenophyta, 7 – Streptophyta, 8 – Chrysophyta, 9 – Xanthophyta

Максимальной родовой насыщенностью характеризовались Streptophyta, Euglenophyta, Bacillariophyta и Cryptophyta, минимальной – Xanthophyta. Максимальное видовое богатство зарегистрировано при наибольшем объеме притока, $T_{\text{возд}}$ и высоком уровне воды в 2016 г. (263 вида), а наименьшее – в прямо противоположных условиях 2019 г. (238). Увеличение видового богатства в многоводную фазу характерно и для водохранилищ Волги (Корнева, 2008, 2015).

Наибольшее число видов отмечено в р. Урал (253 вида), где преобладали Bacillariophyta, что характерно для водотоков (Охапкин, 1997). В Чапаевском плесе видовое богатство несколько ниже (244 вида), при этом зарегистрировано высокое разнообразие Chlorophyta, Bacillariophyta, Chrysophyta, Euglenophyta и Cyanobacteria. Это свидетельствует о высоком трофическом статусе верхнего участка водоема, формируемого в условиях значительного снижения течения, а также поступления и аккумуляции биогенных и органических веществ, приносимых водами главной реки (Шашуловская и др., 2017). Вниз по течению водохранилища видовое богатство сокращалось на 16–33% (до 205–164 видов) за счет Chlorophyta, Cyanobacteria и Euglenophyta. Среди постоянно встречающихся доминантов уменьшалось число видов-индикаторов α -мезосапробных и высокотрофных вод: в р. Урал – 6, в Чапаевском плесе – 5, в Софинском – 3, в Таналык-Суундукском и Приплотинном – по 2. Следовательно, по продольному профилю акватории трофический статус вод снижается.

Весной в р. Урал, Софинском и Таналык-Суундукском плесах максимальное число видов зарегистрировано в условиях наибольшей суммы атмосферных осадков, объемов притока и сброса, уровня воды, а также высокой $T_{\text{возд.}}$ (2016 и 2017 гг.) (табл. 3). В Чапаевском плесе наиболее богатый видовой состав формировался в 2018 г. при среднем уровне воды и минимальном объеме сброса, что обеспечивало оптимальные условия для поступления и аккумуляции питательных веществ. В Приплотинном плесе особую роль также играло снижение объема сброса, в результате чего богатый комплекс видов обнаружен в 2018 и 2019 гг.

Летом максимальное число видов во всех плесах водохранилища идентифицировано в 2017 г. в условиях наибольшей суммы атмосферных осадков и объема сброса (апрель–июль). Лишь в Таналык-Суундукском плесе максимум видов наблюдался в 2018 г. при высокой $T_{\text{воды}}$.

Осенью в реке и верхних плесах водохранилища наибольшее видовое богатство формировалось в 2016 г. в условиях максимального объема притока благодаря поступлению биогенных и органических веществ. В плесах нижнего участка водохранилища различия выражены в меньшей степени, но наибольшее число видов отмечено в 2017 г., который отличался максимальной суммой атмосферных осадков, что обеспечивало поступление питательных веществ с водосбора, а также характеризовался большим объемом сброса, благодаря чему возрастал транспорт питательных веществ и фитопланктона с верхних участков и притоков.

ГЛАВА 4. СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В РАЗНЫЕ СЕЗОНЫ ВЕГЕТАЦИОННОГО ПЕРИОДА

4.1. Весенний сезон

На всех участках водохранилища физико-химические параметры воды (цветность воды, ПО, ХПК, БПК₅, N-NH₄, N-NO₂, N-NO₃, P-PO₄, Fe, Si) положительно коррелировали с суммой атмосферных осадков и/или связанными с ней уровнем воды и объемом притока.

Максимальные численность и/или биомасса (рис. 3, 4) фитопланктона, степень доминирования одного вида, а также присутствие в составе доминантов видов-индикаторов загрязненных и высокотрофных вод (*Euglena viridis*) в реке, Софинском и Таналык-Суундукском плесах отмечены в условиях максимальной суммы осадков и объема притока в 2016 и 2017 гг., что обеспечивало интенсивное поступление питательных веществ с водами главной реки и притоков плесов (Бурля, Таналык, Суундук), отличающихся наибольшей водностью в этот сезон. В реке значительную роль играла также $T_{\text{воды}}$, при максимальном значении кото-

Таблица 3 – Число видов в реке и плесах водохранилища в 2016–2019 гг.

Сезон	Участок*	Год			
		2016	2017	2018	2019
Весна	Река	88	98	81	75
	ЧП	78	69	92	74
	СП	70	52	47	47
	ТСП	53	49	27	28
	ПП	28	25	45	41
Лето	Река	98	88	90	86
	ЧП	56	105	95	97
	СП	58	82	76	60
	ТСП	25	24	48	39
Осень	ПП	35	44	41	38
	Река	73	46	56	58
	ЧП	84	46	43	70
	СП	90	20	44	62
	ТСП	42	45	43	37
	ПП	42	53	46	48

*Здесь и далее: Река или Р – незарегулированный участок р. Урал, ЧП – Чапаевский плес, СП – Софинский, ТСП – Таналык-Суундукский, ПП – Приплотинный

рой в 2018 г. биомасса фитопланктона не имела статистически значимых различий с данными 2017 г., а в составе доминантов обнаружены виды-индикаторы α -мезосапробных вод – *Monoraphidium minutum* и *Stephanodiscus hantzschii*.

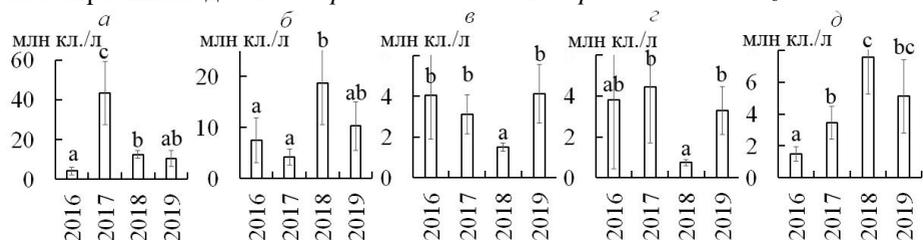


Рисунок 3 – Численность ($m \pm SD$) фитопланктона весной 2016–2019 гг. Здесь и на рисунках 4, 7–10: р. Урал (а), Чапаевский (б), Софинский (в), Таналык-Суундукский (г) и Приплотинный (д) плесы; на каждом участке средние, обозначенные одинаковыми буквами, статистически значимо не различаются

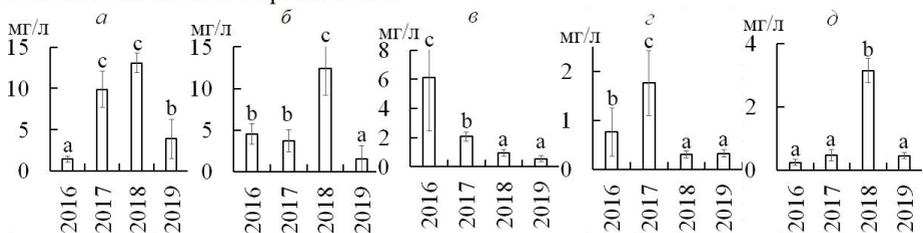


Рисунок 4 – Биомасса ($m \pm SD$) фитопланктона весной 2016–2019 гг.

В Чапаевском и Приплотинном плесах максимальные численность и биомасса фитопланктона зарегистрированы в 2018 г., чему способствовал наименьший объем сброса, обеспечивающий аккумуляцию наибольшего количества питательных веществ, поступивших в период половодья. При этом в Чапаевском плесе эффект аккумуляции усиливался снижением уровня воды и изменением границ зоны переменного подпора, благодаря чему в составе доминантов отмечен вид-индикатор α -мезосапробных вод – *S. hantzschii*.

Полученные регрессионные модели свидетельствуют о ведущей роли суммы атмосферных осадков и связанных с ней гидрологических и гидрохимических параметров воды в формировании численности и биомассы фитопланктона, и объясняют от 59,9 до 98,7% их вариаций (табл. 4).

По продольному профилю акватории ежегодно и в среднем за период изучения снижались основные физико-химические параметры воды, возрастала лишь ее прозрачность (табл. 5).

Практически ежегодно наибольшие удельное видовое богатство, численность и биомасса (рис. 3, 4) фитопланктона регистрировались в реке и в Чапаевском плесе, причем, в плесе отмечена максимальная численность и биомасса цианобактерий. Это связано с высокими концентрациями органических и биогенных веществ, которые попадают в реку с водосбора, а затем аккумулируются на верхних границах зоны выклинивания подпора речных вод. Формированию богатого фитопланктона здесь способствовала также наиболее высокая $T_{\text{воды}}$. Вниз по течению снижались общая численность и биомасса фитопланктона ($F = 6,3, p = 0,000$ и $F = 7,7, p = 0,000$), численность и биомасса диатомовых ($F = 14,9, p = 0,000$ и $F = 7,6, p = 0,000$)

и зеленых ($F = 48,1, p = 0,000$ и $F = 4,6, p = 0,000$), доля диатомовых в общей численности и биомассе, но возрастала доля криптофитовых и динофитовых (рис. 5а).

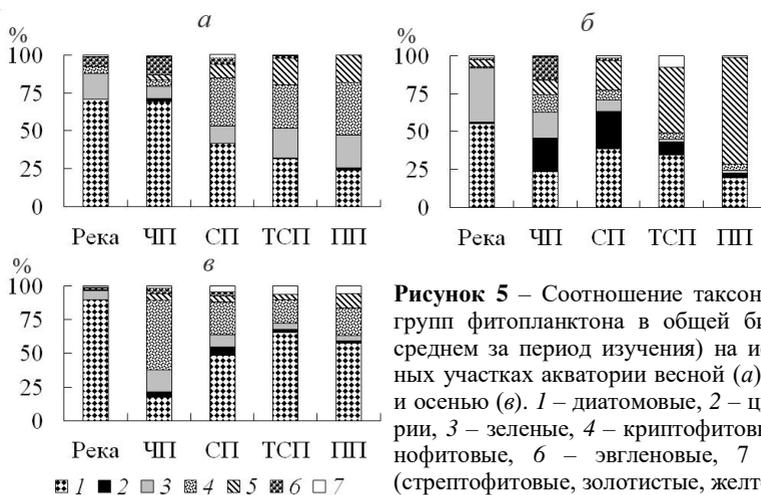
Таблица 4. Регрессионные модели зависимости численности и биомассы фитопланктона от факторов среды на разнотипных участках акватории весной

Участок	Уравнение регрессии	F	R ² , %	p
Р	$N = -156,037 + 0,692 \text{ Осадки} + 9,459 T_{\text{воды}}$	20,1	66,9	0,000
	$B = -70,0232 + 5,4417 T_{\text{воды}}$	97,8	83,6	0,000
ЧП	$N = 76,1498 - 0,1387 \text{ Пруток} + 368,8934 P\text{-}PO_4 - 34,2940 \text{ Прозр.} - 13,5217 \text{ БПК}_5 + 129,8717 N\text{-}NH_4 - 1,4397 O_2$	81,4	96,9	0,000
	$B = -52,3923 + 6,1248 T_{\text{вод.}} - 35,0596 N\text{-}NH_4 + 349,0027 P\text{-}PO_4 - 75,6295 Fe$	27,5	90,6	0,000
СП	$N = 2,958108 + 0,799674 \text{ БПК}_5 - 0,013489 \text{ Пруток}$	16,6	67,6	0,000
	$B = 3,0069 + 0,4104 \text{ БПК}_5 - 18,0280 P\text{-}PO_4$	12,2	59,9	0,001
ТСП	$N = -14,5458 + 0,7005 \text{ ХПК} - 12,5114 N\text{-}NH_4$	17,2	74,7	0,000
	$B = -16,1960 + 0,0547 \text{ Сброс} + 0,3065 \text{ ХПК} + 4,0657 Si - 5,0221 N\text{-}NO_3 - 1,7470 N\text{-}NH_4$	140,9	98,4	0,000
ПП	$N = -3,14602 + 4,00643 Si$	24,8	61,3	0,000
	$B = -2,47838 + 51,14456 P\text{-}PO_4 - 0,10920 \text{ Сброс} + 0,24189 \text{ Цветн.} - 1,95193 Si + 0,47163 O_2$	239,5	98,7	0,000

Здесь, в табл. 7 и 10: F – критерий Фишера, сила влияния фактора, R² – коэффициент детерминации, доля объясненной фактором изменчивости показателя, p – уровень значимости.

Таблица 5. Средние ($m \pm SD$) за 2016–2019 гг. значения физико-химических параметров воды по продольному профилю исследованного участка весной

Показатель	Река	ЧП	СП	ТСП	ПП	F	p
Прозр., м	0,5±0,2	1,1±0,1	1,5±0,2	2,2±0,7	2,1±0,5	44,6	0,000
T, °C	14,2±0,9	14,4±1,3	12,3±1,0	10,5±1,9	11,3±1,1	23,4	0,000
Цвет., град	25,1±3,0	30,2±9,2	27,9±11,2	16,3±4,9	15,2±3,0	11,8	0,000
ПО, мгО ₂ /л	6,8±1,3	7,2±1,3	6,7±1,2	5,4±1,1	4,8±0,6	9,9	0,000
N-NO ₃ , мг/л	1,06±0,34	0,29±0,14	0,41±0,27	0,09±0,08	0,10±0,08	45,3	0,000
P-PO ₄ , мг/л	0,09±0,04	0,05±0,02	0,06±0,04	0,04±0,02	0,03±0,02	10,2	0,000
Si, мг/л	2,83±0,96	2,50±0,91	2,77±1,00	1,83±0,21	1,88±0,53	4,6	0,003
Fe, мг/л	0,21±0,05	0,22±0,06	0,22±0,05	0,14±0,06	0,09±0,03	15,8	0,000



Наиболее специфичное соотношение таксономических групп отмечено в реке и верхних плесах, фитопланктон которых также отличался наименьшим уровнем сходства доминирующих по численности и биомассе (рис. 5а, 6а) видов.

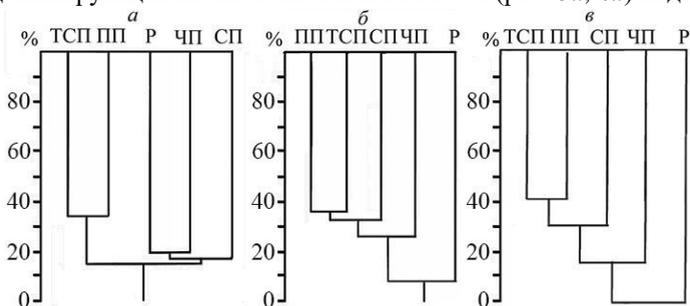


Рисунок 6 – Дендрограмма сходства состава доминирующих по биомассе видов фитопланктона весной (а), летом (б) и осенью (в)

По индексу сапробности исследованная акватория характеризовалась β -мезосапробными условиями, лишь в 2018 г. Чапаевский плес имел α -мезосапробный статус (табл. 6). Ежегодно максимальные величины индекса отмечались в Чапаевском плесе, а вниз по продольному профилю они сокращались, достигая минимума в плесах нижнего участка водохранилища.

Таблица 6. Индекс сапробности исследованных участков весной

Годы	Р	ЧП	СП	ТСП	ПП
2016–2019	2,18±0,16	2,34±0,19	2,09±0,13	1,86±0,26	1,84±0,14
2016	2,09±0,10	2,32±0,18	2,14±0,05	2,06±0,32	1,91±0,18
2017	2,34±0,09	2,38±0,10	2,01±0,06	1,71±0,14	1,81±0,14
2018	2,13±0,06	2,54±0,03	2,08±0,22	1,82±0,25	1,73±0,10
2019	2,16±0,23	2,13±0,14	2,13±0,16	1,86±0,30	1,90±0,11

4.2. Летний сезон

При повышении суммы атмосферных осадков и объема притока увеличивалась цветность воды, концентрации биогенных и органических веществ. Лишь в Чапаевском плесе содержание фосфатов имело отрицательную корреляционную связь с уровнем воды, что объясняется его минимальной глубиной и поступлением питательных веществ из донных отложений при снижении уровня воды.

В условиях наибольшей суммы осадков и объемов сброса, обеспечивающих поступление питательных веществ в водоем и их транспорт по продольному профилю, на большинстве участков максимальные количественные характеристики фитопланктона регистрировались в 2016 и/или 2017 гг. (рис. 7, 8).

В Чапаевском плесе значительную роль играла также $T_{\text{воды}}$, о чем свидетельствует отсутствие статистически значимых различий количественных характеристик фитопланктона в 2017 и 2018 гг., которые различались уровнем воды, объемами притока и сброса, суммой атмосферных осадков. Очевидно, меньшее поступление питательных веществ в 2018 г. компенсировалось высокими $T_{\text{возд.}}$ и $T_{\text{воды}}$. Формирование наиболее трофных условий в плесе в эти годы подтверждают также наибольшие численность Cyanobacteria, биомасса Cryptophyta и Dinophyta. В Таналык-Суондукском плесе статистически значимые различия биомассы фитопланктона в 2017 и 2018 гг. отсутствовали, но наиболее специфичными чертами сооб-

щество характеризовалось также в 2018 г.: возрастало число видов в пробе, численность за счет Dinophyta, биомасса за счет Cyanobacteria и Dinophyta. Этому способствовала максимальная $T_{\text{воды}}$, а также соотношение суммы осадков, объемов притока, сброса и уровня воды, что в комплексе обеспечивало наибольшее проникновение питательных веществ с водами питающих рек и формирование благоприятных условий среды для развития первичных продуцентов.

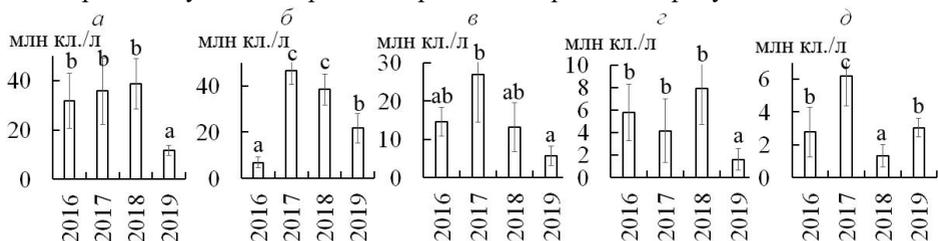


Рисунок 7 – Численность ($m \pm SD$) фитопланктона летом 2016–2019 гг.

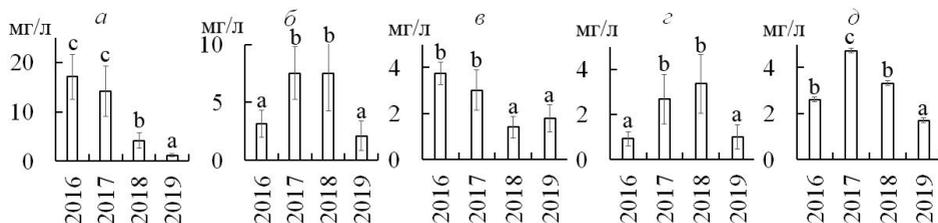


Рисунок 8 – Биомасса ($m \pm SD$) фитопланктона летом 2016–2019 гг.

Регрессионные модели указывают на ключевую роль суммы атмосферных осадков и связанных с ней гидрологических и гидрохимических параметров воды в формировании численности и биомассы фитопланктона плесов водохранилища, они объясняют от 47,5 до 92,7% их вариаций (табл. 7).

Таблица 7. Регрессионные модели зависимости численности и биомассы фитопланктона от факторов среды на разнотипных участках акватории летом

Участок	Уравнение регрессии	F	R ² , %	p
Р	$N = -36,2389 + 1,2303 ХПК + 10,8201 Si$	7,1	38,9	0,006
	$B = -16,2605 + 0,7758 ХПК$	29,8	60,3	0,000
ЧП	$N = -179,062 + 0,503 Осадки + 5,663 T_{\text{воды}}$	61,7	89,1	0,000
	$B = -30,6351 + 1,0434 T_{\text{воды}} + 0,1346 Осадки + 12,6570 N-NO_3 + 0,0466 Приток - 0,6921 Цветн.$	20,9	86,9	0,000
СП	$N = -18,9532 + 0,2495 Осадки$	14,5	47,5	0,002
	$B = 0,630317 + 0,019480 Приток$	17,5	52,4	0,000
ТСП	$N = 82,44468 - 8,92800 O_2$	15,8	49,7	0,001
	$B = 23,4673 + 73,0838 P-PO_4 - 19,3199 N-NO_3 - 2,5159 O_2$	15,1	73,8	0,000
ПП	$N = 49,5019 + 0,1528 Сброс - 0,3423 Цветн. + 16,1064 Fe - 2,1602 T_{\text{воды}} + 26,8521 N-NO_3 - 12,1877 P-PO_4$	32,6	92,7	0,000
	$B = -37,0225 + 0,0681 Сброс + 2,0370 T_{\text{воды}} - 49,4315 N-NO_3 - 0,4468 Цветн.$	19,3	82,9	0,000

Максимальные значения большинства физико-химических параметров воды отмечены в реке и Чапаевском плесе, вниз по продольному профилю водохранилища они снижались, возрастала лишь прозрачность воды (табл. 8).

Таблица 8. Средние ($m \pm SD$) за 2016–2019 гг. значения физико-химических параметров воды по продольному профилю исследованного участка летом

Показатель	Река	ЧП	СП	ТСП	ПП	F	p
Прозр., м	0,5±0,1	0,7±0,1	1,4±0,5	2,1±0,5	1,9±0,4	54,4	0,000
T, °C	24,5±1,1	24,5±2,3	22,6±1,0	22,1±1,1	23,1±0,7	9,2	0,000
Цвет., град	18,6±4,5	19,9±3,9	18,9±4,3	13,9±2,1	13,8±2,5	7,7	0,000
ХПК, мгО ₂ /л	35,0±10,8	28,0±5,4	27,3±3,3	25,3±1,1	25,0±1,3	6,5	0,000
N-NH ₄ , мг/л	0,15±0,09	0,19±0,17	0,19±0,08	0,10±0,11	0,08±0,07	2,6	0,044
P-PO ₄ , мг/л	0,08±0,03	0,08±0,03	0,04±0,02	0,02±0,01	0,03±0,02	14,3	0,000
Si, мг/л	2,10±0,95	3,58±0,91	2,23±0,66	1,74±0,76	1,43±0,43	13,5	0,000
Fe, мг/л	0,14±0,08	0,24±0,13	0,14±0,08	0,11±0,04	0,10±0,07	5,3	0,001

Наибольшая концентрация поступающих с водосбора и аккумулирующихся питательных веществ, а также максимальная $T_{\text{воды}}$ способствовали формированию в реке и Чапаевском плесе фитопланктона, отличающегося наиболее богатым числом видов, численностью и биомассой (рис. 7, 8). Сокращение концентрации питательных веществ вниз по течению вызывало снижение количественных характеристик сообществ: удельного видового богатства ($F = 35,6$, $p = 0,000$), общей численности ($F = 13,9$, $p = 0,000$) и биомассы ($F = 5,8$, $p = 0,001$), числа видов ($F = 53,5$, $p = 0,000$), численности ($F = 29,5$, $p = 0,000$) и биомассы ($F = 22,7$, $p = 0,000$) зеленых водорослей. Кроме этого, в общей биомассе снижалась доля Chlorophyta, увеличивалась доля Dinophyta (рис. 5б). Наиболее специфичное соотношение таксономических групп отмечено в Чапаевском плесе, где также зарегистрирован наименее сходный состав доминирующих по численности и биомассе (рис. 6б) видов.

Одновременно обнаружен ряд межгодовых особенностей распределения. В условиях максимального объема притока в 2016 г. наибольшие численность и биомасса (рис. 7, 8) фитопланктона отмечены в Софинском плесе. При максимальном количестве атмосферных осадков в 2017 г. отсутствовали статистически значимые различия численности фитопланктона на участке от реки до Софинского плеса. При минимальном уровне воды, сумме атмосферных осадков, объемах притока и сброса в 2019 г. на всем протяжении водохранилища не зарегистрировано статистически значимых различий биомассы.

По индексу сапробности все участки характеризовались β -мезосапробными условиями, лишь в реке при наибольшей сумме атмосферных осадков в 2016 и 2017 гг. вода имела α -мезосапробный статус, а Приплотинного плеса в 2016 и 2018 гг. – олигосапробный (табл. 9). Максимальные значения индекса характерны для реки и Чапаевского плеса, но при снижении уровня воды в 2018 и 2019 гг. они отмечены в Софинском плесе.

Таблица 9. Индекс сапробности исследованных участков летом

Годы	P	ЧП	СП	ТСП	ПП
2016–2019	2,28±0,26	2,07±0,12	2,06±0,18	1,77±0,22	1,60±0,21
2016	2,50±0,04	2,05±0,02	1,97±0,14	1,68±0,07	1,46±0,04
2017	2,55±0,08	1,98±0,16	1,91±0,09	1,68±0,32	1,60±0,15
2018	1,99±0,05	2,04±0,04	2,10±0,17	1,68±0,05	1,41±0,03
2019	2,10±0,08	2,20±0,10	2,26±0,04	2,05±0,09	1,91±0,08

4.3. Осенний сезон

В плесах водохранилища статистически значимое увеличение количества биогенных и органических веществ зарегистрировано в 2019 г., что связано с по-

вышением суммы осадков в июле, августе и сентябре до наибольших за период изучения величин. При этом минимальными оставались уровень воды, объемы притока и сброса. В результате в плесах верхнего участка водоема при низком уровне воды питательные вещества дополнительно поступали из донных отложений. Кроме этого, большую роль, особенно в плесах нижнего участка водохранилища, в увеличении концентрации биогенных и органических веществ в 2019 г. играло уменьшение объема сброса, что препятствовало их сносу.

Изменения фитопланктона также свидетельствуют о значительной роли атмосферных осадков в формировании количественно богатых сообществ. Так, в р. Урал, Чапаевском и Софинском плесах наибольшие численность и/или биомасса (рис. 9, 10) обнаружены в 2016 г. при максимальном объеме притока, а также в 2019 г. при максимальной сумме осадков в июле–сентябре. Наибольшая биомасса цианобактерий, криптофитовых и эвгленовых свидетельствуют о формировании наиболее трофных условий в 2019 г. В реке этому способствовало совместное воздействие атмосферных осадков и максимальной $T_{\text{воды}}$ в плесах верхнего участка водохранилища – атмосферных осадков и питательных веществ из донных отложений при минимальном уровне воды.

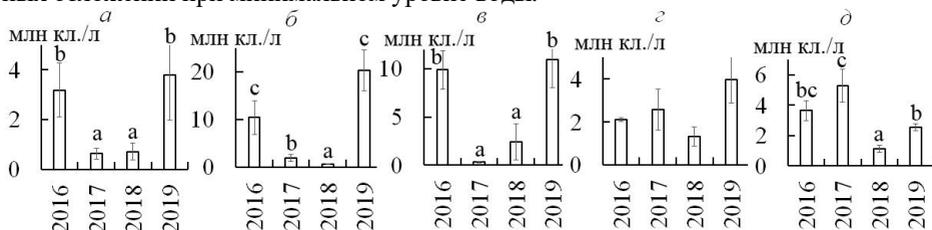


Рисунок 9 – Численность ($m \pm SD$) фитопланктона осенью 2016–2019 гг.

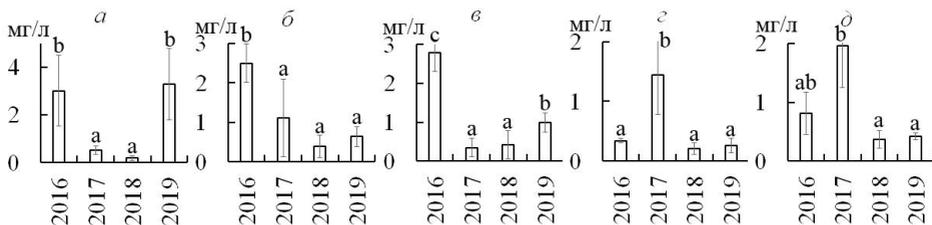


Рисунок 10 – Биомасса ($m \pm SD$) фитопланктона осенью 2016–2019 гг.

В плесах нижней части водоема максимальные количественные характеристики фитопланктона за счет диатомовых, цианобактерий и криптофитовых, доминировании вида-индикатора высокотрофных вод *Aulacoseira granulata* отмечены при наибольшей сумме атмосферных осадков, уровне воды и объеме сброса в 2017 г.

Регрессионные модели свидетельствуют о ведущей роли суммы атмосферных осадков и зависимых от нее гидрологических и гидрохимических параметров воды в формировании численности и биомассы фитопланктона плесов водохранилища, которые объясняют от 73,2 до 96,5% их вариаций (табл. 10).

По продольному профилю акватории максимальные значения гидрохимических показателей зарегистрированы в реке и плесах верхнего участка, вниз по течению они снижались, возрастали лишь температура и прозрачность воды (табл. 11).

Таблица 10. Регрессионные модели зависимости численности и биомассы фитопланктона от факторов среды на разнотипных участках акватории осенью

Участок	Уравнение регрессии	F	R ² , %	p
Р	$N = -1,0838 + 1,4626 \text{ ПО} - 41,9904 \text{ Fe}$ $B = -11,0448 + 1,0275 \text{ ПО} + 753,7841 \text{ N-NO}_2$	9,4 8,5	46,9 44,1	0,001 0,002
ЧП	$N = 30,5594 - 18,9250 \text{ Прозрачн.}$ $B = -1,84843 + 0,01737 \text{ Приток}$	106,3 64,3	87,5 89,4	0,000 0,000
СП	$N = -31,8624 + 1,0193 \text{ ХПК} + 95,1815 \text{ P-PO}_4$ $B = -67,1038 + 0,4781 \text{ ХПК} + 4,0619 \text{ T}_{\text{возд.}} - 0,0832 \text{ Приток}$	43,4 64,4	84,9 92,7	0,000 0,000
ТСП	$N = 11,64213 - 1,11840 \text{ БПК}_5 - 0,10728 \text{ Сброс} - 1,44163 \text{ ПО} + 0,19493 \text{ Цветн.}$ $B = 27,57036 - 0,01623 \text{ Осадки} - 0,66032 \text{ ХПК} + 1,01888 \text{ Прозрачн.} - 1,52860 \text{ БПК}_5 - 0,41480 \text{ T}_{\text{возд.}}$	11,8 78,0	75,5 96,5	0,000 0,000
ПП	$N = 21,1749 - 5,6449 \text{ Прозрачн.} - 13,7966 \text{ N-NH}_4 - 0,1474 \text{ Цветн.}$ $B = 6,56156 - 2,05631 \text{ Прозрачн.}$	21,8 42,0	80,7 73,2	0,000 0,000

Таблица 11. Средние ($m \pm SD$) за период изучения физико-химические параметры воды по продольному профилю исследованного участка осенью

Показатель	Река	ЧП	СП	ТСП	ПП	F	p
Прозр., м	0,6±0,3	1,2±0,4	1,6±0,7	1,7±0,4	2,8±0,4	41,1	0,000
T, °C	5,0±1,7	7,8±0,8	9,6±1,1	11,1±1,2	11,8±1,3	62,9	0,000
Цвет., град	15,2±6,4	18,5±6,3	16,7±5,9	13,1±6,1	11,0±4,2	2,9	0,028
ПО, мгО ₂ /л	6,4±3,2	5,0±0,5	5,6±0,9	4,7±0,7	4,3±0,6	3,2	0,019
ХПК, мгО ₂ /л	35,0±3,7	29,8±4,8	30,8±3,6	25,9±1,7	22,8±5,1	18,7	0,000
БПК ₅ , мгО ₂ /л	3,8±2,8	3,0±1,7	1,6±0,7	1,3±1,0	0,7±0,3	7,7	0,000
N-NO ₃ , мг/л	0,53±0,36	0,13±0,12	0,10±0,06	0,07±0,06	0,12±0,07	14,6	0,000
P-PO ₄ , мг/л	0,07±0,02	0,10±0,01	0,07±0,02	0,03±0,01	0,04±0,01	27,2	0,000
Si, мг/л	0,95±0,60	4,28±0,79	2,87±0,96	1,99±0,74	1,95±0,55	38,4	0,000

Высокая концентрация биогенных и органических веществ обеспечивала благоприятные условия для формирования максимального удельного видового богатства и численности фитопланктона в плесах верхнего участка водохранилища в 2016, 2018 и 2019 гг. (рис. 9). Несколько отличалось распределение биомассы фитопланктона: в 2016 г. в условиях наибольшего объема притока ее максимальные величины за счет Bacillariophyta обнаружены на участке от реки до Софинского плеса (рис. 10). В 2018 и 2019 гг. при снижении и минимальном уровне воды, сокращении и наименьших объемах притока и сброса максимальная биомасса отмечена в реке, между плесами водохранилища статистически значимые различия отсутствовали, хотя наибольшие величины обнаружены в верхних плесах. Однако наиболее необычное распределение фитопланктона зарегистрировано в 2017 г., когда максимальные число видов, численность (за счет Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta) и биомасса (за счет Bacillariophyta, Chlorophyta и Cryptophyta) обнаружены в плесах нижней части водохранилища. Формированию благоприятных условий способствовало оптимальное сочетание суммы атмосферных осадков, объема притока при максимальном объеме сброса, обеспечивающем транспорт в плес питательных веществ и фитопланктона с верхних участков водоема.

Специфичным соотношением таксономических групп в общей численности и биомассе (рис. 5в) характеризовался фитопланктон Чапаевского плеса, где отмечена минимальная доля диатомовых, максимальная – зеленых и криптофитовых. Вниз по течению возрастала доля Bacillariophyta, сокращалась – Chlorophyta и Cryptophyta. Фитопланктон Чапаевского плеса также отличался наименее сходным составом доминирующих по численности и биомассе (рис. 6в) видов.

По индексу сапробности все исследованные участки характеризовались β -мезосапробными условиями, лишь в 2019 г. при наибольшей $T_{\text{воды}}$ река имела α -мезосапробный статус (табл. 12). В пределах акватории максимальные значения индекса были характерны для Софинского и Таналык-Суундукского плесов, в условиях минимального объема притока – для реки.

Таблица 12. Индекс сапробности исследованных участков осенью

Годы	Р	ЧП	СП	ТСП	ПП
2016–2019	2,19±0,30	1,96±0,14	2,07±0,20	2,05±0,27	1,97±0,20
2016	2,24±0,06	2,00±0,19	2,28±0,14	2,27±0,00	2,04±0,15
2017	2,01±0,02	1,83±0,03	1,93±0,29	2,27±0,06	2,14±0,12
2018	1,89±0,20	2,05±0,16	2,07±0,07	2,03±0,01	1,98±0,20
2019	2,61±0,07	1,97±0,06	2,00±0,13	1,71±0,23	1,73±0,08

ГЛАВА 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ МЕЖГОДОВЫХ ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ИРИКЛИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Полученные результаты показали, что наиболее значительные изменения фитопланктона исследованной акватории в разные сезоны периода вегетации наблюдаются при варьировании суммы атмосферных осадков и объема притока. Так, весной при их максимальных значениях в 2016 и 2017 гг. отмечено статистически значимое увеличение количественных характеристик сообществ в реке и Софинском плесе, в Таналык-Суундукском плесе изменения зафиксированы на уровне тенденции, что связано с его большими площадью и глубиной. В эти плесы при увеличении объема притока с водами р. Урал и основных притоков – рек Бурля (Софинский плес), Таналык и Суундук (Таналык-Суундукский плес) – наиболее активно поступают питательные вещества, стимулирующие развития первичных продуцентов. Летом максимальные количественные характеристики сообществ в реке, Чапаевском и Софинском плесах также наблюдались при наибольшей сумме атмосферных осадков и объеме притока, обеспечивающих поступление питательных веществ.

В ряде случаев значимые изменения фитопланктона зависели не только от суммы осадков, объема притока, но и связанных с ними объема стока и уровня воды. Так, весной 2018 г. численность и биомасса фитопланктона в Чапаевском плесе возрастали при минимальном объеме сброса на фоне понижения уровня воды, что обеспечивало наибольшую концентрацию питательных веществ, поступающих с водами главной реки, и наименьший их транспорт вниз по течению. В Приплотинном плесе весной 2018 г. формирование количественно богатого сообщества также связано с наименьшим объемом стока, благодаря чему питательные вещества, поступившие в период половодья, задерживались, и вода отличалась максимальными ХПК, концентрациями $P-PO_4$ и Si . Летом и осенью 2017 г. наибольшие количественные характеристики фитопланктона в Прип-

тинном плесе формировались, напротив, в условиях максимальных объемов притока и стока, что обеспечивало активный транспорт питательных веществ и фитопланктона с верхних участков водохранилища.

Увеличение суммы атмосферных осадков, объемов притока и сброса усиливало влияние ряда других факторов. Так, стимуляция количественного развития фитопланктона наблюдалась при повышении до максимума $T_{\text{воды}}$ весной 2018 г. и осенью 2019 г. в реке, летом 2018 г. – в Чапаевском и Таналык-Суундукском плесах. Однако наиболее ярко воздействие высокой $T_{\text{воды}}$ проявлялось на фоне повышения суммы атмосферных осадков и объема притока в 2016 г. в Софинском плесе летом, а также в обоих плесах верхней части водохранилища осенью, благодаря чему фитопланктон отличался максимальной биомассой за счет цианобактерий и криптофитовых водорослей.

Определенную роль в трансформации фитопланктона играло снижение уровня воды. Так, при минимальном уровне весной 2019 г. в Чапаевском плесе до максимума возрастала численность и биомасса Cyanobacteria, численность Cryptophyta, в Софинском плесе – общая численность за счет Cyanobacteria и Cryptophyta. Эти плесы отличаются минимальной глубиной, что при снижении уровня воды могло способствовать вовлечению в круговорот биогенных и органических веществ из донных отложений. Однако осенью 2019 г. этот эффект усиливался поступлением питательных веществ с поверхностным стоком при увеличении суммы осадков в летне-осенний период. Благодаря этому фитопланктон плесов верхнего участка характеризовался максимальной численностью за счет мелкоклеточных Cyanobacteria и Chlorophyta, увеличением количества и доли видов-индикаторов высокотрофных, α -мезо- и полисапробных вод.

Таким образом, наиболее значимое влияние на увеличение количественной представленности фитопланктона Ириклинского водохранилища оказывает поступление питательных веществ с водосбора, определяемое суммой атмосферных осадков. Однако в отдельных плесах периоды максимального количественного развития фитопланктона имеют временные различия и выражаются разной глубиной трансформации, что определяется степенью влияния вод главной реки, их глубиной и площадью. Наибольшее количество статистически значимых изменений изученных показателей фитопланктона во все сезоны вегетационного периода отмечено в реке и верхнем (Чапаевском) плесе водохранилища, наименьшее – в плесах нижнего участка, что связано с удаленностью от главной реки, наибольшими глубинами, площадью (Таналык-Суундукский плес), каньонообразным профилем (Приплотинный плес). Увеличение суммы осадков и объема притока усиливает эффект влияния повышения температуры воды и снижения уровня.

Кроме увеличения численности и биомассы фитопланктона, соотношения таксономических групп и состава доминантов о повышении биогенной и органической нагрузки свидетельствует еще ряд показателей. Известно, что наименьшие видовое богатство и выравненность фитопланктона отмечаются как в очень чистых, так и в очень грязных водах (Баринова, 2000; Баринова и др., 2006). На большинстве исследованных участков при повышении численности и/или биомассы сообществ до максимума возрастали их удельное видовое богатство и выравненность (рис. 11, 12), лишь в ряде случаев – при увеличении биогенной и органической нагрузки, а также $T_{\text{воды}}$ в реке и Чапаевском плесе – сокращались.

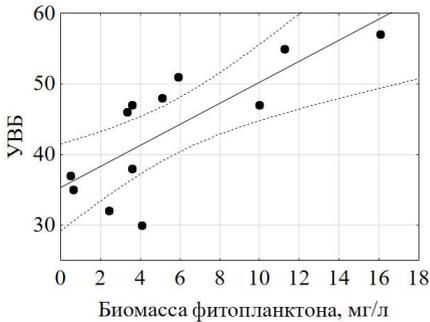


Рисунок 11 – Изменения удельного видового богатства (УВБ) при увеличении биомассы фитопланктона (на примере Чапаевского плеса весной; $R^2 = 0,59$, $F = 14,4$, $p = 0,028$)

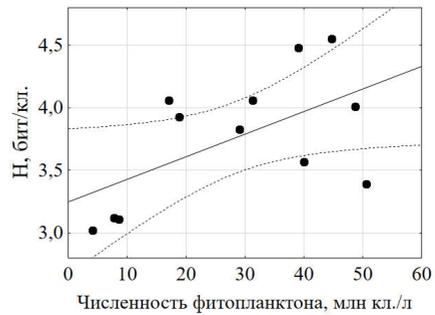


Рисунок 12 – Изменения индекса Шеннона (H') при увеличении численности фитопланктона (на примере Чапаевского плеса летом; $R^2 = 0,33$, $F = 5,03$, $p = 0,021$)

При органическом загрязнении и увеличении трофического статуса вод в составе фитопланктона возрастают количественные характеристики миксотрофных фитоплагеллят (Сафонова, 1987; Корнева, 1999, 2009; Горюнова, 2006; Sládečková, Sládeček, 1993; Rosowski, 2003). Внешние поступления веществ способствуют увеличению цветности, количества взвеси и бактерий (Копылов и др., 2000; Цветков и др., 2015), что благоприятствует развитию жгутиковых форм, способных к фаготрофии (Сахарова, 2017). В Ириклинском водохранилище также обнаружено увеличение численности и биомассы миксотрофных фитоплагеллят при повышении общей численности и биомассы фитопланктона (рис. 13).

При увеличении численности и биомассы фитопланктона в большинстве случаев повышался индекс сапробности (рис. 14). Межгодовые изменения его значений варьировали в пределах β -мезосапробных вод, но весной 2018 г. в Чапаевском плесе, а также в реке летом 2016, 2017 гг. и осенью 2019 г. величины индекса соответствовали α -мезосапробным водам. Следовательно, наиболее выраженное изменение класса качества воды наблюдалось на участках, отличающихся наибольшим поступлением и аккумуляцией питательных веществ.

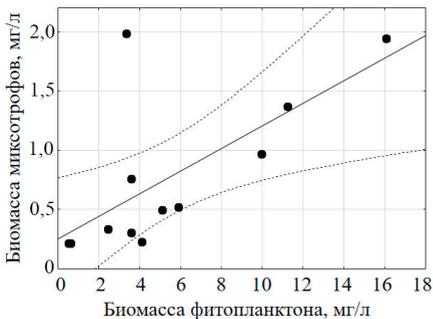


Рисунок 13 – Изменения биомассы миксотрофных фитоплагеллят при увеличении биомассы фитопланктона (на примере Чапаевского плеса весной; $R^2 = 0,78$, $F = 34,9$, $p = 0,031$)

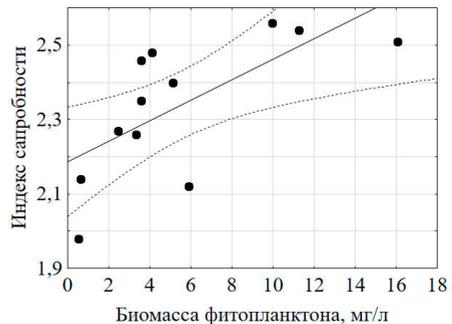


Рисунок 14 – Изменения индекса сапробности при увеличении биомассы фитопланктона (на примере Чапаевского плеса весной; $R^2 = 0,47$, $F = 8,8$, $p = 0,029$)

Варьирование трофических условий сопровождается также изменением средней индивидуальной массы организмов, но по этому вопросу высказываются самые противоречивые взгляды (Гутельмахер, 1986; Трифонова, 1990; Михеева, 1992; Михеева, Лукьянова, 2006; Корнева, 2015; Edwards et al., 2011; Cloern, 2018). В Ириклинском водохранилище изменения средней индивидуальной массы имели временные особенности: весной увеличение численности и биомассы фитопланктона происходило за счет крупных форм, летом и осенью – мелких (рис. 15, 16).

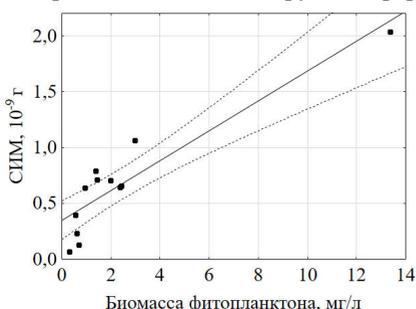


Рисунок 15 – Изменения средней индивидуальной массы (СИМ) при увеличении биомассы фитопланктона (на примере Софинского плеса весной; $R^2 = 0,82$, $F = 51,4$, $p = 0,033$)

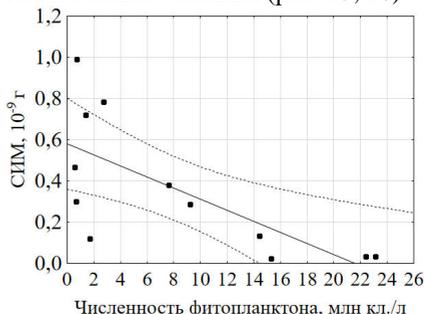


Рисунок 16 – Изменения средней индивидуальной массы (СИМ) при увеличении численности фитопланктона (на примере Софинского плеса осенью; $R^2 = 0,50$, $F = 10,1$, $p = 0,003$)

Обнаружены закономерности распределения фитопланктона по продольному профилю акватории. Высокими количественными показателями, которые в отдельные годы и/или сезоны превышали таковые в водохранилище, отличался фитопланктон незарегулированного участка р. Урал. Среди плесов водохранилища максимальными численностью и биомассой фитопланктона характеризуется Чапаевский плес, что обеспечивается аккумуляцией органических и биогенных веществ, поступающих с водами главной реки (рис. 17). Наиболее ярко это проявляется весной и летом благодаря более высокой, чем на других участках, температуре воды. Однако в отдельные годы весной и летом, и наиболее часто осенью зона формирования количественно богатого фитопланктона отмечается в Софинском плесе. Механизм этого явления заложен в переменном режиме уровня водохранилища и динамике границ зоны переменного подпора (Маккаев и др., 1958; Беркович, 2012). Выделено три подзоны, различающиеся по гидрологическому режиму и транспорту наносов (Lin et al., 2007): 1) эпизодического подпора, 2) регулярного периодического подпора, 3) глубокого длительного подпора (рис. 18). До Софинского плеса питательные вещества проникают при уменьшении уровня воды или увеличении объема притока, благодаря чему в воде возрастает их концентрация, обеспечивая повышение удельного видового богатства, численности и биомассы фитопланктона (табл. 13). Лишь в октябре 2017 г. наибольшей численностью и биомассой фитопланктона отличался Приплотинный плес. Это обеспечивалось наибольшим горизонтальным переносом питательных веществ при оптимальном сочетании высокой суммы атмосферных осадков, объема притока, максимального объема сброса, а также максимальной $T_{\text{воды}}$, которая характерна для нижних плесов водоема осенью.

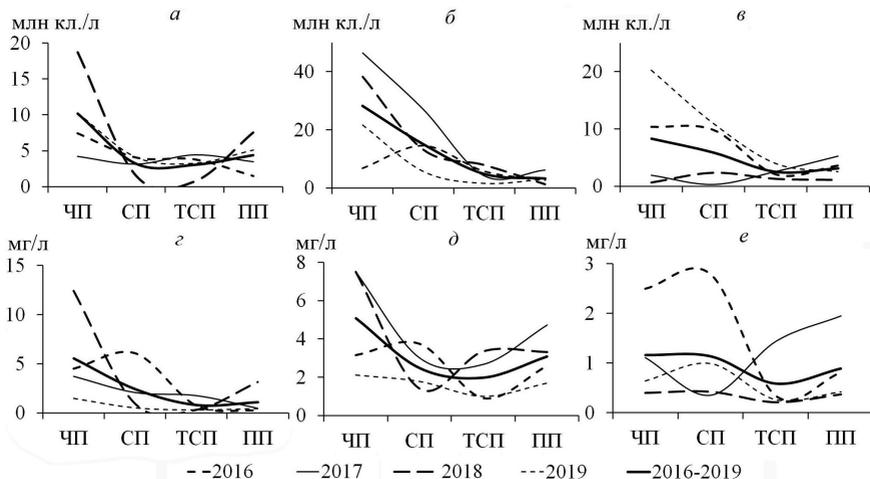


Рисунок 17 – Распределение численности (а-в) и биомассы (z-е) фитопланктона по продольному профилю Ириклинского водохранилища весной (а, z), летом (б, d) и осенью (в, e)

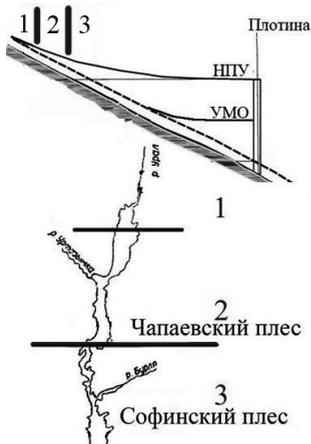


Рисунок 18 – Схема подзон зоны переменного подпора водохранилища. 1 – эпизодического, 2 – регулярного периодического, 3 – глубокого длительного подпора

Таблица 13. Статистически значимые коэффициенты корреляции между объемом притока и физико-химическими параметрами воды, удельным видовым богатством ($УВБ$), численностью (N), биомассой (B) фитопланктона Софинского плеса (на примере весны 2016–2019 гг.)

Показатель	Объем притока	$УВБ$	N	B
Прозрачность	-0,73	0,92	–	–
Цветность	0,77	–	–	–
ПО	0,82	–	–	–
ХПК	0,71	0,79	–	0,66
БПК ₅	0,60	0,79	0,68	0,87
N-NH ₄	0,95	0,89	–	0,72
N-NO ₂	0,89	–	–	–
N-NO ₃	0,73	–	–	–
P-PO ₄	0,45	–	–	–
Si	0,97	0,62	–	–
Объем притока	–	–	–	0,75

Наиболее богатый видовой состав, максимальные численность и биомасса фитопланктона, особенности его структуры, специфичный состав доминирующего комплекса видов в Чапаевском и Софинском плесах свидетельствуют о формировании здесь гидрологического, морфологического и биологического барьера между рекой и нижними плесами водохранилища. Максимальные показатели качественного и количественного состава, отличия структуры фитопланктона и комплекса доминирующих видов от таковых в реке и нижних плесах, свидетельствуют о проявлении краевого эффекта, что позволяет определить эту зону как экотон (Харченко, 1991; Сахарова, 2017; Holland, 1988; Hillbricht-Plkowska, 1989).

Известно, что экотоны характеризуются выраженными буферными свойствами (Залетаев, 1997а, б; Гидроэкология устьевых ..., 2015). В Ириклинском водохранилище в подавляющем большинстве случаев максимальные значения индекса сапробности, а также наиболее высокий трофический статус вод характерен для верхнего плеса, по продольному профилю водохранилища наблюдается повышение качества среды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многочисленные результаты анализа долговременных наблюдений показали значительное влияние изменения климата на интенсификацию эвтрофирования и трансформацию структуры первичных продуцентов пресноводных экосистем (Структура и функционирование экосистемы ..., 2018; Гаязова, Абдуллаев, 2019; Straile, Adrian, 2000; Adrian et al., 2009; Paerl, Paul, 2012 и мн. др.). Полученные нами данные свидетельствуют о том, что не меньшее внимание должно быть уделено изучению закономерностей вариаций условий среды и структурной организации сообществ живых организмов в пределах более короткого временного периода. Во-первых, изменения климата проявляются и в переменах времени наступления, частоты, интенсивности и продолжительности аномальных метеорологических явлений, которые трансформируют ключевые условия среды, определяющие состояние сообществ. И в значительной степени это актуально для семиаридных и аридных территорий, для которых характерны существенные межгодовые колебания погодных и связанных с ними гидрологических условий. Во-вторых, значительный ряд исследований проводится в ограниченном временном интервале, и недоучет погодных и гидрологических факторов в отдельные годы и/или сезоны может приводить к ошибочным заключениям о состоянии сообществ и экосистем, причинах и глубине изменений. В-третьих, при изучении крупных водохранилищ, которые характеризуются высокой степенью гетерогенности условий среды, ведущее значение имеет определение сети станций наблюдений, т.к. участки по их продольному профилю значительно различаются по ряду гидрологических, гидрохимических и гидробиологических параметров (Беркович, 2012; Даценко и др., 2017, 2020; Копылов и др., 2019). Недоучет этих факторов способен привести к появлению противоречивой и ошибочной информации. Следовательно, при выборе участков и интерпретации полученных данных необходимо учитывать расположение станций, сезон, погодные и гидрологические условия, что предоставит возможность делать более взвешенные выводы о состоянии водохранилищ в целом даже при ограничении времени или мест исследований.

Обобщение результатов изучения Ириклинского водохранилища в 2016–2019 гг. показали справедливость положений о гетерогенности акватории водоема и особенностях межгодовых изменений фитопланктонных сообществ его разнотипных участков в условиях влияния одних и тех же факторов. Полученные данные свидетельствуют о том, что значительные изменения структуры фитопланктона и трофического статуса водохранилищ зависят не только от интенсивности воздействия точечных источников внешней нагрузки, не меньшую роль играет межгодовая динамика погодных и гидрологических условий.

ВЫВОДЫ

1. В составе фитопланктона р. Урал и Ириклинского водохранилища выявлено 358 таксонов водорослей и цианобактерий рангом ниже рода, представленных 133 родами, 66 семействами, 35 порядками, 15 классами из 9 отделов. Наибольшим богатством видов отличаются Chlorophyta (34,9%) и Bacillariophyta (33%), наименьшим – Xanthophyta (1,1%), Cryptophyta, Dinophyta и Chrysophyta (по 3,4%). Максимальным видовым богатством характеризуются фитопланктонные сообщества р. Урал и верхнего из исследованных плесов водохранилища – Чапаевского, минимальным – нижнего – Приплотинного. Межгодовые изменения видового состава сообществ определяются колебаниями суммы атмосферных осадков, объемов притока и сброса, температуры воздуха.
2. Ведущие факторы формирования численности и биомассы фитопланктонных сообществ разнотипных участков акватории – сумма атмосферных осадков и объема притока, увеличение которых обеспечивает поступление с водосбора органических и биогенных веществ. Наиболее ярко влияние этих факторов проявляется в р. Урал и в плесах верхней части водохранилища (Чапаевский и Софинский), в которые интенсивно проникают воды главной реки. В плесах нижней части водохранилища (Таналык-Суундукский и Приплотинный) количественные характеристики фитопланктона определяются объемом сброса, в Таналык-Суундукском весной также влиянием наиболее крупных притоков.
3. В условиях комбинированного воздействия ряда факторов – повышения температуры воды и снижении ее уровня при увеличении суммы атмосферных осадков и объема притока – наблюдается усиление эффекта эвтрофирования: возрастает численность и биомасса фитопланктона за счет цианобактерий, уменьшается выравненность, в составе доминантов появляются виды-индикаторы высокотрофных, α -мезо- и полисапробных вод. Наиболее ярко этот эффект проявляется в р. Урал и в плесах верхней части водохранилища.
4. По продольному профилю водохранилища максимальными количественными показателями характеризуется фитопланктон плесов верхнего участка (Чапаевского и Софинского), где в большей степени поступают биогенные и органические вещества, приносимые главной рекой и притоками. Богатый видовой состав, высокая численность и биомасса фитопланктонных сообществ этих плесов, особенности его таксономической структуры и состава доминирующих видов свидетельствуют о проявлении краевого эффекта.
5. Вода исследованных участков соответствует классу умеренно загрязненных (β -мезосапробных), лишь в р. Урал при увеличении суммы осадков и верхнем (Чапаевском) плесе при увеличении температуры воды – загрязненных (α -мезосапробных). Биомасса фитопланктона реки и верхнего (Чапаевского) плеса характеризует эти участки как наиболее трофные. Вниз по продольному профилю водохранилища качество воды повышается, трофический статус снижается.

Статьи по теме диссертации, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК при Министерстве образования и науки РФ:

Шашуловский, В.А. Развитие экосистемы и биоресурсного потенциала Волгоградского водохранилища в начале XXI века / *В.А. Шашуловский, С.С. Мосияш, В.П. Ермолин, И.Н. Далечина, Е.А. Джаяни, С.А. Мосияш, Е.Э. Сониная, Е.И. Филинова, Е.А. Шашуловская* // Рыбное хозяйство. 2014. Спецвыпуск. С. 49–55.

Джасаяни, Е.А. Фитопланктон проточного и зарегулированного участков р. Урал в разные сезоны / *Е.А. Джасаяни* // Поволжский экологический журнал. 2020. № 1. С. 31–43. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-31-43>

Джасаяни, Е.А. Межгодовые изменения фитопланктона Ириклинского водохранилища / *Е.А. Джасаяни* // Биология внутренних вод. 2020. № 5. С. 450–457. DOI: 10.31857/S0320965220050022

Материалы и тезисы конференций:

Джасаяни, Е.А. Современное состояние фитопланктона Ириклинского водохранилища / *Е.А. Джасаяни* // Тез. докл. Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Светлогорск, Калининградская обл., 9–14 сентября, 2012 г.). Калининград: Изд. АтлантНИРО, 2012. С. 46–47.

Джасаяни, Е.А. Влияние антропогенных факторов на фитопланктон реки Урал в пределах Оренбургской области / *Е.А. Джасаяни* // Мат. II-й Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Светлогорск, Калининградская обл., 14–18 сентября 2015 г.). Калининград: Изд-во ФГБОУ ВПО “КГТУ”, 2015. С. 110–112.

Джасаяни, Е.А. Характеристика фитопланктона р. Урал (в пределах Оренбургской области) в условиях антропогенного воздействия / *Е.А. Джасаяни* // Мат. Всеросс. конф., посвященной 85-летию Татарского отделения ФГБНУ “ГосНИОРХ” “Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования” (г. Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: ФГБНУ “ГосНИОРХ”, 2016. С. 319–326.

Джасаяни, Е.А. Фитопланктон зарегулированного и проточных участков реки Урал / *Е.А. Джасаяни* // Мат. III-й Междунар. конф. “Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III” (г. Санкт-Петербург, 23–27 октября 2017 г.). С-Пб.: Свое издательство, 2017. С. 95–99.

Джасаяни, Е.А. Сезонное распределение фитопланктона проточных и зарегулированного участков реки Урал / *Е.А. Джасаяни* // Мат. докладов III-й Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии” (г. Зеленоградск, Калининградская обл., 24–28 сентября 2018 г.). Калининград: АтлантНИРО, 2018. С. 72–74.

Джасаяни, Е.А. Межгодовые особенности фитопланктона двух разнотипных русловых плесов Ириклинского водохранилища / *Е.А. Джасаяни* // XII Съезд Гидробиологического общества при РАН: тезисы докладов, г. Петрозаводск, 16–20 сентября 2019 г. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2019. С. 139–141.

Джасаяни, Е.А. Распределение фитопланктона по продольному профилю Ириклинского водохранилища / *Е.А. Джасаяни* // Тез. докладов I-й Всерос. науч. конф. “Чтения памяти В.И. Жадина”, (г. Санкт-Петербург, 18–22 апреля 2022 г.). Ярославль: Филигрань, 2022. С. 31–32.