

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ЦЕНТРИЧЕСКИХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (BACILLARIOPHYTA) ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ КАМЧАТКИ

М.С. Куликовский¹, Н.А. Шкурина²

¹ Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, Борок
E-mail: max-kulikovsky@yandex.ru

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Россия, 119899, Москва, Воробьевы горы

Поступила в редакцию 27.01.09 г.

Видовой состав и особенности флоры центрических диатомовых водорослей (Bacillariophyta) водоемов и водотоков Камчатки. – Куликовский М.С., Шкурина Н.А. – На основе изучения проб из оз. Дальнее и небольших водотоков Камчатки (руч. Перевальный, Ралли, Саматкин ключ, Сорный, Холодный, Тройной) выявлен видовой состав центрических диатомовых в этих биотопах. В формировании флоры центрических диатомовых в водоемах и водотоках большое значение имеют редкие виды, характерные для олиготрофных водоемов и распространенные в северных регионах России. Показаны различия между этими экосистемами, а также между оз. Дальнее и другими озерами региона. Наиболее распространены в ручьях *Stephanodiscus minutulus* и *S. invisitatus*. В работе анализируется изменение флоры центрических диатомовых в фитопланктоне оз. Дальнее за полувековой период (с 1946 по 2003 гг.), дается анализ частоты встречаемости видов и их сезонной динамики. *S. minutulus* доминирует в оз. Дальнее и определяет межгодовую и сезонную динамику; вместе с *Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus alpinus* образует группу видов, широко распространенную в других водоемах региона.

Ключевые слова: Камчатка, озеро Дальнее, водотоки, центрические диатомовые, флора.

Specific composition and peculiarities of the Centric Diatom flora in waterbodies and watercourses of Kamchatka. – Kulikovskiy M.S. and Shkurina N.A. – On the basis of exploring samples from Lake Dal'neye (Kamchatka) and small watercourses (Pereval'nyi, Rally, Samatkin Kluch, Sornyi, Cholodnyi, Troinoy), the specific composition of these biotopes has been discovered. The diatom flora in the ecosystems studied is formed by rare oligosaprobic northern species. Differences between small watercourses and those between Lake Dal'neye and other lakes are shown. *Stephanodiscus minutulus* and *S. invisitatus* are most abundant species in Kamchatka springs. Changes in the diatom flora of Lake Dal'neye in 1946 – 2003 are analyzed. We have considered the specific character frequency and seasonal abundance in this lake as well. *S. minutulus* is the most abundant species in Lake Dal'neye. This taxon, along with *Aulacoseira subarctica* and *Stephanodiscus alpinus*, forms a group of species to be prevalent in other Kamchatka lakes.

Key words: Kamchatka, Lake Dal'neye, watercourses, centric diatoms, flora.

ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли широко распространены на территории Земли и обитают как в водных, так и в наземных, воздушных биотопах (Round et al., 1990). Они играют важную роль в глобальном цикле многих элементов и образуют около четверти всей первичной продукции в мире (Nelson et al., 1995). Эти причины, а так-

же особенности морфологии – наличие кремнеземного панциря, сохраняющегося в течение длительного времени – способствовали широкому использованию этих организмов в экологических исследованиях и палеоолимологических реконструкциях (Bennion et al., 1996; Stoermer, Smol, 1999; Schönfelder et al., 2002, Ramstack et al., 2003; Werner, Smol, 2005; Drebler et al., 2006). Диатомовые играют важную роль в структуре функционирования экосистем, производя большую часть биомассы фитопланктона и поддерживая потоки питательных веществ из глубоких слоев водных масс посредством возвращения этих веществ через «микробиальную петлю» (Falkowski et al., 1998). Эти особенности показывают значимость исследования состава и структуры сообществ диатомовых водорослей для целей рыбного хозяйства и проведения мониторинга в разнотипных водоемах и водотоках.

Проведение подобных изысканий особенно актуально на территории п-ва Камчатка, многие озера которого имеют важное нерестово-нагульное значение и являются местами нерестилищ нерки (Крохин, 1960). Особый интерес представляет озеро Дальнее, так как это единственный лососевый водоем в России, где проводятся регулярные гидробиологические исследования уже более 70 лет (Вецлер и др., 2007). В то же время своеобразные геологические процессы способствовали образованию на Камчатке месторождений ценных полезных ископаемых (Милановский, 1996), в том числе Шанучского кобальт-медно-никелевого месторождения, разработка которого ведется в последнее время. Однако до настоящего времени при мониторинге состояния среды в этих районах не проводилось изучение диатомей (Леман и др., 2004; Леман, 2006).

В связи с этим особый интерес представляет изучение состава и особенностей сообществ центральных диатомовых водорослей в пробах из озера Дальнее и водотоков в среднем течении р. Ича, на территории Шанучского месторождения в качестве основы для дальнейших гидробиологических и экологических исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили сетные и батометрические пробы планктона из оз. Дальнее, отобранные в 1946, 1957, 1964 – 1970, 1972, 1977, 1979, 1981, 2000, 2002, 2003 гг. сотрудниками КамчатНИРО и хранящиеся в лаборатории мониторинга озерных экосистем. Пробы отбирали в центральной части озера малой планктонной сетью Джеди из слоя воды 0 – 50 м и батометром Нансена с горизонтов 0, 5, 10, 20, 30, 40, 50 м. На территории Шанучского месторождения пробы отбирали в 2004 г. из ручьев: Перевальный, Ралли, Саматкин ключ, Сорный, Холодный, Тройной. Фиксация организмов проводилась 4%-ным формалином.

Для удаления органической части пробы обрабатывали перекисью водорода при нагревании. Изучение диатомовых проводили с использованием световой (Микмед-1; Olympus BX 41) и сканирующей электронной (Cam Scan S-2; JSM-6380) микроскопии.

Обработку полученных результатов проводили с помощью стандартных пакетов статистических программ (Statistica 6.0, Microsoft Excel). Кластерный анализ осуществляли с применением индекса Чекановского – Сьеренсена, включение пе-

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

ременных по методу невзвешенного попарного среднего. В работе использована классификация, разработанная З.И. Глезер с соавторами (1988).

Характеристика изученных водоемов и водотоков. Озеро Дальнее расположено у юго-восточных берегов Камчатского полуострова в бассейне р. Паратунки, впадающей в Авачинскую губу. В 5 км к северу от него находится оз. Ближнее. Долины обоих озёр тектонического происхождения. Их образование связано с возникновением Авачинской губы (Дмитриев, Ежов, 1977).

Оз. Дальнее имеет продолговатую форму, вытянутую в широтном направлении. Северное и южное побережья высокие, гористые, местами скалистые; восточное и западное – низменные. Берега озера заросли тальником, березняком и ольховником.

Водоем характеризуется следующими морфометрическими показателями: длина – 2.51 км, средняя ширина – 0.54 км, длина береговой линии – 6.1 км, площадь озера – 1.36 км², максимальная глубина – 60.0 м, средняя глубина – 31.5 м, объем – 42.8 млн. м³, площадь бассейна – 11.3 км² (Крогиус и др., 1987).

Средний многолетний уровень озера расположен на 29.7 м выше уровня моря. Для формы котловины озера характерен большой средний угол наклона – 10° 39'. Дно озера Дальнее, начиная с глубины 30 м, а на западном склоне – с глубины 15 м, покрыто слоем ила, который состоит главным образом из панцирей диатомовых водорослей (Крогиус и др., 1987).

Вода озера Дальнее мало минерализована (суммарная концентрация ионов – 67 мг/л) и относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу (HCO_3^- – 34.6 мг/л; Mg^{2+} – 1.5 мг/л; $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ – 5.5 мг/л). Для ионного состава воды выполняется соотношение $\text{HCO}_3^- > \text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+}$, что характерно для вод, образующихся при растворении продуктов выветривания изверженных основных пород (Алекин, 1948). Подробная гидрохимическая характеристика озера приведена в работах Е.М. Крохина (1960), Е.Г. Погодаева (2002), Н.М. Вещлер с соавторами (2007).

Изученные водотоки: Перевальный, Ралли, Саматкин ключ, Сорный, Холодный и Тройной, которые протекают в междуречье р. Ича и ее правого притока р. Шануч. На этой территории ведется освоение Шанучского месторождения меди, кобальта и никеля (Леман и др., 2004). Ручьи характеризуются небольшими длиной (< 5 км), глубиной (< 0.5 м) и шириной (< 0.5 м). Подробное их гидрохимическое и гидробиологическое описание приводятся в работах В.Н. Лемана с соавторами (2004) и В.Н. Лемана (2006).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Систематический анализ флоры. В изученном озере и ручьях Камчатки выявлено 12 видов центрических диатомовых: *Aulacoseira alpigena* (Grun.) Krammer, *A. ambigua* (Grun.) Sim., *A. italica* (Ehr.) Sim., *A. pfaffiana* (Reinsch) Krammer, *A. septentrionalis* (Camburn et Charles) Genkal et Kulikovskiy, *A. subarctica* (O. Müll.) Halloworth, *Aulacoseira* sp., *Cyclotella bodanica* Grun., *C. tripartita* Håkansson, *C. operculata* (Ag.) Kütz. var. *unipunctata* Hust., *Stephanodiscus alpinus* Hust., *S. invisitatus* Hohn et Hellerm., *S. minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll.

Выявленные виды относятся к двум порядкам, двум семействам и трем родам. Порядок *Thalassiosirales* представлен семейством *Stephanodiscaceae* Makar. с ро-

дами *Stephanodiscus* Ehr. и *Cyclotella* Kütz.; порядок *Melosirales* включает семейство *Aulacosiraceae* Moiss. с родом *Aulacoseira* Thw. Наибольшее количество видов обнаружено в роде *Aulacoseira* (7; 54%), меньше – в родах *Stephanodiscus* (3; 23%) и *Cyclotella* (3; 23%).

Эколого-географические особенности выявленных видов. В роде *Aulacoseira* такие виды, как *A. alpigena*, *A. italica*, *A. pfaffiana* вегетируют в олиготрофных, олигосапробных, кислотных, северо-альпийских водоемах. На территории России встречаются в северных регионах Восточно-Европейской равнины (в более южных известны только из сфагновых болот) и азиатской части страны (Забелина и др., 1951; Лосева и др., 2004; Медведева, Барина, 2004; Харитонов, 2005; Генкал, Куликовский, 2006; Brugam, 1983; Denys, 1991; Krammer, Lange-Bertalot, 1991 и др.). *A. septentrionalis* относится к редким видам и был описан из оз. Кузино (штата Мичиган, США), известен из небольших озер Северо-Востока США (Camburn, Charles, 2000). В Евразии вид известен из р. Кемь Северо-Запада России и сфагнового болота Нур Монголии (Генкал, Трифонова, 2005). Для флоры Камчатки это новый вид. К широко распространенным таксонам на территории России, развивающимся как в олиготрофных, так и в мезотрофных, эвтрофных водоемах (Давыдова, Моисеева, 1992; Генкал, 1999), относятся *A. ambigua* и *A. subarctica*. Второй вид очень широко распространен в водоемах Камчатки, занимая доминирующее положение по численности и биомассе во многих экосистемах полуострова (Лепская и др., 2002; Лепская, Лупкина, 2007).

В роде *Stephanodiscus* *S. invisitatus* широко распространен на территории России и рассматривается как индикатор первых этапов эвтрофирования (Козыренко и др., 1992). Данный вид также отмечался в водоемах Камчатки (Лепская, Лупкина, 2007). *S. alpinus* – пресноводный холодноводный вид, в водоемах России встречается нечасто (Козыренко и др., 1992). Встречается во многих озерах Камчатки (Лепская, Рассел, 1999; Лепская и др., 2002; Лепская, Лупкина, 2007). *S. minutulus* широко распространен в России в водоемах различного типа, достигает массового развития в высокоэвтрофных и гипертрофных реках и водохранилищах (Генкал, 2007). Вид широко распространен в водоемах Камчатки (Лепская и др., 2002; Лепская, Лупкина, 2007).

В роде *Cyclotella*, *C. bodanica* относится к пресноводным видам с широким распространением в России, но встречается в небольшом количестве (Козыренко и др., 1992). Известен из водоемов Камчатки (Лепская и др., 2002; Лепская, Лупкина, 2007). *C. tripartita* – пресноводный планктонный вид, распространен в ультраолиготрофных и олиготрофных водоемах (Генкал и др., 2004; Genkal et al., 2004). В России – в северных районах Европейской России (в более южных известен только из сфагновых болот), в водоемах Урала, Забайкалья и Прибайкалья (Генкал и др., 2004; Лосева и др., 2004; Генкал, Куликовский, 2006; Yarusina, Genkal, 2006 и др.). Вид широко распространен в озерах Камчатки, во многих из которых является субдоминантом (Генкал и др., 2004; Genkal et al., 2004). *C. operculata* var. *unipunctata* – пресноводный таксон с широким распространением, но встречается в небольшом количестве (Козыренко и др., 1992).

Как видно из приведенной выше характеристики, многие виды диатомовых, выявленные нами в водоемах Камчатки, относятся к таксонам с ограниченным

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

распространением и встречаются в олиготрофных экосистемах северных регионов России, как в европейской, так и в азиатской ее частях. Несомненно, что распространение этих видов на Камчатке связано с особенностями гидрохимии экосистем, определяемыми климатическими и геологическими факторами (Куренков, 1957; Милановский, 1996). Распространение многих видов рода *Aulacoseira* связано с северными олиготрофными водоемами из-за лимитирования их развития высокой минерализацией воды (Трифенова, 1990). Только *A. ambigua* отличается большой экологической валентностью (Трифенова, 1990; Lund, 1962; Talling, 1966; Shear et al., 1976). В мезотрофных и эвтрофных водоемах представители рода *Aulacoseira* характеризуются низким видовым богатством, уступая доминирующее положение представителям родов *Stephanodiscus* и *Cyclotella* (Трифенова, 1990; Трифенова и др., 2003; Куликовский, 2006; Куликовский, Девяткин, 2008). Высокое видовое богатство рода *Aulacoseira* зафиксировано в горных озерах Урала, Забайкалья (Генкал, Бондаренко, 2004; Yaruslina, Genkal, 2006) и является отличительной чертой флор диатомовых сфагновых болот (Куликовский, 2007).

Особенности состава диатомовых водорослей в изученных экосистемах. Экосистемы различаются количеством выявленных в них видов. Наибольшее число таксонов зафиксировано в руч. Саматкин ключ – 7, оз. Дальнее – 5, руч. Сорный – 3, руч. Перевальный и руч. Тройной – по 2, руч. Ралли и руч. Холодный – по 1 (табл. 1). Разнообразие центрических диатомовых в изученных экосистемах, по-видимому, связано с наличием в них доступных ресурсов, которое зависит от сложности структуры сообществ и биотопов (Алимов, 2000). В лотических экосистемах разнообразие связано с наличием отличающихся друг от друга биотопов в пределах одного водотока, во многом из-за влияния гидродинамических факторов (Раилкин, 2001; Round, 2001).

Таблица 1

Распространение центрических диатомовых водорослей
в изученном водоеме и водотоках Камчатки

Вид	Оз. Дальнее	Ручьи					
		Перевальный	Ралли	Саматкин ключ	Сорный	Холодный	Тройной
<i>Aulacoseira alpigena</i>	–	–	–	+	–	–	–
<i>A. ambigua</i>	–	–	–	+	–	–	–
<i>A. italica</i>	–	–	–	+	–	–	–
<i>A. pfaffiana</i>	–	–	–	+	–	–	–
<i>A. septentrionalis</i>	–	–	–	+	–	–	–
<i>A. subarctica</i>	+	–	–	+	–	–	–
<i>Aulacoseira</i> sp.	–	–	–	+	–	–	–
<i>Cyclotella bodanica</i>	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. operculata</i> var. <i>unipunctata</i>	–	–	–	–	–	–	+
<i>C. tripartita</i>	–	–	–	–	+	–	–
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	+	–	–	–	–	–	–
<i>S. invisitatus</i>	+	+	–	–	+	–	–
<i>S. minutulus</i>	+	+	+	–	+	+	+

Наиболее распространен в изученных водоемах *Stephanodiscus minutulus* – в 6 экосистемах, в два раза меньше отмечен *S. invisitatus* – в 3, *Cyclotella bodanica* и *Aulacoseira subarctica* – в 2, оставшиеся таксоны отмечены только в одном водоеме или водотоке (см. табл. 1).

Различия в составе и количестве видов влияет на сходство флор центрических диатомей в изученных экосистемах (рис. 1). Наиболее своеобразна флора р. Саматкин ключ. В нем широко представлены представители рода *Aulacoseira*. По

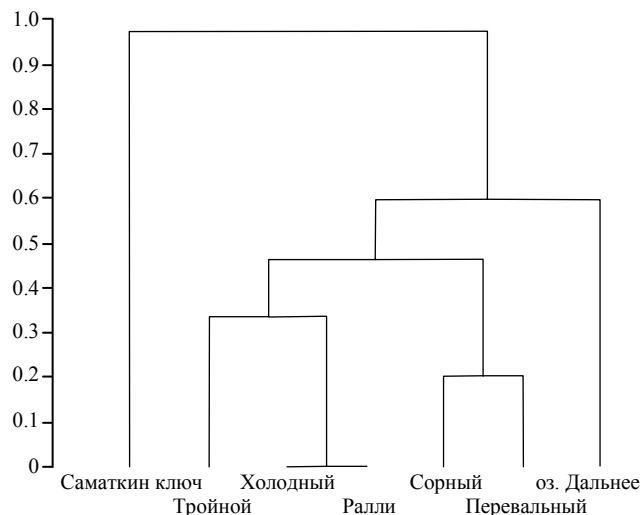


Рис. 1. Дендрограмма различий флор центрических диатомовых в изученных водотоках и оз. Дальнее. По оси абсцисс – названия экосистем, по оси ординат – различие

invisitatus, *S. minutulus*); в ручьях Ралли и Холодный выявлен только один общий вид – *S. minutulus*. Эти два водотока объединены в один субкластер с ручьём Тройной (см. рис. 1).

Особенности сообщества диатомовых в озере Дальнее. В оз. Дальнее обнаружено 5 таксонов центрических диатомовых (см. табл. 1). При этом нами не обнаружены отмеченные ранее для этого озера *Melosira italica* (Ehrenberg) Kützing subsp. *italica* (= *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim.) и *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (Крогиус и др., 1987), а приводимый Н.А. Шкуриной с соавторами (2004) *Stephanodiscus cf. parvus* Grunow¹ – синоним *S. minutulus*.

Важной характеристикой пространственного и временного распределения видов является их встречаемость, позволяющая судить о степени участия различных групп водорослей в формировании биологического разнообразия альгоценозов (Девяткин, Митропольская, 2002). Выявленные нами в озере виды диатомей различаются по частоте встречаемости в пробах. Под частотой встречаемости мы понимаем количество проб, в которых был встречен вид к общему количеству изу-

всей вероятности, это связано с тем, что водоток берет свое начало на участке заболоченной тундры и характеризуется пониженной концентрацией тяжелых металлов (Леман и др., 2004). Флора оз. Дальнее объединяется в большую группу с флорой ручьев по причине присутствия в нем представителей рода *Stephanodiscus*. Однако уровень различий флоры в озере и ручьях высок (~60%). Ручьи Сорный и Перевальный образуют отдельный субкластер с двумя общими видами (*Stephanodiscus*

¹ Валидное название этого таксона *Stephanodiscus parvus* Stoermer et Håkansson.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

ченных проб. Наиболее представлен в различных по времени взятия пробах *Stephanodiscus minutulus* (88.2%), за ним следует *Cyclotella bodanica* (62.7%), тогда как *Aulacoseira subarctica* и *Stephanodiscus alpinus* отмечены реже, в 45.1 и 31.4% проб соответственно. Несмотря на то что частота встречаемости редко используется в отечественных альгологических изысканиях, на основе полученных результатов можно судить о своеобразии и отличии сообществ диатомей в планктоне оз. Дальнее от водоемов других регионов (Девяткин, 2003).

Выявленные виды не всегда входили в состав проб, отобранных за период с 1946 по 2003 гг. (табл. 2). Во все изученные годы в пробах отмечено обильное развитие *S. minutulus*. Вид *Cyclotella bodanica* развивался так же многочисленно, но отсутствовал в пробах за 1966, 1977 и 2000 гг. Со второй половины прошлого столетия в озере начинает вегетировать *Aulacoseira subarctica*, а с конца 1970-х гг. мы отмечаем в пробах с оценкой «часто» *Stephanodiscus alpinus*. В первые годы нынешнего столетия нами зафиксированы единичные створки *S. invisitatus* (см. табл. 2). К сожалению, мы не имеем достаточных сведений для анализа происходящих изменений в составе сообщества центрических диатомей оз. Дальнее. Однако увеличение роли *Aulacoseira subarctica* в оз. Курильское связывается с происходящим понижением температуры воды в озере и сглаживанием дискретности поступления биогенов в результате замедлившегося рециклинга (Лепская, Маслов, 1998). Возможно, этим объясняется вегетирование и возрастание развития с 1960 г. этого вида в последние десятилетия в оз. Дальнее. Находки *S. invisitatus* обычно ассоциируются с возрастанием доступной органики в водоеме (Козыренко и др., 1992).

Таблица 2

Распространение видов центрических диатомовых водорослей
в пробах из озера Дальнее в отдельные изученные годы

Вид	Годы															
	1946	1957	1964	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1972	1977	1979	1981	2000	2002	2003
<i>Aulacoseira subarctica</i>	—	—	—	+	—	++	++	—	+++	+++	—	—	++	++	+++	+++
<i>Cyclotella bodanica</i>	+++	+++	+++	+++	—	+++	+++	++	+++	+++	—	+++	++	—	++	++
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	++	++	++	++
<i>S. invisitatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	+
<i>S. minutulus</i>	++	+	+++	++	+++	+++	+++	+++	++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++

Примечание. При характеристике обилия видов в пробе использованы относительные оценки: «+» – редко, «++» – часто, «+++» – очень часто.

В имеющемся у нас материале анализ сезонной динамики затруднителен по той причине, что пробы неоднократно концентрировались при хранении. Однако при использовании относительных оценок обилия можно заключить, что массовое развитие диатомей происходит в летне-осенние месяцы. Массовое развитие *S. minutulus* характерно в июне, что ранее было показано Е.Б. Павельевой (1974), сопутствующим ему видом в это время выступает *C. bodanica*. Развитие *S. minutulus* продолжается в течение всего года, тогда как *S. alpinus* и *A. subarctica*, несмотря на то, что встречаются вместе с этим видом, наибольшего развития достигают в конце летних и осенние месяцы. Из этого можно сделать вывод, что сообщество

фитопланктона наиболее разнообразно во второй части года. Подобные закономерности установлены и для других нерестово-нагульных озер Камчатки (Лепская, 2000, 2002, 2007).

Мелкоклеточный *S. minutulus* в оз. Дальнее проявляет характеристики *r*-стратегии, а по классификации жизненных стратегий Раменского – Грайма является виолентом. Проявление виолентных свойств Л.В. Ильяш связывает с оказанием высокого конкурентного эффекта посредством максимизации скорости роста популяции для быстрой эксплуатации ресурса (Ильяш, 1998; Ильяш и др., 2003). *S. minutulus* входит в число доминантов на протяжении межгодовой и внутрисезонной динамики, его наибольшая биомасса отмечалась в июне, а потом быстро снижалась после истощения биогенов (Павельева, 1974). Мелкоклеточные водоросли способны быстрее захватывать и удерживать освободившиеся ниши за счет более высокой продуктивности и скорости роста (Михеева, 1970, 1977; Гутельмахер, 1986; Миничева, 1997; Banse, 1982; Kagami, Urabe, 2001). Крупноклеточная *C. bodanica*, *K*-стратег, по всей вероятности, проявляет пациентные свойства, развиваясь вместе с *S. minutulus* и другими видами, имеет устойчивость к дефициту лимитирующих ресурсов (Ильяш, 1998; Ильяш и др., 2003). Выявить первичные стратегии для *S. alpinus* и *A. subarctica* затруднительно – по-видимому, для них характерны особенности пациентов и эксплерентов. Тем не менее, определение жизненных стратегий микроводорослей представляется для нас перспективным для озер с нерестово-нагульным значением и, несомненно, требует анализа водорослей из других отделов.

На основе сравнения с данными литературы видовой состав центрических диатомовых водорослей, выявленный в оз. Дальнее, отличается от такового в других озерах Камчатки (табл. 3). При этом нами не учтен приводимый для оз. Паланское вид *Cyclotella ocellata* Pant. (Лепская и др., 2002). По-видимому, створки этого таксона относятся к известному в озере виду *Cyclotella tripartita*, проявляющему высокую морфологическую изменчивость в водоемах региона (Genkal et al., 2004). Для оз. Ульяновское и Карымское (Лепская, Лупкина, 2007) не учтен *Aulacoseira distans* (Ehr.) Sim., так как после изучения типового материала (Crawford, Likhoshway, 1999) этот таксон относят к ископаемым. Многолетние исследования разнотипных водоемов не выявили этот вид в современных экосистемах России (Генкал, 1999) и вулканогенно-осадочных отложениях озер Камчатки (Генкал, Лупкина, 1998).

На основе кластерного анализа показано, что флора центрических диатомовых водорослей оз. Дальнее проявляет высокое сходство с флорой оз. Ключевское. Отмечено четыре общих для этих экосистем вида (см. табл. 3, рис. 2). К вышеуказанным озерам примыкает оз. Этамынк (см. рис. 2), при этом основной пул видов в них образуют *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus*. Близкий состав видов также выявлен в озерах Азабачье и Паланское, образующих близкий субкластер (см. рис. 2). Однако в этих озерах развиваются *Cyclotella tripartita* и *Urosolenia eriensis* (см. табл. 3), не выявленные в оз. Дальнее, Ключевское и Этамынк. Развитие *Aulacoseira italica* и *C. tripartita* в оз. Державина обуславливает выделение его в отдельный субкластер. Он близок к группе, формирующейся

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

из озера Курильское и Ульяновское и примыкающим к ним оз. Карымскому (см. рис. 2). В оз. Курильское выявлено наибольшее видовое богатство центрических диатомовых водорослей с дифференциальными таксонами – *Cyclotella operculata* и *C. pseudostelligera* (см. табл. 3). Оз. Камбальное с двумя видами образует отдельный субкластер (см. рис. 2).

Таблица 3

Видовой состав центрических диатомовых в озерах Камчатки
(на основе собственных данных и литературы)

Вид	Озера										
	Дальнее*	Паланское**	Азабачье***	Курильское**	Этамынк***	Камбальное**	Ульяновское***	Ключевское***	Штюбеля***	Державина***	Карымское***
<i>Aulacoseira italica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>A. subarctica</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	–	+	+
<i>Cyclotella bodanica</i>	+	–	–	+	–	–	–	+	–	–	+
<i>C. operculata</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. pseudostelligera</i>	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>C. tripartita</i>	–	+	–	+	–	–	+	–	–	+	+
<i>Melosira varians</i>	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–
<i>Stephanodiscus alpinus</i>	+	+	+	+	+	–	+	+	–	–	–
<i>S. invisitatus</i>	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>S. minutulus</i>	+	+	+	–	+	+	–	+	–	+	–
<i>Urosolenia eriensis</i>	–	+	+	–	–	+	–	–	–	–	–
Общее число	5	5	5	7	3	2	3	4	1	4	4

Примечание. * – собственные данные, ** – данные Е.В. Лепской с соавторами (2002), *** – данные Е.В. Лепской, Е.Г. Лупикиной (2007).

Наибольшее отличие от всех рассмотренных выше экосистем проявляет флора оз. Штюбеля с одним видом – *A. italica*. В целом флора оз. Дальнее проявляет относительно высокое сходство с флорой других озерах Камчатки (индекс сходства Серенсена – Чекановского > 50%) как из-за наличия общих видов, так и на основе видового богатства центрических диатомей (5 таксонов). В других водоемах их количество составляет от 1 до 7, в среднем – 4 таксона (см. табл. 3).

На основе проведенного сравнительного анализа очевидно, что основной пул видов в озерах Камчатки формируют *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus*, которые не только широко распространены в экосистемах, но и являются основными доминантами в сообществах фитопланктона (Лепская, Маслов, 1998; Лепская и др., 1998, 2002; Лепская, 2000, 2002, 2003, 2004, 2007; Лепская, Лупикина, 2007; Lepskaya, 2001). В оз. Дальнее обильно развивается также *Cyclotella bodanica*, представленная в ряде других озерах (см. табл. 3). *C. tripartita* вегетирует в пяти озерах (см. табл. 3), при этом надо отметить, что на его распространение, как и на другие виды, влияют условия в рассматриваемых экосистемах. С.И. Генкал с соавторами (2004) связывают развитие *C. tripartita* с высоким соот-

ношением минеральный азот : минеральный фосфор в озерах, в которых идет развитие этого вида. Такие виды, как *Aulacoseira italica*, *Cyclotella operculata*, *C. pseudostelligera*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus invisitatus*, *Urosolenia eriensis*, можно отнести к сопутствующим таксонам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные исследования оз. Дальнее и водотоков в междуречье р. Ича позволили выявить 12 видов центрических диатомовых, из которых *A. septentrionalis* впервые приводится для Камчатки. Большинство выявленных видов относится к

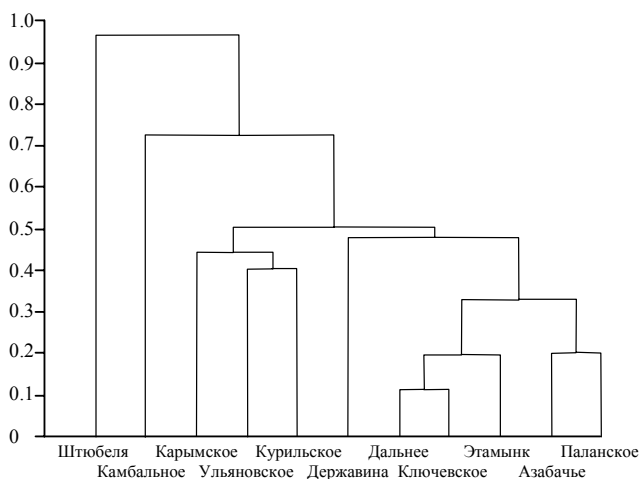


Рис. 2. Дендрограмма различий флор центрических диатомовых в озерах Камчатки (на основе собственных данных и данных литературы). По оси абсцисс – названия озер, по оси ординат – различие

таксонам с ограниченным распространением на территории Евразии и характерно для олиготрофных северных регионов.

Флоры центрических диатомовых в экосистемах исследуемого региона существенно различаются. Наибольшее видовое разнообразие характерно для р. Саматкин Ключ, в котором выявлено большое число представителей *Aulacoseira* и оз. Дальнее. В остальных водотоках видовое богатство не превышает трех видов.

Уточнен состав центрических диатомовых в фитопланктоне оз. Дальнее, в котором выявлено 5 видов. По частоте встречаемости, сезонной и межгодовой динамике в водоеме доминирует *S. minutulus*, сопутствующими ему видами выступают *A. subarctica*, *S. alpinus*, *C. bodanica*. В последние годы в небольшом количестве зафиксирован *S. invisitatus*.

Сравнительный анализ флоры диатомовых оз. Дальнее с другими водоемами показал, что его флора проявляет наибольшее сходство с флорой озера Ключевское, Этамынк с близким по количеству и составу комплексом видов. Основной пул видов, характерный для водоемов и водотоков Камчатки, формируют такие виды, как *Aulacoseira subarctica*, *Stephanodiscus alpinus*, *S. minutulus*. Эти виды широко распространены в регионе и характеризуются высокими показателями встречаемости и биомассы в пробах.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алекин О.А. Общая гидрохимия. Л.: Гидрометеиздат, 1948. 208 с.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2000. 147 с.

Вецлер Н.М., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. Многолетняя изменчивость содержания кислорода и минерального фосфора в озере Дальнее (Камчатка) // Водные ресурсы. 2007. Т. 34. № 6. С. 713 – 719.

Генкал С.И. *Aulacosira italica*, *A. valida*, *A. subarctica* и *A. volgensis* sp. nov. (Bacillariophyta) в водоемах России // Бот. журн. 1999. Т. 84, № 5. С. 40 – 46.

Генкал С.И. Морфология и систематика *Stephanodiscus minutulus* (Kützinger) Cleve et Möller // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: Материалы X Междунар. конф. диатомологов стран СНГ. Минск: Изд-во Беларус. гос. пед. ун-та им. М. Танка, 2007. С. 3 – 5.

Генкал С.И., Бондаренко Н.А. Bacillariophyta планктона горных озер бассейна реки Лены. 1. Centrophyceae // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 10. С. 1588 – 1596.

Генкал С.И., Куликовский М.С. Центрические диатомовые водоросли сфагновых болот Приволжской возвышенности (Пензенская область) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 10. С. 1485 – 1499.

Генкал С.И., Лупкина Е.Г. Новые и редкие виды *Aulacosira* (Bacillariophyta) из кальдерных озер Камчатки // Бот. журн. 1998. Т. 83, № 2. С. 104 – 110.

Генкал С.И., Трифонова И.С. Новые и интересные находки представителей рода *Aulacosira* в реках Северо-Запада России // Новости систематики низших растений. 2005. Т. 38. С. 32 – 37.

Генкал С.И., Лупкина Е.Г., Лепская Е.В. *Cyclotella tripartita* (Bacillariophyta) из озер Камчатки и Забайкалья // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 3. С. 426 – 435.

Глезер З.И., Караева Н.И., Макарова И.В., Моисеева А.И., Николаев В.А. Классификация диатомовых водорослей // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1988. Т. II, вып. 1. С. 31 – 35.

Гутельмахер Б.Л. Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1986. 155 с.

Давыдова Н.Н., Моисеева А.И. Род *Aulacosira* Thw. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука, С.-Петербург. отд-ние, 1992. Т. II, вып. 2. С. 76 – 85.

Десяткин В.Г. Структура и продуктивность литоральных альгоценозов водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 44 с.

Десяткин В.Г., Митропольская И.В. Встречаемость видов водорослей как показатель биологического разнообразия альгоценозов // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2002. С. 5 – 22.

Дмитриев В.О., Ежов В.В. К вопросу о происхождении Авачинской губы // Вопр. географии Камчатки. 1977. Т. 7. С. 45 – 49.

Забелина М.М., Киселев И.И., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С. Диатомовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. Вып. 4. 618 с.

Ильяш Л.В. Жизненные стратегии у морских планктонных микроводорослей: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 1998. 48 с.

Ильяш Л.В., Житина Л.С., Федоров В.Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 167 с.

Козыренко Т.Ф., Логинова Л.П., Генкал С.И., Хурсевич Г.К., Шешукова-Порецкая В.С. Род *Cyclotella* Kütz. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992 а. Т. II, вып. 2. С. 24 – 47.

Козыренко Т.Ф., Хурсевич Г.К., Логинова Л.П., Генкал С.И., Шешукова-Порецкая В.С. Род *Stephanodiscus* Ehr. // Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). СПб.: Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1992 б. Т. II, вып. 2. С. 7 – 20.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Мениуткин В.В. Тихоокеанский лосось – нерка в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1987. 196 с.

Крохин Е.М. Нерестилища красной (*Oncorhynchus nerka* Walb.) (Очерк геоморфологии, температурного режима и гидрохимии) // Вопр. ихтиологии. 1960. Вып. 16. С. 89 – 110.

Куликовский М.С. Сравнительный анализ флор диатомовых водорослей разнотипных биотопов Пензенской области // Экология пресноводных экосистем и состояние здоровья населения. Оренбург: Димур, 2006. С. 44 – 63.

Куликовский М.С. Диатомовые водоросли некоторых сфагновых болот Европейской части России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 24 с.

Куликовский М.С., Девяткин В.Г. Центрические диатомовые (*Bacillariopyta*) водотоков бассейна Селенги (Монголия) // Поволж. экол. журн. 2008. № 2. С. 101 – 111.

Куренков И.И. Характеристика гидрологического режима внутренних водоемов Камчатки в связи с возможностью их зарыбления // Изв. ТИНРО. 1957. Т. 14. С. 203 – 205.

Леман В.Н. Экологическая обстановка в районе Шанучского рудного месторождения в бассейне р. Ича. Начальная стадия разработки // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: Материалы VII Междунар. конф. / Тихоокеанский ин-т географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский, 2006. С. 13 – 16.

Леман В.Н., Лошкарева А.А., Чебанов В.В., Логачев А.Р. Состояние среды обитания лососевых рыб в условиях природной геохимической аномалии (бассейн р. Ича) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2004. Вып. 7. С. 131 – 141.

Лепская Е.В. Фитопланктон оз. Азабачье и его роль в питании массовых видов зоопланктона // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2000. Вып. 5. С. 152 – 160.

Лепская Е.В. Особенности фито- и микропланктонного сообщества озера Курильское во второй половине 90-х годов XX века // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский, 2002. Вып. 6. С. 165 – 171.

Лепская Е.В. *Aulacoseira subarctica* (O. Muller) Haworth (Bacillariophyta) в озерах Камчатки // Материалы XI Съезда РБО. Барнаул: Азбука. 2003. С. 121 – 122.

Лепская Е.В. Многолетняя динамика численности и биомассы фитопланктона озера Курильское и определяющие ее факторы // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский, 2004. Вып. 7. С. 79 – 87.

Лепская Е.В. Фитопланктон озера Паланского. Таксономия, экология, динамика количественных характеристик // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский, 2007. Вып. 9. С. 10 – 20.

Лепская Е.В., Лупкина Е.Г. Диатомовые вулканических озер Камчатки // Морфология, клеточная биология, экология, флористика и история развития диатомовых водорослей: Материалы X Междунар. конф. диатомологов стран СНГ. Минск: Изд-во Беларус. гос. пед. ун-та им. М. Танка, 2007. С. 95 – 97.

Лепская Е.В., Маслов А.В. Многолетняя динамика фитопланктонного сообщества оз. Курильское (Южная Камчатка) // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 1998. Вып. 4. С. 182 – 188.

Лепская Е.В., Рассел Ч. Доминантная флора лососевых озер юга Камчатки (Россия) // Альгология. 1999. Т. 9, № 2. С. 73.

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ

Лепская Е.В., Лупкина Е.Г., Миловская Л.В., Сиротенко И.Н., Свириденко В.Д. Фитопланктон оз. Паланское (Камчатка) как показатель состояния его экосистемы // Исследование биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 1998. Вып. 4. С. 176 – 181.

Лепская Е.В., Лупкина Е.Г., Маслов А.В., Уколова Т.К., Свириденко В.Д. К характеристике альгофлоры пелагиали некоторых озер Камчатки // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2002. Вып. 2. С. 272 – 286.

Лосева Э.И., Стенина А.С., Марченко-Ваганова Т.И. Кадастр ископаемых и современных диатомовых водорослей Европейского Северо-востока. Сыктывкар: Геопринт, 2004. 160 с.

Медведева Л.А., Барина С.С. Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края // Бот. журн. 2004. Т. 84, № 11. С. 1768 – 1782.

Милановский Е.Е. Геология России и ближнего зарубежья (Северной Евразии). М.: Изд-во МГУ, 1996. 448 с.

Миничева Г.Г. Морфофункциональные аспекты разнообразия формы тела водорослей // Альгология. 1997. Т. 7, № 3. С. 241 – 250.

Михеева Т.М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона // Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М.: Наука, 1970. С. 50 – 70.

Михеева Т.М. О показателях удельной активности фитопланктона и некоторых причинах, их определяющих // Гидробиол. журн. 1977. Т. 13, № 3. С. 11 – 16.

Погодаев Е.Г. Состояние экосистемы оз. Дальнего (прошлое, настоящее, будущее). Фосфатный режим // Исследование водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский, 2002. Вып. 6. С. 291 – 295.

Раилкин А.И. Распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемых плоских поверхностях // Бот. журн. 1991. Т. 76, № 11. С. 1522 – 1527.

Трифонов И.С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука. Ленингр. отделение, 1990. 184 с.

Трифонов И.С., Генкал С.И., Павлова О.А. Состав и сукцессии диатомовых водорослей (Bacillariophyta) в планктоне городских водоемов Санкт-Петербурга // Бот. журн. 2003. Т. 88, № 11. С. 42 – 52.

Харитонов В.Г. Представители *Centrales* (Bacillariophyta) в водоемах Берингии // Бот. журн. 2005. Т. 90, № 3. С. 336 – 350.

Шкурина Н.А., Лепская Е.В., Белякова Г.А. Диатомовые водоросли озера Дальнее (Камчатка) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / Камчатский науч.-исслед. ин-т рыбного хозяйства и океанографии. Петропавловск-Камчатский, 2004. Вып. 7. С. 88 – 93.

Banse K. Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial // Limnology and Oceanography. 1982. Vol. 27. P. 1059 – 1071.

Bennion H., Juggins S., Anderson N.J. Predicting epilimnetic phosphorus concentrations using an improved diatom-based transfer function and its application to lake eutrophication management // Environmental Science and Technology. 1996. Vol. 30. P. 2004 – 2007.

Brugam R.B. The relationship between fossil diatom assemblages and limnological conditions // Hydrobiologia. 1983. № 98. P. 223 – 235.

Camburn K., Charles D. Diatoms of low-alkalinity lakes in the northeastern United States. Philadelphia: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 2000. Spec. Publ. 18 152 p.

Crawford R.M., Likhoshway Ye.V. The frustule structure of original material of *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen // Diatom Research. 1999. Vol. 14, № 2. P. 239 – 250.

Denys L. A check-list of the diatoms in the Holocene deposits of the western Belgian coastal plain with a survey of their apparent ecological requirements. II. *Centrales*. Brussels: Belgische Geologische Dienst., 1991. 92 p.

- Dreblér M., Hubener T., Gors S., Werner P., Selig U.* Multi-proxy reconstruction of trophic state, hypolimnetic anoxia and phototrophic sulphur bacteria abundance in a dimictic lake in Northern Germany over the past 80 years // *J. Paleolimnol.* 2006. Vol. 37. P. 205 – 219.
- Falkowski P.G., Barber R.T., Smetacek V.* Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production // *Science.* 1998. Vol. 281. P. 69 – 79.
- Genkal S.I., Lupikina E.G., Lepskaya K.* *Cyclotella tripartita* Håkansson from the lakes in Kamchatka, Russia // *Proc. of 17th Intern. Diatom Symp.* Bristol: Biopress Limited, 2004. P. 103 – 120.
- Kagami M., Urabe J.* Phytoplankton growth rate as a function of cell size: an experimental test in Lake Biwa // *Limnology.* 2001. Vol. 2, is. 2. P. 111 – 117.
- Krammer K., Lange-Bertalot H.* Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* Stuttgart-Jena, 1991. Bd. 2/3. S. 1 – 576.
- Lepskaya E.V.* Common *Stephanodiscus* Ehr. species in salmon Kamchatka Lakes // *Proc. of 16th Intern. Diatom Symp.* Athens: Press University of Athens, 2001. P. 333 – 346.
- Lund J.W.G.* Phytoplankton from some lakes in northern Saskatchewan and from Great Slave Lake // *Canad. J. Bot.* 1962. Vol. 40. P. 1500 – 1514.
- Nelson D.M., Tréguer P., Brzezinski M.A., Leynaert A., Quéguiner B.* Production and dissolution of biogenic silica in the ocean: revised global estimates, comparison with regional data and relationship to biogenic sedimentation // *Global Biochemical Cycle.* 1995. Vol. 9. P. 359 – 372.
- Ramstack J.M., Fritz S.C., Engstrom D.R., Heiskary S.A.* The application of a diatom-based transfer funktion to evaluate regional water-quality trends in Minnesota since 1970 // *J. of Paleolimnology.* 2003. Vol. 29. P. 79 – 94.
- Round F.E.* How large is a river? The view from a diatom // *Diatom Research.* 2001. Vol. 16, № 1. P. 105 – 108.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.* The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University Press, 1990. 747 p.
- Shear H., Nalewajko C., Bacchus H.* Some aspects of the ecology of *Melosira* spp. in Ontario lakes // *Hydrobiologia.* 1976. Vol. 50. P. 173 – 176.
- Schönenfelder I., Gelbrecht J., Schonfelder J., Steinberg C.E.W.* Relationship between littoral diatoms and their chemical environment in northeastern German lakes and rivers // *J. of Phycology.* 2002. Vol. 38. P. 66 – 89.
- Stoermer E.F., Smol J.P.* Applications and used of diatoms: prologue // *The Diatoms: Applications for the environmental and earth sciences.* Cambridge, 1999. P. 3 – 11.
- Talling J.F.* The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa) // *Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol.* 1966. Bd. 51, h. 4. S. 545 – 621.
- Werner P., Smol J.P.* Diatom-environmental relationship and nutrient transfer functions from contrasting shallow and deep limestone lakes in Ontario, Canada // *Hydrobiologia.* 2005. Vol. 533. P. 145 – 173.
- Yarushina M.I., Genkal S.I.* A contribution to studies of the flora of centric diatoms (*Centrophyceae*) in reservoirs of the eastern mountainside of the Polar Urals (Russia) // *Intern. J. Algae.* 2006. Vol. 8, № 4. P. 308 – 322.