

УДК 581.526.325 (57.087.1)

ОПЫТ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ СТАТИСТИЧЕСКИХ КРИТЕРИЕВ

В. Б. Голуб, **В. Н. Паутова**, Н. А. Гречушкина, В. И. Номоконова

*Институт экологии Волжского бассейна РАН
Россия, 445003, Тольятти, Комзина, 10
E-mail: vbgolub2000@mail.ru*

Поступила в редакцию 16.01.13 г.

Опыт анализа динамики фитопланктона с использованием статистических критериев. – Голуб В. Б., Паутова В. Н., Гречушкина Н. А., Номоконова В. И. – По данным учетов с частым отбором проб в 1989 – 1991 гг. проведена оценка динамики состава фитопланктона в Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища. Для выявления возникших в течение трех лет агломераций видов использовался кластерный анализ. В результате в водохранилище за три года наблюдений установлено 8 агломераций видов фитопланктона, отличающихся разной степенью повторного возникновения. В каждой агломерации определены верные виды с помощью расчета *phi*-коэффициента.

Ключевые слова: фитопланктон, статистический анализ, сезонная и разногодичная динамика, верные виды, Куйбышевское водохранилище.

An attempt of the phytoplankton dynamics analysis with statistical criteria. – Golub V. B., Pautova V. N., Grechushkina N. A., and Nomokonova V. I. – The phytoplankton dynamics near the near-dam stretch of the Kuibyshev reservoir was estimated from the 1989 – 1991 survey data with frequent water sampling. Cluster analysis was used to identify phytoplankton species agglomerations arising during these three years. Eight agglomerations of phytoplankton species with different stability degrees were identified. Faithful species for each agglomeration were revealed by *phi*-coefficient calculations.

Key words: phytoplankton, statistical analysis, seasonal and interannual dynamics, faithful species, Kuibyshev reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Ранее были представлены результаты наблюдений за сезонной динамикой фитопланктона в Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища в 1990 г. (Паутова и др., 2001). Было показано, что на протяжении периода открытой воды изменялись видовой состав фитопланктона, его численность и комплекс доминирующих видов. В соответствии с динамикой этих показателей были выделены сезонные агломерации фитопланктона, смены которых были увязаны с динамикой температуры воды.

Представляет интерес вопрос: «Насколько стабильны в водохранилище возникающие в течение вегетационного сезона агломерации фитопланктона?» На этот вопрос мы попытались ответить в настоящей работе, используя результаты частых учетов состава фитопланктона в годы с разными гидрометеорологическими режимами и статистический анализ данных. Последний был заимствован из методов выделения растительных сообществ и их верных видов, которые в последнее время получили широкое распространение при характеристике растительности с пре-

обладанием высших растений (Голуб и др., 2011; Куземко, 2012; Peinado et al., 2011; Walker et al., 2011; Ujházyová, Ujházy, 2012; Blasi et al., 2012; Dolezal et al., 2012; Iakushenko et al., 2012; Landucci et al., 2013; Slezák et al., 2013; Šumberová, Hrivnák, 2013).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Отбор проб проводили батометром Руттнера с апреля по октябрь каждые 2 – 3 дня в течение трех лет (1989 – 1991 гг.) в поверхностном слое воды открытого мелководья в левобережье Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища. Глубина станции в среднем равнялась 7.8 м. Одновременно с отбором проб измеряли температуру воды. Всего было взято 309 проб: в 1989 г. – 113, в 1990 г. – 90 и в 1991 г. – 106. Водоросли фиксировали по методу Г. В. Кузьмина (1975) и концентрировали путем фильтрации через мембранные фильтры с диаметром пор порядка 1 мкм. Учёт численности клеток водорослей делали в счетной камере Учинской емкостью 0.02 см³. Обилие водорослей определяли подсчетом числа клеток (тыс. кл./л).

Первоначальный таксономический список фитопланктона включал 424 таксона в ранге: вид, вариант и форма. При обработке материала, если в этом списке два и более варианта и (или) форм принадлежали к одному и тому же виду, их объединяли, поднимая ранг таксонов до уровня вида. В результате таксономический список сократился до 397 единиц. Далее из этого списка были отобраны только доминирующие таксоны, обилие которых составляло не менее 10% от общего числа клеток в пробе. Таких таксонов оказалось 39. Для дальнейшего анализа абсолютные значения обилия этих таксонов были логарифмированы, а полученные величины переведены в классы 10-балльной шкалы: 1 – от 3 до 10; 2 – от 11 до 36; 3 – от 37 до 124; 4 – от 125 до 430; 5 – от 431 до 1488; 6 – от 1489 до 5147; 7 – от 5148 до 17808 тыс. кл./л.

Выборка из 309 проб фитопланктона со списком только доминирующих таксонов, в которой в качестве переменных фигурируют значения класса численности таксонов, была подвергнута кластерному анализу. В качестве меры флористического сходства проб служил относительный количественный коэффициент Сьеренсена. Формирование полученных значений коэффициентов в кластеры проводили методом гибкого бета связывания (при $\beta = -0.25$). Кластерный анализ был проведен с помощью программы PC-ORD 5.0 (McCune et al., 2002), которая включена в пакет программ JUICE 7.0 (Tichý, 2002). Уровень кластеризации (число групп, подлежащих анализу) выбирали путем расчета значения максимальной «четкости классификации» (Botta-Dukát et al., 2005). Выделенные кластерным анализом группы мы принимали за существующие в определенный момент времени агломерации видов фитопланктона. Для этих агломераций определяли «верные виды» – виды, которые имеют повышенную концентрацию в рассматриваемой агломерации в сравнении с другими.

Верные виды устанавливали, рассчитывая *phi*-коэффициент (Chytrý et al., 2002). Так как на величину *phi*-коэффициента влияет размер групп, предварительно их выравнивали (Tichý, Chytrý, 2006). Поскольку *phi*-коэффициент как показатель верности не имеет вероятностной статистической оценки, дополнительно к

нему оценивали неслучайное распределение встречаемости таксонов по выделенным агрегациям до их выравнивания с помощью критерия Фишера при уровне значимости $P < 0.001$.

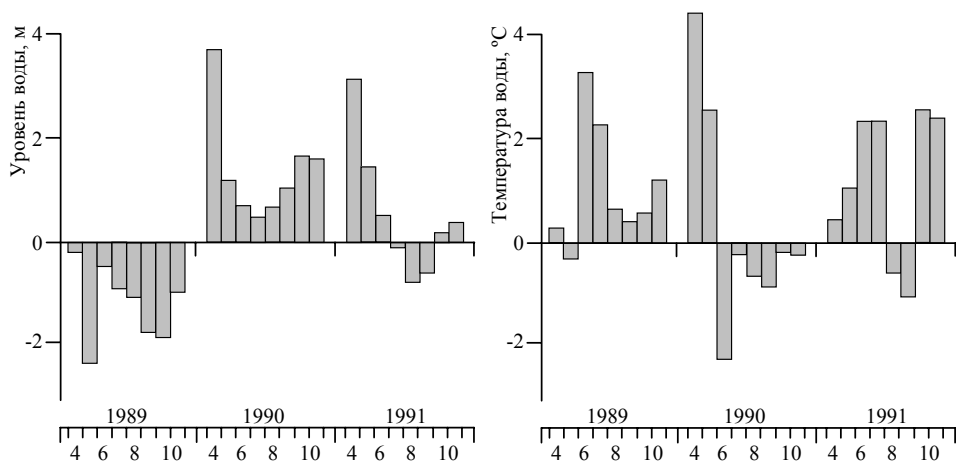
К числу верных таксонов отнесли те из них, которые при указанном значении критерия Фишера имели величину ϕ -коэффициента более 0.1. Этот порог был выбран с расчетом, чтобы количество верных таксонов было не слишком большим или не слишком маленьким, т. е. субъективно. Остальные виды в группе условно считали случайными. Всю процедуру расчетов значений «четкости классификации», ϕ -коэффициента и критерия Фишера реализовывали так же, как и кластерный анализ, в среде JUICE 7.0.

Для характеристики обилия того или иного таксона в выделенной агрегации использовали величину медианы, определенной в ранжированном ряду ненулевых значений этого показателя.

Эколого-географическая характеристика видов была проведена в соответствие с данными, приведенными в книге «Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки» (2003).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По данным Тольяттинской гидрометеообсерватории и результатам собственных наблюдений, годы, в которые мы проводили исследования, значительно отличались друг от друга (рисунок). По гидрологическим условиям выделяются 1989 и 1990 г.: первый из них был маловодным, второй – многоводным.



Отклонение от среднееголетних значений уровня и температуры воды в водохранилище в 1989 – 1991 гг.; цифры по оси абсцисс – месяцы с апреля до ноября

Средняя за месяц температура воды в водохранилище наиболее высокой была в июне – сентябре 1989 г. Средняя за декаду – в конце июня и начале июля 1991 г. Весенние процессы экстремально рано начали развиваться в 1990 г. Очищение во-

ОПЫТ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА

доёма ото льда произошло уже в начале апреля, и температура воды в апреле – мае была выше, чем в 1989 и 1991 г. Позднее, при неустойчивых синоптических условиях, прогрев воды замедлился. И устойчивый переход температуры воды через 20°C в 1990 г. наблюдался 8 июля, а в 1989 и 1991 гг. – значительно раньше, 19 и 20 июня соответственно. Осеннее охлаждение водных масс замедленно происходило в 1991 г.: в октябре – ноябре регистрировали наиболее высокие температуры воды в сравнение с двумя предыдущими годами. В целом весна была самой холодной в 1989 г., осень – в 1990 г., лето (если ориентироваться на переходы температуры воды через 20°C) поздно началось в многоводном 1990 г. (в июле) и было самым коротким.

Практически все анализируемые доминирующие по численности виды водорослей относятся к планктонным организмам и являются преимущественно космополитами (табл. 1). Во флористическом отношении преобладают виды отделов Bacillariophyta (15 видов) и Cyanophyta (14), реже Chlorophyta (6), единично Cryptophyta (3) и Chrysophyta (1). В весенний и позднеосенний сезоны в фитопланктоне лидируют в основном диатомовые, летом и в позднелетне-раннеосенний сезон – преимущественно синезелёные водоросли.

Таблица 1

Встречаемость и обилие таксонов в агрегациях, выделенных в результате кластерного анализа, %

Отдел	Номер агрегации	1	2	3	4	5	6	7	8	Эколого-географическая характеристика таксонов
	Число проб в агрегации	18	27	43	21	20	100	69	11	
	Среднее число доминирующих таксонов в пробах	10	11	14	10	11	16	13	8	
	Среднее число всех таксонов	18	27	30	19	32	38	29	12	
	Число верных таксонов	1	6	8	1	3	12	5	1	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
B	<i>Melosira varians</i> Ag.	39 ³	11 ³	5 ²	–	–	1 ²	–	–	П, к, Гл, Ал, β
B	<i>Thalassiosira</i> sp.	50 ³	89 ³	19 ²	10 ²	40 ²	26 ²	16 ²	18 ²	с-а
B	<i>Aulacoseira subarctica</i> (O. Müll.) Haworth	–	33 ³	14 ²	5 ¹	20 ²	1 ⁷	–	–	П, Г, Ал
B	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	78 ³	100 ³	88 ³	48 ²	20 ¹	76 ³	59 ²	36 ¹	П, к, И, Ал, α-β
B	<i>Aulacoseira islandica</i> (O. Müll.) Sim.	94 ³	100 ⁴	93 ⁴	57 ²	25 ²	77 ³	51 ⁴	55 ²	П, с-а, И, Ин, о-β
B	<i>Asterionella formosa</i> Hass.	39 ²	100 ³	91 ²	5 ¹	55 ¹	6 ³	9 ²	–	П, к, И, β-о
B	<i>Diatoma tenuis</i> C. Agardh	17 ²	81 ²	91 ³	5 ³	75 ³	25 ³	9 ²	–	П, б, Гл, Ал, β-о
CR	<i>Cryptomonas caudata</i> Schiller	17 ²	15 ¹	65 ³	5 ³	5 ³	21 ³	1 ¹	9 ¹	П, к, И
B	<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg.) Hust.	6 ³	–	65 ²	33 ²	–	24 ³	74 ³	–	П, Гл, Ал, α
CHL	<i>Chlamydomonas monadina</i> Stein	33 ³	22 ²	51 ²	10 ¹	10 ²	45 ²	4 ¹	–	П, к, И, β-α
B	<i>Skeletonema subsalsum</i> (Cleve-Euler) Bethge	22 ³	33 ⁷	100 ⁶	95 ³	60 ²	88 ⁴	100 ⁴	45 ²	П, Гл, β-α
CR	<i>Rhodomonas lens</i> Pasch. et Ruttn.	22 ²	15 ²	88 ³	95 ³	55 ²	51 ²	41 ¹	55 ¹	П, с-а, о-β
CHL	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Kom.-Legn.	6 ²	41 ³	30 ²	81 ²	95 ³	64 ²	59 ²	27 ¹	П, к, И, β
CHL	<i>Planctococcus sphaerocystiformis</i> Korsch.	–	37 ²	23 ²	33 ¹	85 ⁴	52 ³	20 ¹	27 ¹	П, к, Гб
C	<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.	33 ²	11 ²	7 ⁴	5 ³	45 ³	89 ³	22 ³	–	П, к, И, β
CHL	<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory	17 ²	4 ⁴	–	–	–	48 ⁴	9 ³	–	П, к, И, β
C	<i>Phormidium mucicola</i> Naum. et Huber-Pestal.	22 ²	4 ⁵	12 ²	10 ²	35 ³	94 ⁵	67 ³	27 ³	Э, к, И, о-β

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
C	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs	50 ⁴	19 ³	37 ⁴	62 ⁵	40 ⁵	99 ⁶	77 ⁴	100 ⁵	П, к, И, β
B	<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.	44 ³	7 ³	53 ⁴	5 ²	20 ²	54 ³	42 ³	—	П, к, И, β-α
C	<i>Microcystis wesenbergii</i> Komarek	—	—	—	—	—	15 ⁶	7 ⁶	9 ⁶	П, к, И, Ал, β
CHL	<i>Micractinium pusillum</i> Fres	6 ¹	44 ³	19 ²	—	35 ³	42 ³	28 ²	—	П, к, Ог, β
CR	<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.	61 ²	59 ²	98 ⁵	100 ⁴	85 ⁴	94 ⁴	71 ²	73 ²	П, к, И, β
C	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. em. Elenk.	44 ³	15 ³	60 ³	33 ³	35 ⁴	100 ⁷	99 ⁶	64 ⁶	П, к, И, Ал, β
C	<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti em. Elenk.	—	30 ⁴	12 ⁴	43 ⁴	80 ⁵	92 ⁶	99 ⁶	27 ⁵	П, к, И, о-β
B	<i>Stephanodiscus binderanus</i> (Kütz.) Krieg.	6 ³	33 ³	26 ²	—	5 ²	15 ²	57 ³	100 ⁶	П, б, И, β
B	<i>Stephanodiscus</i> sp. sp.	100 ³	100 ⁴	100 ³	90 ²	95 ³	95 ³	93 ²	55 ¹	—
B	<i>Cyclotella radiosa</i> (Grun.) Lemm.	22 ²	67 ³	65 ²	57 ²	30 ²	46 ²	46 ¹	9 ¹	П, к, И, Ал, о-β
C	<i>Oscillatoria planctonica</i> Wolosz.	33 ⁴	26 ³	5 ³	5 ³	20 ³	27 ⁴	19 ³	9 ³	П, к, И
B	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	28 ³	11 ¹	33 ²	33 ¹	—	15 ²	26 ²	—	П, к, Гл, Ал, α-β
CHR	<i>Ochromonas minuscula</i> Conrad	28 ²	4 ³	9 ⁴	19 ²	—	16 ⁴	3 ²	—	П, к, И
C	<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemm.	6 ³	11 ⁵	5 ³	—	5 ³	20 ³	14 ⁴	—	П, к, И, о-β
C	<i>Aphanothece salina</i> Elenk. et Danil.	6 ¹	—	—	—	15 ⁶	4 ⁴	1 ³	—	П, с-а, Гл
C	<i>Lyngbya limnetica</i> Lemm.	6 ³	—	—	—	—	6 ⁵	1 ⁵	—	П, к, И, Ин
C	<i>Gloeocapsa minuta</i> (Kütz.) Hol- lerb.	—	7 ³	—	—	10 ²	4 ³	9 ³	9 ²	П, к, Гл, о
CHL	<i>Coelastrum microporum</i> Näg.	—	—	5 ³	14 ³	30 ⁴	16 ⁴	14 ³	—	П, к, И, Ин, β
B	<i>Cocconeis disculus</i> (Schum.) Cl.	—	—	—	5 ¹	—	1 ⁷	—	—	Л, к, И, о
C	<i>Aphanothece clathrata</i> W. et G. S. West	—	—	—	—	5 ⁴	4 ⁵	3 ⁵	—	П, к, И
C	<i>A. microscopica</i> Näg.	—	—	—	—	—	5 ⁶	—	—	Л, с-а, Гб, β
C	<i>Oscillatoria geminata</i> (Menegh.) Gom.	—	—	—	—	—	—	1 ⁶	—	П, к, И, Ин

Примечание. Серым цветом выделены значения встречаемости верных таксонов. Надстрочными индексами указаны медианы класса численности таксонов. Обозначения: Отделы: С – Cyanophyta, CHR – Chrysophyta, B – Bacillariophyta, CR – Cryptophyta, CHL – Chlorophyta. Местообитание: П – планктонный, Л – литоральный, Э – эпибионтный. Распространение: к – космополит, с-а – северо-альпийский, б – бореальный. Галобность: Ог – олигогалоф, Гб – галофоб, И – индифферент, Гл – галофил. Отношение к pH: Ал – алкаифил + алкалибионт, Ин – индифферент. Сапробность: о – олигосапроб, о-β – олиго-бета-мезосапроб, β-о – бета-олигосапроб, о-α – олиго-альфа-мезосапроб, β – бета-мезосапроб, β-α – бета-альфа-мезосапроб, α-β – альфа-бета-мезосапроб, α – альфа-мезосапроб.

Наибольшая «четкость» при кластерном анализе достигалась при выделении в общей совокупности проб 8 агрегаций видов фитопланктона (см. табл. 1). В число верных видов вошло 25 таксонов, которые состоят из представителей отделов Bacillariophyta (11), Cyanophyta (6), Chlorophyta (5) и Cryptophyta (3). Они разнообразны по сапробности, по отношению к солёности воды и pH среды – индифферентны, алкалифилы и алкалибионты.

Агрегация 1. Верные таксоны: *Melosira varians* из центрических диатомовых водорослей. Эта водоросль развивается в водохранилищах Волги чаще весной, реже – летом или осенью (Охапкин и др., 1997). В период наших исследований *M. varians* формировала ранневесеннюю группу водорослей, включающую только

один верный вид со сравнительно невысокой встречаемостью – 39%. Эта агрегация стабильно появлялась в апреле – мае всех трех лет наблюдений, а осенью – лишь в 1990 г. В результате по данным, полученным только в 1990 г., был сделан вывод, что «к окончанию периода открытой воды сообщество «возвращается» на начальные стадии развития» (Паутова и др., 2001, с. 35). Однако это заключение оказалось ошибочным: оно не подтвердилось результатами наблюдений в 1989 и 1991 гг.

Агрегация 2. Верные таксоны: все виды относятся к диатомовым водорослям – *Stephanodiscus hantzschii*, *Aulacoseira islandica*, *Asterionella formosa*, *Thalassiosira* sp., *Diatoma tenuis*, *Aulacoseira subarctica*. Это характерные для эвтрофных вод типичные обитатели волжских водохранилищ (Охапкин и др., 1997). В период наших наблюдений они образовывали ранневесеннюю агрегацию, наиболее активно развивавшуюся при медленном весеннем прогреве воды в маловодном 1989 г. Реже эта агрегация встречалась в фитопланктоне многоводного 1990 г. и не регистрировалась в 1991 г. Лидировал по численности *Stephanodiscus hantzschii*.

Агрегация 3. Верные таксоны: диатомовые – *Skeletonema subsalsum*, *Aulacoseira islandica*, *Diatoma tenuis*, *Asterionella formosa*, *Actinocyclus normanii*, криптофитовые – *Rhodomonas lens* и *Cryptomonas caudata*, из зелёных – *Chlamydomonas monadina*. Это поздневесенняя агрегация, зарегистрированная в основном в конце мая – начале июня в 1990 и 1991 г. и в одной пробе в 1989 г. Лидировал по встречаемости и численности также характерный для волжского планктона вид из центральных диатомовых водорослей – *Skeletonema subsalsum*.

Агрегация 4. Верные таксоны: криптофитовые – *Rhodomonas lens*. Регистрировалась летом и ранней осенью в многоводном 1990 г. и в одной пробе поздней весной в 1991 г.

Агрегация 5. Верные таксоны: зелёные водоросли – *Monoraphidium contortum* и *Planctococcus sphaerocystiformis*, диатомовые – *Diatoma tenuis*. Эфемерная поздневесенняя агрегация. Была представлена в 20 пробах только в июне 1989 г.

Агрегация 6. Верные таксоны: синезелёные – *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*, *M. wesenbergii*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Phormidium mucicola*, *Anabaena flos-aquae*, диатомовая – *Aulacoseira granulata*, криптофитовая – *Chroomonas acuta*, зелёные – *Planctococcus sphaerocystiformis*, *Pandorina morum*, *Chlamydomonas monadina*, *Micractinium pusillum*. Преимущественно летняя агрегация с самой высокой встречаемостью (в 100 пробах), представленная все три года наблюдений. Формируется в основном широко распространенными синезелёными водорослями, наиболее богата во флористическом отношении и содержат наибольшее число верных таксонов.

Агрегация 7. Верные таксоны: диатомовые – *Skeletonema subsalsum*, *Actinocyclus normanii*, синезелёные – *Microcystis aeruginosa*, *M. pulvereae*. Позднелетне-раннеосенняя агрегация с высокой встречаемостью (в 69 пробах). Как и предыдущая, была представлена все три года (в 1990 г. обнаружена лишь в двух пробах).

Агрегация 8. Верные таксоны: *Stephanodiscus binderanus* – типичная для р. Волги диатомовая водоросль, по данным А. Г. Охапкина и соавторов (1997), четко приуроченная к весеннему и осеннему планктону. В наших же наблюдениях

1989 – 1991 гг. в статистически значимую агрегацию (при принятых условиях) входила лишь осенью в 1989 г. в 11 пробах. Она была эфемерной и наиболее бедной во флористическом отношении.

Как видно из табл.1, кроме стенотопов, имеются виды с широкой экологической амплитудой, у которых не выявлено статистически значимых изменений встречаемости в течение периода открытой воды. К таким таксонам относятся виды рода *Stephanodiscus*, *Cyclotella radiosa*, *Oscillatoria planctonica*.

С другой стороны, в фитопланктоне представлены виды, которые являются верными как для поздневесенней, так и позднелетней и осенней агрегаций. К ним относятся *Actinocyclus normanii* и *Skeletonema subsalsum*.

Таким образом, по результатам трехлетних наблюдений можно выделить три типа агрегаций фитопланктона по их воспроизводимости в годы исследований (табл. 2).

Таблица 2

Количество проб, в которых представлены агрегации,
выделенные в результате кластерного анализа

№ агрегации	Год																					Итого
	1989							1990							1991							
	Месяцы																					
	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	
1	4	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	1	1	6	1	—	—	—	—	—	18
2	—	16	2	—	—	—	—	6	3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27
3	—	1	—	—	—	—	—	—	9	10	—	—	—	—	—	15	8	—	—	—	—	43
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	8	4	—	2	6	—	—	1	—	—	—	—	21
5	—	—	20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	20
6	—	—	—	18	20	5	—	—	1	11	15	6	—	—	—	10	10	2	2	—	—	100
7	—	—	—	—	3	12	1	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	6	11	17	17	69
8	—	—	—	—	—	—	11	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	11
Итого	4	17	22	18	23	17	12	11	12	19	15	16	10	7	6	16	19	16	13	19	17	309
Всего проб	113							90							106							309

1. Агрегации, стабильно появлявшиеся все три года и представленные: 1-я – ранней весной, 3-я – поздней весной и ранним летом, 6-я – в летний сезон, 7-я – в летне-осенний сезон.

2. Агрегации, которые были отмечены лишь дважды за три года: 2-я – ранней весной в 1989 и 1990 гг., 4-я – в разные сезоны 1990 г. (кроме ранней весны) и поздней весной в 1991 г.

3. Эфемерные агрегации, которые фиксировались лишь однократно в одном году из трех лет наблюдений: 5-я – поздней весной в 1989 г. и 8-я – в этом же году поздней осенью.

Среди перечисленных агрегаций существуют такие, которые можно трактовать как антагонистические. Такими агрегациями являются 4-я и 6-я. Увеличение представленности в 1990 г. 6-й агрегации сопровождалось уменьшением встречаемости 4-й вплоть до ее полного исчезновения в августе. Как только 6-я агрегация в сентябре уменьшила свою представленность, вновь появилась 4-я агрегация.

ОПЫТ АНАЛИЗА ДИНАМИКИ ФИТОПЛАНКТОНА

Среди верных видов выделенных агрегаций особый интерес представляют каспийские вселенцы – *Skeletonema subsalsum*, *Actinocyclus normanii* и представители криптофитовых водорослей. *Skeletonema subsalsum* появился в фитопланктоне р. Волги после зарегулирования ее стока и образования водохранилищ (Волга и ее жизнь, 1978; Охапкин, 1994; Экология фитопланктона..., 1999). Инвазия *Actinocyclus normanii* в водохранилищах Нижней Волги, в т. ч. и в Куйбышевском, зарегистрирована в 80-е гг. прошлого столетия (Генкал и др., 1992, 1999). Позднее *Actinocyclus normanii* поднимается выше по течению реки и в 1994 г. был отмечен в фитопланктоне Ивановского водохранилища (Паутова и др., 2009). Криптофитовые водоросли резко увеличили численность в Куйбышевском водохранилище в середине 80-х гг. прошлого столетия (Экология фитопланктона..., 1989), в начале 90-х гг. вспышки их вегетации уже наблюдались в Горьковском (Охапкин и др., 1997) и Рыбинском водохранилищах (Корнева, 1993). В 1989 – 1991 гг. в число верных видов агрегаций в Куйбышевском водохранилище из криптофитовых входили *Chroomonas acuta*, *C. caudate* и *Rhodomonas lens*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате трехлетних наблюдений на одной и той же станции в Приплюснинном плёсе Куйбышевского водохранилища с помощью статистических критериев выявлены 8 агрегаций фитопланктона. Одни из них встречались все три года исследований, другие не отличались регулярным появлением. Две из выделенных агрегаций проявили себя как антагонистические, а еще две – имели эфемерный характер и фиксировались только один раз в течение трех лет.

Большой интерес, по нашему мнению, представила бы организация на волжских водохранилищах постоянного мониторинга с частым отбором проб на одних и тех же станциях с целью слежения за динамикой состава фитопланктона с использованием методики, приведенной в данной статье.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Волга и ее жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 350 с.
- Генкал С. И., Корнева Л. Г., Соловьева В. В. Новые данные по *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) // Альгология. 1999. Т. 9, № 4. С. 58 – 69.
- Генкал С. И., Королева Н. Г., Попченко И. И., Буркова Т. Н. Первая находка *Actinocyclus variabilis* в Волге // Биол. внутренних вод : информ. бюл. 1992. № 94. С. 14 – 19.
- Голуб В. Б., Гречушкина Н. А., Сорокин А. Н., Николайчук Л. Ф. Растительные сообщества класса *Onosmato polyphyllae* – *Ptilostemonetea* Korzhenevsky 1990 на территории Черноморского побережья Кавказа и Крымского полуострова // Растительность России. 2011. № 17 – 18. С. 3 – 16.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон Рыбинского водохранилища : состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб. : Гидрометеиздат, 1993. С. 50 – 113.
- Куземко А. А. Використання соціологічних груп видів та методу «коктейлю» для класифікації лучної рослинності лісової та лісостепової зон рівнинної частини України // Український ботан. журн. 2012. Т. 69, № 2. С. 190 – 202.
- Кузьмин Г. В. Фитопланктон. Видовой состав и обилие // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. С. 73 – 87.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1997. 224 с.

Паутова В. Н., Горохова О. Г., Корнева Л. Г., Генкал С. И., Номоконова В. И. Состав и сезонная динамика доминирующих видов в фитопланктоне Иваньковского водохранилища (Волжский плес) // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2009. Т. 11, № 3. С. 677 – 685.

Паутова В. Н., Номоконова В. И., Горбунов М. Ю. Сезонная сукцессия фитопланктона в Куйбышевском водохранилище // Биол. внутренних вод. 2001. № 3. С. 29 – 35.

Фитопланктон Нижней Волги. Водохранилища и низовье реки / под ред. И. С. Трифоновой. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 2003. 232 с.

Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / под ред. С. М. Коновалова, В. Н. Паутовой. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1989. 304 с.

Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища / Ин-т экологии Волжского бассейна РАН. Тольятти, 1999. 264 с.

Blasi C., Tilia A., Rosati L., Vico E. D., Copiz R., Ciaschetti G., Burrascano S. Geographical and ecological differentiation in Italian mesophilous pastures referred to the alliance *Cynosurion cristati* Tx. 1947 // Phytocoenologia. 2012. Vol. 41. P. 217 – 229.

Botta-Dukát Z., Chytrý M., Hájková P., Havlová M. Vegetation of lowland wet meadows along a climatic continentality gradient in Central Europe // Preslia. 2005. Vol. 77. P. 89 – 111.

Chytrý M., Tichý L., Holt J., Botta-Dukát Z. Determination of diagnostic species with statistical fidelity measures // J. of Vegetation Science. 2002. Vol. 13, № 1. P. 79 – 90.

Dolezal J., Altman J., Kopecky M., Cerny T., Janecek S., Bartos M., Petrik P., Srutek M., Leps J., Song J.-S. Plant Diversity Changes during the Postglacial in East Asia: Insights from Forest Refugia on Halla Volcano, Jeju Island // PLoS ONE 2012. Vol. 7, iss. 3. P. 1 – 12.

Iakushenko D., Burlaka M., Chornei I., Vvakovska I., Solomakha V., Tokaryuk A. Syntaxonomy of subalpine tall-grass communities *Calamagrostidetalia villosae* in the ukrainian districts of eastern carpathians // Annali di Botanica. 2012. Vol. 2. P. 67 – 78.

McCune B., Grace J. B., Urban D. L. Analysis of Ecological Communities. Gleneden Beach : MjM Software Design, 2002. 302 p.

Ujházyová M., Ujházy K. Comparing diagnostic species combinations of Carpathian calcicolous beech forests using different approaches // Phytocoenologia. 2012. Vol. 42, № 3/4. P. 231 – 248.

Landucci F., Gigante D., Venanzoni R., Chytrý M. Wetland vegetation of the class *Phragmites-Magno-Caricetea* in central Italy // Phytocoenologia. 2013. Vol. 43, № 1/2. P. 67 – 102.

Peinado M., Ocaña-Peinado F. M., Aguirre J. L., Delgadillo J., Macías M. Á., Díaz-Santiago G. A phytosociological and phytogeographical survey of the coastal vegetation of western North America : beach and dune vegetation from Baja California to Alaska // Applied Vegetation Science. 2011. Vol. 14, № 4. P. 464 – 484.

Slezák M., Hrivnák R., Petrášová A., Dítě D. Variability of alder-dominated forest vegetation along a latitudinal gradient in Slovakia // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. 2013. Vol. 82. P. 25 – 35.

Šumberová K., Hrivnák R. Formalized classification of the annual herb vegetation of wetlands (*Isoëto-Nano-Juncetea* class) in the Czech Republic and Slovakia (Central Europe) // Phytocoenologia. 2013. Vol. 43, № 1/2. P. 13 – 40.

Tichý L. JUICE, software for vegetation classification // J. of Vegetation Science. 2002. Vol. 13, № 3. P. 451 – 453.

Tichý L., Chytrý M. Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size // J. of Vegetation Science. 2006. Vol. 17, № 6. P. 809 – 818.

Walker D. A., Kuss P., Epstein H. E., Kade A. N., Vonlanthen C. M., Reynolds M. K., Daniëls F. J. A. Vegetation of zonal patterned-ground ecosystems along the North America Arctic bioclimate gradient // Applied Vegetation Science. 2011. Vol. 14, № 4. P. 440 – 463.