

ФИТОПЛАНКТОН, ФИТОБЕНТОС,
ФИТОПЕРИФИТОН

УДК 574.586+574.587

СОСТАВ И СТРУКТУРА АЛЬГОЦЕНОЗОВ БЕНТАЛИ КРУПНОЙ
ЭВТРОФИРОВАННОЙ РЕКИ (р. ОКА, РОССИЯ).
СООБЩЕНИЕ 1. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
И ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ СООБЩЕСТВ

© 2022 г. Т. Хедаириа^а*, А. Г. Охупкин^а, Д. Г. Фукина^б

^аИнститут биологии и биомедицины, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

^бИнститут химии, Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: khedairia.ta@gmail.com

Поступила в редакцию 28.03.2022 г.

После доработки 14.04.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Дана характеристика видовому составу и таксономической структуре альгоценозов бентали в устье р. Оки в период после спада половодья. В сравнительном аспекте определены особенности этих показателей в сообществах микрофитобентоса мягких грунтов, перифитона каменистых субстратов и водных макрофитов. Выделены доминирующие комплексы ценозов, определена их пространственная и субстратная неоднородность. Установлены связи флористических параметров (удельного видового богатства, числа доминирующих видов сообществ) с некоторыми факторами среды обитания (прозрачностью, электропроводностью, температурой и рН воды).

Ключевые слова: альгоценозы бентали, альгофлора, таксономическая структура, доминирующие виды, пространственная неоднородность, факторы среды, устье

DOI: 10.31857/S0320965222050151

ВВЕДЕНИЕ

Водоросли бентали – важнейший компонент биотической структуры водных экосистем, формирующий их биологическое разнообразие и активно участвующий в организации потоков вещества и энергии, в процессах самоочищения водных масс и служащий пищевым ресурсом для беспозвоночных и рыб (Allan, Castillo, 2007). Большое разнообразие, присутствие во всех типах водных экосистем, короткий жизненный цикл, быстрая реакция на изменения окружающей среды позволяют широко использовать организмы фитобентоса для целей мониторинга качества воды и экологического состояния речных экосистем (Bere, Tundisi, 2010; Оксикюк, Давыдов, 2011; Chaïb, Tison-Rosebery, 2012; Laplace-Treuture et al., 2014).

Состав и структурные характеристики альгоценозов дна, их связи с типом водоема и факторами среды исследованы для многих речных экосистем различных регионов Европы (Rivers..., 2021). Для крупных рек России детальные сведения о

микрофитобентосе известны в основном для р. Днепр (Владимирова, 1978) и р. Енисей (Левадная, 1986), но эти обобщения касаются 50–70-х годов прошлого века. Подробно закономерности формирования состава и структуры фитоперифитона охарактеризованы для водных объектов Карелии (Комулайнен, 2004, 2005, 2019), Пермского края (Беляева, 2014), притоков Ладожского озера (Станиславская, 2006; Rusanov et al., 2012). Альгоценозы бентали водоемов бассейна р. Волги изучены фрагментарно (Метелева, Девяткин, 2005; Метелева, 2013).

Несмотря на почти столетний период изучения водорослей р. Оки, результаты касаются в основном фитопланктона (Rivers..., 2021), для сообществ бентали имеются рекогносцировочные сведения о таксономической и экологической структуре диатомей различных донных субстратов и оценка пространственно-временной динамики качества воды в устье (Охупкин, Хедаириа, 2019; Хедаириа, Охупкин, 2021).

Цель работы – выявить особенности видового состава, дать его таксономическую характеристику, выделить доминирующие комплексы альгоценозов и определить пространственное распре-

Сокращения: ВВТ – внутривидовой таксон; Elect – электропроводность; S – число видов в пробе; S_d – число доминирующих видов сообществ; Temp – температура воды.

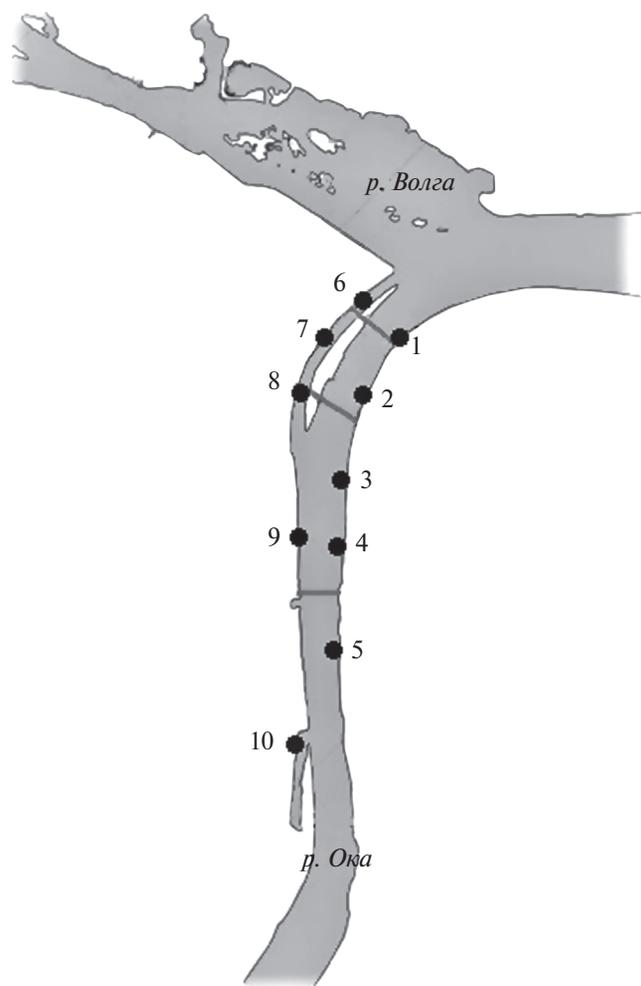


Рис. 1. Карта-схема устья р. Ока. 1–10 — станции отбора проб.

деление этих показателей в устьевом участке эвтрофно-гипертрофной р. Оки весной 2019 г.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В третьей декаде мая 2019 г. на 10 станциях, расположенных в рипали устья р. Оки в пределах г. Нижний Новгород (рис. 1), отобрано 65 качественных и количественных проб, из них фитобентоса мягких грунтов (эпипелон) — 18, перифитона — 47 (эпилитон — 20, эпифитон — 27). Станции 1–5 располагались вдоль правого берега на расстоянии 4.0 км от впадения реки в р. Волгу, ст. 6–10 — вдоль левого (соответственно 6.6 км). Пробы отбирали в прибрежной мелководной зоне на глубине 1.0–1.5 м, величины прозрачности определяли по диску Секки (Transp). Температура воды (Temp) на разных станциях колебалась от 17.5 до 21.8°C, прозрачность воды была стабильно низкой (0.4–0.8 м), электропроводность (Elect)

изменялась в пределах 522–568 $\mu\text{S}/\text{cm}$. Активная реакция среды (pH) достигала 8.3–8.7.

Грунты изученного участка реки представлены в основном илами и сильно заиленными песками с вкраплением каменистого субстрата, сформированного преимущественно известняками. Водные макрофиты весной были развиты слабо и представлены в основном отдельными экземплярами стрелолиста, ежеголовника и немногочисленными особями кубышки и рдеста.

Образцы бентосных альгоценозов собирали с поверхности донных отложений (эпипелон) и каменистого субстрата (эпилитон), а также водных макрофитов (эпифитон) с использованием принятых методических подходов (Водоросли..., 1989; Комулайнен, 2003, 2005; Неврова и др., 2015). Для каждого субстрата отбирали не менее трех образцов с последующим их микрофотографированием в живом и фиксированном состоянии (йодно-формалиновый фиксатор) под световым микроскопом Meiji Techno (Япония) при увеличении $\times 1000$ с применением масляной иммерсии. При анализе сообществ эпилитона камни с выраженным обрастанием зеленых нитчаток (в основном, *Cladophora glomerana* (L.) Kütz.) в этой работе не рассматривали, чтобы охарактеризовать собственно “микрофитобентосную” составляющую этого типа донных альгоценозов. Диатомовые для светового и электронно-микроскопического исследования (метод растровой электронной микроскопии, микроскоп JSM-IT300LV (JEOL (Япония) обрабатывали путем горячего окисления перекисью водорода. Постоянные препараты готовили с применением среды Naphrax (показатель преломления 1.74, Brunel Microscopes Ltd). Пособия для идентификации видового состава водорослей указаны ранее (Охапкин, 1998; Неврова и др., 2015). Наименование таксонов соответствующих систематических групп водорослей приведены по Algaebase (Guiry, Guiry, 2019). Рассмотрены показатели общего и удельного (S , число видов в пробе) видового богатства, а также число доминирующих видов сообществ (S_d).

Численность (N) фитобентоса и преобладающих компонентов альгоценозов подсчитывали в камере Учинского высотой 0.1 мм и рассчитывали в млн клеток на 10 cm^2 , биомассу (B , $\text{mg}/10\text{ cm}^2$) определяли счетно-объемным методом по работам (Комулайнен, 2003; Метелева, 2013. Доминирующими считали таксоны, биомасса или численность которых была $\geq 10\%$ суммарных величин. Для них определяли частоту встречаемости и частоту доминирования. Полученные данные обрабатывали в среде R — открытой программной среде для статистических вычислений и моделирования (R Core Team, 2020).

Река Ока, второй по величине русла и объему стока крупный приток р. Волги (длина 1500 км,

Таблица 1. Структура таксономического состава донных сообществ

Отдел	Классы			Порядки			Роды			Виды			ВВТ			Идентифицировано до рода			Всего таксонов рангом ниже рода		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Chlorophyta	2	2	2	6	4	6	18	14	18	55	53	71	2	2	3	5	3	5	62	58	79
Bacillariophyta	3	3	3	15	15	15	25	38	40	45	83	98	0	0	0	11	8	14	56	91	111
Суанophyta	1	1	1	4	4	4	7	6	8	1	1	1	0	0	0	6	5	7	7	6	8
Общий состав	6	6	6	25	23	25	50	58	66	101	137	170	2	2	3	22	16	26	125	155	198

Примечание. 1 – ст. 1–5, 2 – ст. 6–10, 3 – все станции.

площадь водосбора 24500 км²), имеющий на протяжении последних десятилетий стабильно низкое качество вод, оцениваемое четвертым классом. Как и прежде, воды ее устьевое участка отличались высокими мутностью, концентрациями минеральных форм азота, фосфора, органического вещества, тяжелых металлов и других компонентов загрязнения, поступающие с площади водосбора, так и с организованным стоком (Охапкин и др., 2015; Джамалов и др., 2017; Rivers..., 2021; Хедаириа, Охапкин, 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В составе альгофлоры макрофитов, камней и мягких грунтов выявлено 198 таксонов (видов, включая номенклатурный тип вида, разновидностей, форм и определенных только до рода, ВВТ) из трех отделов, 25 порядков и 66 родов водорослей (табл. 1). Видовое богатство альгообрастаний и бентоса представляли водоросли трех отделов: Bacillariophyta (111 ВВТ), Chlorophyta (79), разнообразие цианопрокариот (Суанophyta) было значительно ниже – 8.

Среди трех классов диатомовых водорослей (Bacillariophyceae, Coscinodiscophyceae и Mediophyceae) доминировал класс Bacillariophyceae, наибольшим видовым богатством (25 родов в правобережье и 38 – в левобережье) выделялись шовные диатомовые. Разнообразнее прочих оказались роды *Nitzschia* (правобережные станции – 7 таксонов рангом ниже рода, левобережные – 12), *Navicula* (соответственно 6 и 6), *Fragilaria* (4 и 5), *Gomphonema* (3 и 5), *Pinnularia* и *Placoneis* (0 и 5), *Staurosira* (2 и 4); богатство других родов невелико (1–3 ВВТ). Перечень Coscinodiscophyceae и Mediophyceae включал представителей четырех порядков: Aulacoseirales, главным образом родом *Aulacoseira* (4, 3), Stephanodiscales с двумя родами *Cyclotella* (2, 0) и *Stephanodiscus* (2, 3), Melosirales и Thalassiosirales по одному *Melosira* (2, 1) и *Skeletonema* (1, 1). Большинство перечисленных Bacillariophyta относится к обрастателям различных субстратов и истинно донным организмам, определяющим физиономию альгоценозов бентали.

Среди зеленых водорослей, второго по видовому богатству отдела (6 порядков), наиболее разнообразен Sphaeropleales (48 и 50 ВВТ соответственно вдоль правого и левого берегов), внутри него – род *Scenedesmus* (26, 34), менее богатые видами роды *Monoraphidium* (6, 4), *Tetrastrum* (5, 4), *Pediastrum* (3, 3) и *Tetraedron* (2, 2). В бентосе и обрастаниях порядок Chlorellales сформирован родами *Dictyosphaerium* (3, 2 вида), *Actinastrum* (1, 1) и *Siderocelis* (1, 0). Видовое богатство Trebouxiophyceae ordo incertae sedis (*Crucigenia*), Chaetophorales (*Stigeoclonium*), Oedogoniales (*Oedogonium*) и Chlamydomonadales (*Chlorococcum*, *Chlamydomonas*) невелико (1–3 ВВТ в каждом роде). Состав цианопрокариот весной не был богат и включал роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Pseudoanabaena*, *Limnothrix*, *Aphnocapsa*, *Planktolyngbya*, *Planktothrix* и *Gloeocapsa*.

Группа 10 наиболее насыщенных видами порядков сформирована Naviculales (11 родов, 28 ВВТ), Sphaeropleales (соответственно 8, 64), Cymbellales (6, 19), Chlorellales (5, 9), Bacillariales (3, 16), Synchococcales (4, 4), Fragiliales (3, 13), Rhabdonematales (3, 5), Oscillatoriales (2, 6) и Thalassiosiphysales (2, 4). Головную часть родового перечня альгофлоры представляли *Scenedesmus* (39 ВВТ), *Nitzschia* (14), *Navicula* (8), *Fragilaria* (7), *Gomphonema* (7), *Tetrastrum* (6), *Monoraphidium* (6), *Pinnularia* (5), *Placoneis* (5) и *Pediastrum* (4).

Таким образом, окская альгофлора микрофитобентоса мягких грунтов, обрастаний каменистого субстрата и водных макрофитов в конце весеннего сезона может быть охарактеризована как диатомово-зеленая с незначительным участием цианопрокариот.

Наиболее богатым видовым составом отличались альгоценозы эпипелона (142 ВВТ или 71.4% общего видового богатства альгоценозов бентали) и эпифитона (65.8%), наименьшим – альгообрастания эпилитона (58.3%) (рис. 2). Видовой состав альгоценозов на левом берегу (77.9% общего перечня) разнообразнее, чем на правом (62.8%), что свидетельствует о достаточно высокой степени таксономических различий между сообществами бентали в право- и левобережном потоках, связанных с неоднородностью условий

местообитания. Коэффициент флористической общности Серенсена между составами альгоценозов бентали (станции правого берега (ст. 1–5) и левого берега (6–10)) был 0.56. Общее и относительное видовое богатство водорослей разных отделов всех типов донных альгоценозов смешалось в сторону диатомовых (56.3% состава), особенно в группировках эпипелона (59.9%), доля Chlorophyta ниже (39.7%), а цианопрокариоты более разнообразны в сообществах эпилитона (рис. 2). Для правобережья в сложении богатства альгофлоры заметнее значение зеленых водорослей (49.6%), особенно в обрастаниях водных макрофитов. Сравнение таксономического состава альгоценозов разных субстратов в право- и левобережье реки с использованием коэффициента флористического сходства Серенсена (рис. 3), четко разделило все станции на две группы – правобережные (A₁) и левобережные (A₂), кроме сообществ эпипелона ст. 5, которые оказались более сходными с таковыми донных группировок у левого берега.

Состав доминирующих видов (табл. 2) включал 33 таксона (16.6% общего видового состава) с преобладанием диатомовых (75.8% списка всех доминантов). Цианопрокариоты (15.2%) сильно уступали диатомеям, среди Chlorophyta отмечено только три вида (9%). Число доминантов микрофитобентоса мягких грунтов (9 ВВТ) вдоль правого берега богаче, чем левобережья (5) с доминированием *Stephanodiscus hantzschii* Grunow (и *S. minutulus* (Kütz.) Cleve et Möller у левого берега), причем их максимальное обилие приурочено к ст. 6–10 речного устья. Спорадически среди доминирующих эпипелона отмечены планктонные (*Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen, *A. ambigua* (Grunow) Simonsen, *Cyclotella meneghiniana* Kütz.) и планктонно-бентосные (*Melosira varians* C. Agardh, компоненты собственно бентосного комплекса (*Navicula cryptocephala* Kütz., *Oscillatoria* sp., *Amphora ovalis* (Kütz.) Kütz., *Cymatopleura solea* (Brébisson) W. Smith, *Cymbella* sp.) (рис. 4) развивались реже и с незначительными показателями доминирования и обилия.

Более разнообразен список доминирующих видов эпилитона (17 ВВТ) без заметных различий их числа в сообществах право- (14) и левобережья (12) и с максимальной представленностью цианопрокариот (5). Для него характерны виды рода *Navicula* (*N. tripunctata* (O.F. Müller) Bory, *N. cryptotenella* Lange-Bertalot, *N. cryptocephala*), *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Rabenhorst и *Oscillatoria* sp. Остальные цианопрокариоты (*Limnothrix* sp., *Planctolyngbya* sp., *Phormidium* sp. и *Gloeocapsa limnetica* (Lemmermann) Hollerbach) доминировали только по числу клеток. Спорадически состав доминантов комплексов эпилитона обогащался обрастателями (*Cocconeis placentula* Ehrenb., *Rhoicosphenia abbreviata* (C. Agardh) Lange-Bertalot, *Gom-*

phonema parvulum (Kütz.) Kütz.) и истинно бентосными формами (*Stauroneis gracilis* Ehrenb.), реже – зелеными водорослями (*Coelastrum microporum* Nägeli). Компоненты планктонных альгоценозов (*Stephanodiscus hantzschii*) и планктонно-бентосная *Melosira varians* имели заметно меньшие показатели частоты доминирования и обилия, чем в эпипелоне. Из зеленых нитчаток на некоторых камнях присутствовала *Cladophora glomerata*.

Набор ценозообразующих видов фитоперифитона (21) оказался в 1.23 раза богаче, чем таковой эпилитона и в 1.75 – эпипелона за счет диатомей без заметных различий числа доминантов вдоль берегов (16 видов на правом, 14 – на левом). Наибольшие значения показателей обилия и частоты доминирования (20–30%) были у *Cocconeis placentula*, *Melosira varians*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère и *Oscillatoria* sp. Реже в составе ценозообразующих компонентов входили *Cocconeis pediculus* Ehrenb., *Navicula tripunctata*, *Ulnaria acus* (Kütz.) Aboal, *Navicula capitatoradiata* H. Germain ex Gasse, *Coelastrum microporum* Nägeli и другие представители бентоса и фитообрастаний (рис. 4), а также компоненты планктонных альгоценозов (*Aulacoseira granulata*, *A. ambigua*, *Cyclotella meneghiniana*).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Развитие и оптимизация системы мониторинга качества воды больших эвтрофированных рек РФ в соответствии с современными подходами Водной рамочной директивы, принятой странами ЕС (European..., 2000) требует применения данных не только по фитопланктону, но также и по альгоценозам бентоса, которые предварительно нуждаются в тщательном изучении их состава и структуры. Река Ока – одна из крупнейших рек Европы в первые десятилетия XXI в. характеризовалась как водоток эвтрофно-гипертрофного типа с гидрокарбонатно-кальциевыми водами, повышенным содержанием сульфатов, органических веществ и компонентов минерального питания водорослей (Хедаириа, Охупкин, 2021). Видовой состав донных комплексов водорослей уже в начале вегетационного периода был весьма богатый (198 таксонов рангом ниже рода). Наибольшее разнообразие диатомовых по сравнению с другими группами в донных альгоценозах (в р. Оке 56.3% общего состава) – характерная черта фитобентоса больших и малых рек умеренного пояса (Владимирова, 1978; Комулайнен, 2004, 2005, 2019; Allan, Castillo, 2007 и др.). Менее заметная роль зеленых водорослей (39.7% списка видов), выделяющихся по разнообразию состава фитопланктона реки (45.1%) (Rivers of Europe, 2021), может быть связана с периодом исследова-

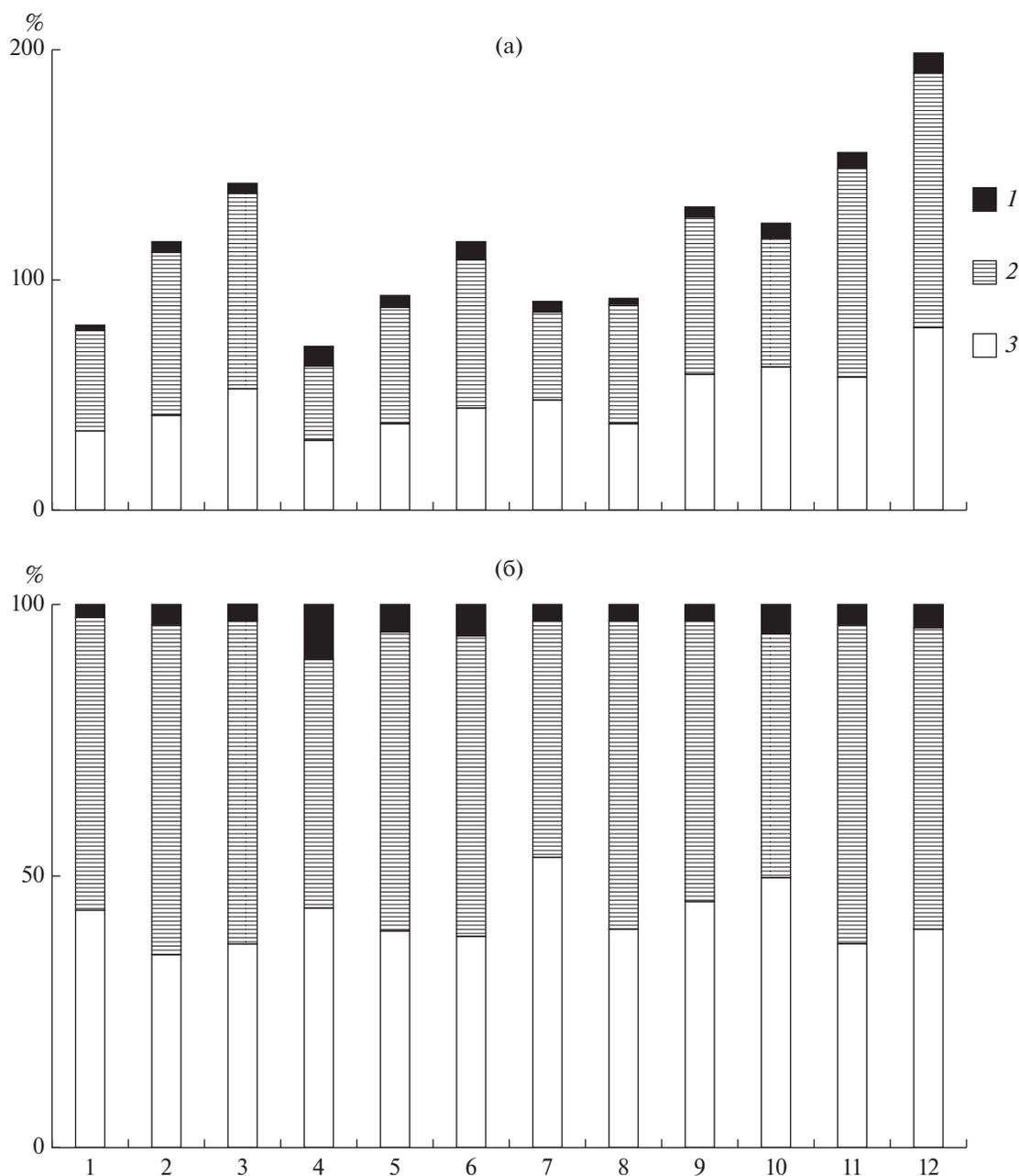


Рис. 2. Общее (а) и относительное (б) видовое богатство альгофлоры. Условные обозначения: 1 – Cyanoprokaryota, 2 – Bacillariophyta, 3 – Chlorophyta. Столбцы 1, 4, 7, 10 – правый берег; 2, 5, 8, 11 – левый берег; 3, 6, 9, 12 – все станции. Столбцы 1, 2, 3 – сообщества эпипелона (здесь и далее на правом, левом и на обоих берегах соответственно); 4, 5, 6 – эпилитон; 7, 8, 9 – эпифитон; 10, 11, 12 – общий состав всех альгоценозов.

ний (весенний сезон), когда они еще не были представлены в полном многообразии.

Начальные этапы формирования бентосных альгоценозов отразились на относительно небольших значениях удельного видового богатства (среднее для отдельных типов донных сообществ от 25 ± 1.6 (эпифитон), 26 ± 1.6 (эпилитон) до 32 ± 2.3 (эпипелон)). Это сопоставимо с удельным богатством перифитонных сообществ р. Дунай в

июне 1984–1986 гг. ($23–37$, 29 ± 1.7) (Ács, Kiss, 1993) и сообществ фитобентоса (заиленные пески) Нижнего Днепра ($21–38$, 24 ± 5.8) летом 1950–1970-х гг. и немного ниже такового для Верхнего ($27–50$, 38 ± 2.4) и Среднего ($31–59$, 42 ± 6.0) его участков (Владимирова, 1978).

Бореально-неморальный широтный градиент условий формирования стока (особенности подстилающих пород, растительности и почвообра-

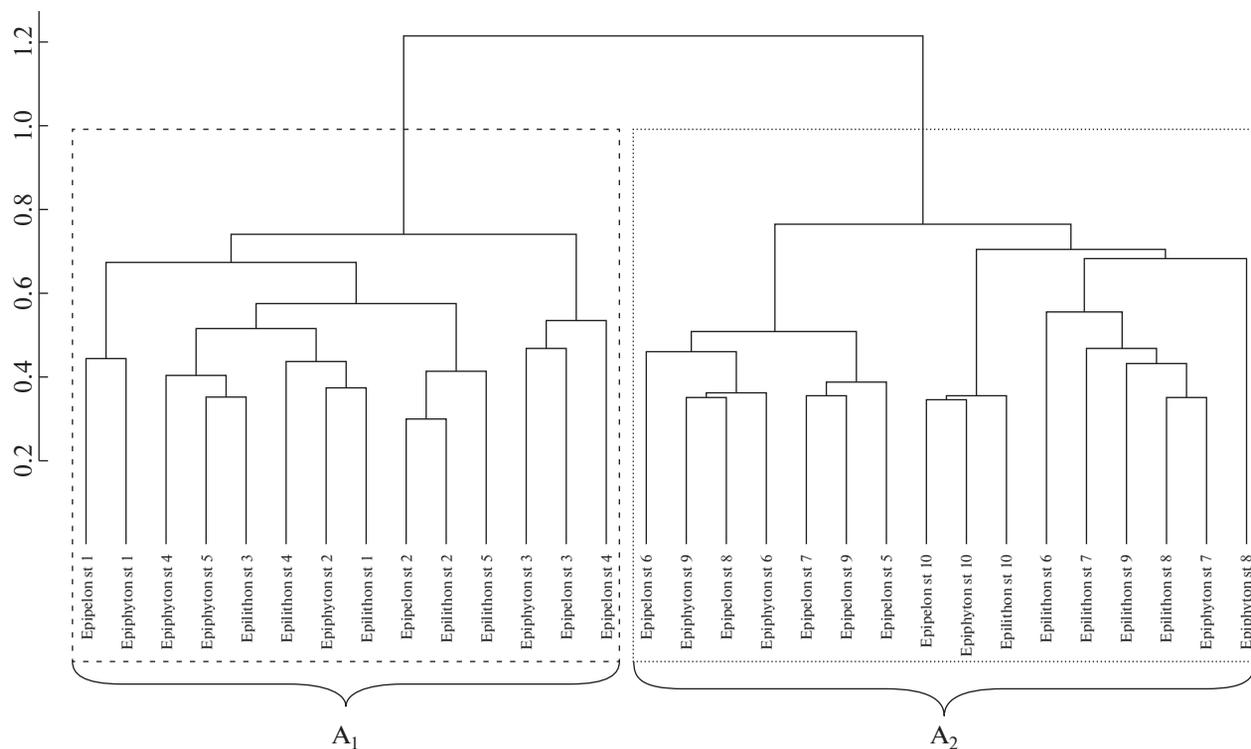


Рис. 3. Дендрограмма иерархической кластеризации видового состава альгоценозов бентоса. По оси ординат – расстояние объединения. По оси абсцисс: A_1 – ст. 1–5, A_2 – ст. 6–10.

зовательных процессов, динамика климата), характер и степень антропогенной освоенности территории водосбора, увеличение водности и протяженности речных экосистем – основные причины значительных изменений состава и структуры их бентосных альгоценозов от северо-запада РФ (Комулайнен, 2004, 2005; Станиславская, 2006; Rusanov et al., 2012) до бассейна Средней Волги. Среди доминантов отмечена тенденция обеднения состава на уровне крупных таксонов (отсутствие в р. Ока Rhodophyta, Chrysophyceae, Tribophyceae, Zygnematomphyceae; у Cyanoprokaryota разнообразие представителей смещено от Nostocales и Stigonematales к Oscillatoriales (*Oscillatoria*, *Phormidium*, *Pseudanabaena*, *Limnothrix*). В весенних альгоценозах не зарегистрировано доминирование *Stigeoclonium*, *Oedogonium*, *Ulothrix*, *Mougeotia*, *Spirogyra*, *Zygnema*, Desmidiaceae из-за преобладания *Cladophora glomerata*, развивающейся на некоторых камнях. Возможно, зеленые нитчатые водоросли будут более разнообразны и обильны в летне-осенний период. Среди общего флористического богатства зеленых полностью господствуют порядки Sphaeropleales и Chlorellales с разнообразием *Scenedesmus*, *Tetrastrum*, *Monoraphidium* и других коккоидных форм, характерных для эвтрофных вод (Трифонов, 1990; Царенко, 1990). В составе ведущих по обилию родов в р. Ока нет представителей олигоацидно-нейтраль-

ных, мезо-полигуменных олиготрофно-мезотрофных вод, таких как *Tabellaria (fenestrata, flocculosa)*, *Eunotia*, *Pinnularia*, *Ceratoneis (Hannaea)* и др., зачатую создающих основу количественного развития эпилимниона и эпифитона многих рек северо-запада России. В устье р. Оки на первые ранговые позиции по обилию выходят представители родов *Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira*, *Ulnaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Cocconeis* и *Oscillatoria*, заметные в северных водотоках при усилении эвтрофирования и загрязнения. Соотношение Cyanophyta и Chlorophyta, низкие значения которого рассматриваются как признак северных флор, в р. Ока возрастает до 1 : 10, что свидетельствует об увеличении роли диатомовых и зеленых водорослей в организации альгофлоры сообществ бентали. Возможно, данное заключение будет подвергнуто корректировке при анализе сборов за весь период вегетации.

Известно, что распределение ключевых абиотических факторов (температуры, характера и интенсивности гидродинамических явлений, неоднородности рельефа дна, субстрата и др.) определяют важнейшие параметры донных альгоценозов (Allan, Castillo, 2007). Среди них частота и сила внешних нарушений среды, оцениваемая динамикой расхода воды (Ács, Kiss, 1993; Biggs, Smith, 2002), часто бывают лимитирующими (Комулайнен, 2005; Voix et al., 2010; Tang, Dudgeon, 2013).

Таблица 2. Максимальная численность и биомасса и средние частоты встречаемости и доминирования доминирующих видов альгоценозов бентали право- (ст. 1–5) и левобережья реки (ст. 6–10)

Водоросли	Ст. 1–5						Ст. 6–10					
	Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон		Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	$\frac{148.7}{100(23)}$	$\frac{62.0}{100(23)}$	–	$\frac{1.4}{100(9)}$	$\frac{0.55}{76(17)}$	$\frac{0.44}{76(20)}$	$\frac{257.8}{100(33)}$	$\frac{478.0}{100(33)}$	–	$\frac{4.45}{70(10)}$	$\frac{0.85}{100(23)}$	$\frac{1.44}{100(23)}$
<i>S. minutulus</i>	–	–	–	–	–	–	$\frac{35.5}{20(7)}$	$\frac{6.1}{20(3)}$	–	–	–	–
<i>Aulacoseira granulata</i>	–	–	–	–	$\frac{0.14}{29(6)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>A. ambigua</i>	–	–	–	–	$\frac{0.10}{53(3)}$	$\frac{0.36}{53(3)}$	$\frac{0.69}{100(7)}$	–	–	–	$\frac{0.05}{60(3)}$	–
<i>Cyclotella meneghiniana</i>	$\frac{36.7}{38(3)}$	$\frac{9.31}{38(3)}$	–	–	–	$\frac{0.05}{59(3)}$	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclotella</i> sp.	–	$\frac{1.47}{25(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Melosira varians</i>	–	$\frac{3.08}{88(6)}$	–	$\frac{2.42}{50(3)}$	$\frac{0.5}{82(6)}$	$\frac{2.65}{82(37)}$	–	–	–	$\frac{3.22}{40(3)}$	–	$\frac{0.66}{70(13)}$
<i>Amphora ovalis</i>	–	$\frac{0.25}{63(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cocconeis placentula</i>	–	–	–	$\frac{6.1}{50(3)}$	$\frac{0.96}{88(9)}$	$\frac{4.2}{88(9)}$	–	–	–	–	$\frac{3.52}{70(13)}$	$\frac{3.84}{70(23)}$
<i>C. pediculus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.11}{40(7)}$	$\frac{0.3}{40(10)}$
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>	–	–	–	$\frac{0.82}{60(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Ulnaria ulna</i>	–	–	–	$\frac{2.4}{30(6)}$	$\frac{0.05}{82(11)}$	$\frac{1.18}{82(31)}$	–	–	–	–	–	$\frac{0.03}{50(3)}$
<i>U. acus</i>	–	–	–	–	–	$\frac{0.18}{24(9)}$	–	–	–	–	–	–
<i>Cymbella tumida</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.52}{20(3)}$
<i>Cymbella</i> sp.	–	$\frac{1.12}{38(3)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Diatoma tenuis</i>	–	–	–	–	$\frac{0.36}{88(3)}$	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.04}{50(3)}$
<i>Fragilaria pulchella</i>	–	–	–	–	$\frac{0.04}{6(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gomphonema parvulum</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{1.24}{90(3)}$	–	–
<i>Navicula cryptocephala</i>	–	–	–	$\frac{0.17}{80(6)}$	–	–	$\frac{18.98}{50(3)}$	$\frac{17.95}{50(3)}$	$\frac{0.69}{70(3)}$	$\frac{2.01}{70(17)}$	–	$\frac{0.87}{40(1)}$
<i>N. tripunctata</i>	–	–	–	$\frac{19.95}{80(23)}$	–	$\frac{0.17}{76(6)}$	–	–	$\frac{15.1}{100(7)}$	$\frac{21.97}{100(27)}$	–	$\frac{0.34}{100(3)}$

Таблица 2. Окончание

Водоросли	Ст. 1–5						Ст. 6–10					
	Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон		Эпипелон		Эпилитон		Эпифитон	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>N. cryptotenella</i>	–	–	$\frac{10.1}{80(6)}$	$\frac{6.26}{80(2)}$	–	–	–	–	$\frac{12.74}{100(10)}$	$\frac{3.78}{100(1)}$	–	–
<i>N. capitatoradiata</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.03}{60(3)}$	$\frac{0.45}{60(7)}$
<i>Stauroneis gracilis</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{1.33}{10(3)}$	–	–
<i>Nitzschia dissipata</i>	–	–	–	$\frac{1.16}{60(9)}$	–	–	–	–	$\frac{21.03}{100(1)}$	$\frac{6.85}{100(7)}$	–	–
<i>Cymatopleura solea</i>	–	$\frac{1.56}{30(3)}$	–	–	–	$\frac{0.12}{18(3)}$	–	$\frac{1.50}{40(3)}$	–	–	–	–
<i>Coelastrum microporum</i>	–	–	–	$\frac{0.1}{40(3)}$	$\frac{0.31}{47(6)}$	–	–	–	$\frac{1.71}{60(3)}$	–	$\frac{0.68}{80(3)}$	–
<i>Tetrastrum triangulare</i>	–	–	–	–	$\frac{0.05}{24(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Characium</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{0.207}{70(7)}$	–
<i>Oscillatoria</i> sp.	$\frac{24.72}{25(6)}$	–	$\frac{105.4}{100(26)}$	$\frac{5.96}{100(2)}$	$\frac{0.3}{59(2)}$	$\frac{0.02}{59(3)}$	–	–	$\frac{8.21}{70(13)}$	$\frac{0.36}{70(1)}$	$\frac{1.46}{20(7)}$	–
<i>Limnothrix</i> sp.	–	–	$\frac{56.5}{10(3)}$	–	$\frac{36.7}{38(3)}$	–	–	–	–	–	–	–
<i>Planktolyngbya</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	$\frac{19.46}{10(3)}$	–	–	–
<i>Phormidium</i> sp.	–	–	$\frac{66.4}{30(6)}$	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gloeocapsa limnetica</i>	–	–	$\frac{0.62}{50(3)}$	–	–	–	–	–	$\frac{5.43}{40(3)}$	–	–	–

Примечание. Над чертой: *N* – численность, млн кл./10 см², *B* – биомасса, мг/10 см²; под чертой – средние частоты встречаемости (%) и в скобках доминирования, соответственно по численности и биомассе. Прочерк – отсутствие доминирования вида.

Скорость потока достаточно резко снижается в рипали по сравнению с медиалью (Левадная, 1986). Кроме того, изоляция левобережной части устья р. Оки от основного ее русла островом (рис. 1) приводит к формированию здесь более застойных условий (замедление течения, интенсивности ветрового перемешивания и волновых явлений), чем в правобережье. Увеличение прозрачности (в 1.2 раза) и температуры воды (в 1.14) при снижении силы внешних, по отношению к сообществу, нарушений сопровождалось ростом флористического богатства альгоценозов на ст. 6–10. Так, число родов в составе альгофлоры левобережных станций реки выросло в сравнении с правобережными в 1.16 раз, число видов – в 1.36 раза,

с учетом внутривидовых таксонов и определенных только до рода – в 1.24 раза. Заметнее других (в 1.78 раза) стал богаче состав эпипелона и эпилитона (в 1.61 раза), менее – эпифитона (1.44). При отсутствии больших различий в количестве преобладающих компонентов альгоценозов (24 на правом берегу, 22 на левом) их состав в ценозах эпипелона существенно поменялся (коэффициент сходства Серенсена 0.29) и менее заметно – эпифитона (0.60) и эпилитона (0.69). Сходство состава доминантов отдельных типов сообществ в более застойных условиях оказалось несколько ниже (эпипелон–эпифитон – 0.32, эпилитон–эпифитон – 0.46, эпипелон–эпилитон – 0.24), чем в районе с более выраженной гидродинамической

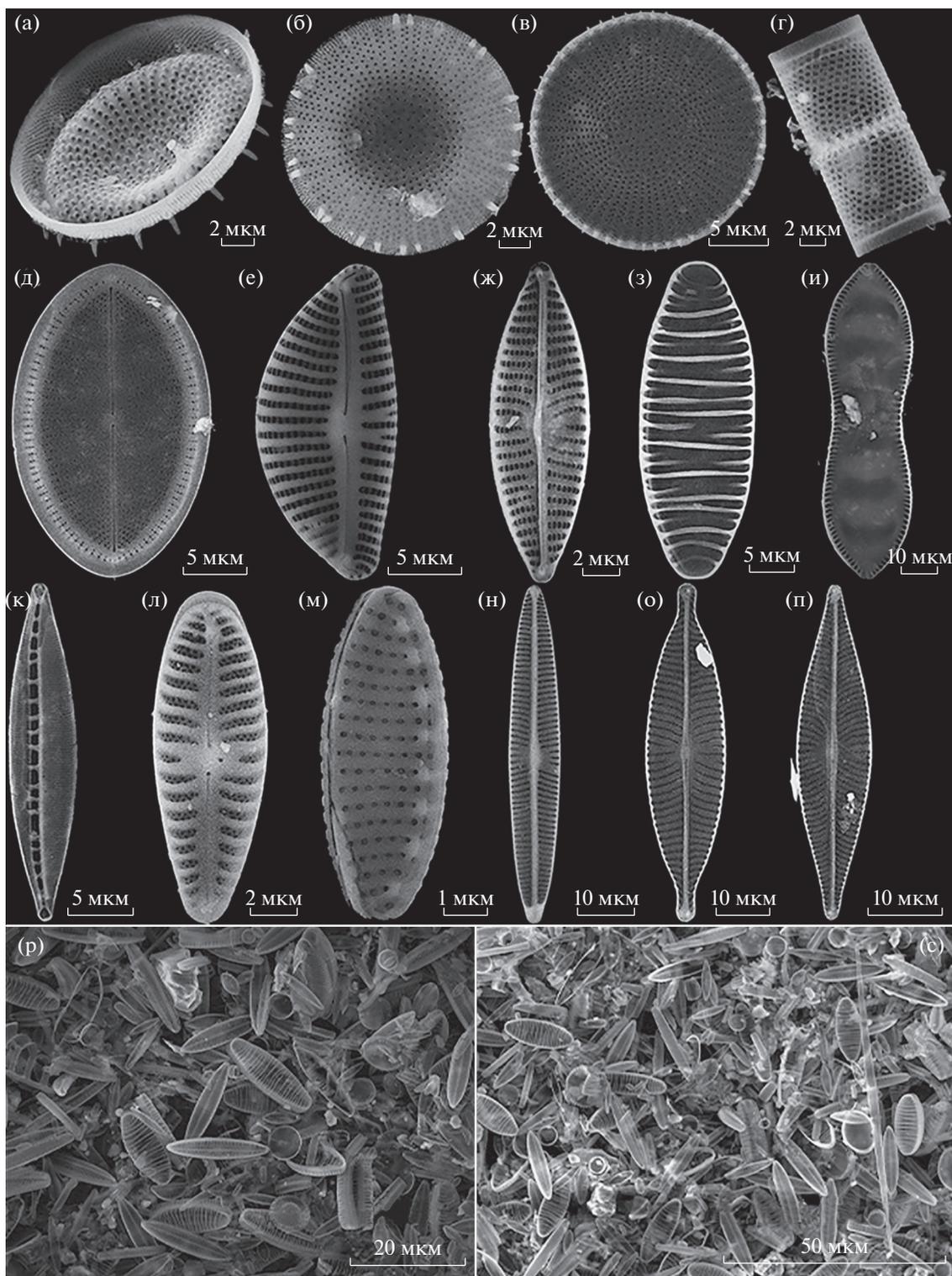


Рис. 4. Преобладающие виды Bacillariophyta. а–в – *Stephanodiscus neoastraea* Håk. & Hickel, г – *Aulacoseira ambigua*, д – *Cocconeis placentula*, е – *Encyonema cespitosum* Kütz., ж – *Navicula cryptotonella*, з – *Diatoma vulgare* Bory, и – *Cymatopleura solea*, к – *Nitzschia dissipata*, л – *Gomphonema minutum* (C. Agardh) C. Agardh, м – *Nitzschia inconspicua* Grunow, н – *Navicula tripunctata*, о – *N. capitatoradiata*, п – *N. trivialis* Lange-Bertalot, р, с – различные виды диатомей.

Таблица 3. Значимые ($p \leq 0.05$) коэффициенты корреляции удельного видового богатства (S) и числа доминирующих видов (S_d) альгоценозов бентали и факторов водной среды

Альгоценозы бентали	S			S_d		
	Ст. 1–5	Ст. 6–10	Ст. 1–10	Ст. 1–5	Ст. 6–10	Ст. 1–10
Эпипелон	Elect (–0.79)	–	Transp (0.62) Temp (0.61)	pH (–0.72)	–	Temp (–0.59) Elect (–0.51)
Эпилитон	–	Transp (0.73) Elect (–0.67)	Transp (0.47)	–	–	–
Эпифитон	Temp (0.60) pH (0.68)	–	Temp (0.56)	S (0.50) Temp (0.60)	–	–
Все альгоценозы	Elect (–0.41) pH (0.51)	Temp (0.40)	Transp (0.27) Temp (0.55) Elect (0.26)	–	–	pH (0.24)

Примечание. Elect – электропроводность, pH – активная реакция среды, Temp – температура, Transp прозрачность.

активностью (правый берег, соответственно 0.56, 0.53 и 0.26). Это можно рассматривать как проявление определенной пространственной дифференциации альгоценозов бентали в более устойчивых условиях среды. При этом, судя по коэффициентам вариации (C_v), температура и электропроводность оказались более выравненными в правобережном потоке реки (соответственно $C_v = 6$ и 11%), чем в левобережном (31 и 19%), а прозрачность и активная реакция среды – наоборот (соответственно 30 и 27% в право- и 7 и 24% в левобережье). Корреляционный анализ связи основных флористических параметров сообществ (S , S_d) с некоторыми важнейшими факторами среды обитания (табл. 3) показал, что характеристики, суммарные для всех альгоценозов, сильнее связаны с температурой ($r = 0.55$) и меньше – с прозрачностью, электропроводностью и pH воды (0.26–0.27). Для видового богатства эпифитона и эпипелона более значимый параметр – температура воды, а ее прозрачность – для эпипелона и эпилитона. Количество доминантов бентосных сообществ для всего массива станций продемонстрировало незначительную отрицательную связь с температурой и электропроводностью воды (эпипелон), а для перечня всех сообществ – очень слабую, но достоверную связь с pH водных масс. Слабая связь удельного видового богатства с числом доминантов проявилась только в сообществах эпифитона правобережных станций реки, в левобережье этот показатель не коррелировал ни с видовым богатством, ни с основными факторами местообитания.

Выводы. Таким образом, высокое разнообразие состава альгофлоры, показатели количественного развития доминантов, их значимые индикаторные свойства позволяют надежно и адекватно оценить экологическое состояние и качество воды исследованной водной экосистемы. Состав альгоценозов бентали устьевого

участка р. Оки (198 ВВТ) сформирован диатомовыми (56.3%), зелеными водорослями (39.7) и цианопрокариотами (4.0), что свойственно и другим крупным эвтрофированным рекам умеренной зоны. Низкое разнообразие цианобактерий – следствие начала вегетационного периода. Богатство альгофлоры сформировано эврибионтными представителями мезотрофных и эвтрофно-гипертрофных вод из родов: *Scenedesmus* (39 ВВТ), *Nitzschia* (14), *Navicula* (8), *Fragilaria* (7), *Gomphonema* (7), *Tetrastrum* (6), *Monoraphidium* (6), *Pediasstrum* (4) и др. Наряду с обитателями дна и обрастаний (*Navicula*, *Nitzschia*, *Gomphonema*, *Ulnaria*, *Cocconeis*, *Oscillatoria*), к значимым с ценологических позиций компонентам сообществ относятся типичные планктеры (*Stephanodiscus*, *Aulacoseira*, *Melosira*), что отражает генетические связи альгофлоры потамали и прибрежной бентали. Снижение интенсивности внешних нарушений (гидродинамика) на фоне роста температуры и прозрачности воды при отсутствии биогенного лимитирования способствует увеличению интегрального видового богатства бентосных альгоценозов, в основном, за счет диатомовых, и росту показателей обилия доминантов, способствуя их заметной пространственной дифференциации вдоль берегов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа осуществлена в рамках выполнения научно-исследовательских работ Института биологии и биомедицины Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского “Исследование структуры и динамика растительного покрова Нижегородского Поволжья в условиях антропогенной трансформации территории и изменения климата” (34.29.35, 2019–2023).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беляева П.Г. 2014. Состав и структура фитоперифитона реки Сылва (Пермский край) // Бот. журн. Т. 99. № 8. С. 903.
- Владимирова К.С. 1978. Фитомикробентос Днепра, его водохранилищ и Днепроовско-Бугского лимана. Киев: Наук. думка.
- Водоросли. Справочник. 1989. Киев: Наук. думка.
- Джамалов Р.Г., Никаноров А.М., Решетняк О.С. и др. 2017. Воды бассейна Оки: химический состав и источники загрязнения // Вода и экология. № 3. С. 114.
- Комулайнен С.Ф. 2003. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Комулайнен С.Ф. 2004. Фитоперифитон рек Республики Карелия // Бот. журн. Т. 89. № 3. С. 18.
- Комулайнен С.Ф. 2005. Структура и функционирование фитоперифитона в малых реках Восточной Фенноскандии: Дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург. 257 с.
- Комулайнен С.Ф. 2019. Фитоперифитон реки Кемь и ее притоков (Республика Карелия, Россия) // Algologia. Т. 29. № 2. С. 155.
- Левадная Г.Д. 1986. Микрофитобентос реки Енисей. Новосибирск: Наука.
- Метелева Н.Ю. 2013. Структура и продуктивность фитоперифитона водоемов бассейна Верхней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок.
- Метелева Н.Ю., Девяткин В.Г. 2005. Формирование и продуктивность перифитона Рыбинского водохранилища: состав и обилие // Биология внутр. вод. № 2. С. 56.
- Неврова Е.Л., Снигирева А.А., Петров А.Н. и др. 2015. Руководство по изучению морского микрофитобентоса и его применению для контроля качества среды. Севастополь: Н. Орианда.
- Оксиюк О.П., Давыдов О.А. 2011. Санитарно-гидробиологическая характеристика водных экосистем по микрофитобентосу // Гидробиол. журн. Т. 47. № 4. С. 66.
- Оханкин А.Г. 1998. Видовой состав фитопланктона как показатель условий существования в водотоках разного типа // Ботан. журн. Т. 83. № 9. С. 1.
- Оханкин А.Г., Андриянова Н.В., Максимова В.А. и др. 2015. Динамика гидрохимического состава вод нижнего течения р. Оки // Вода: химия и экология. № 5. С. 15.
- Оханкин А.Г., Хедауриа Т. 2019. Диатомовые водоросли как компонент донных альгоценозов устьевого участка реки Оки // Вопросы современной альгологии. № 2 (20). С. 60. URL: <http://algology.ru/1494>.
- Станиславская Е.В. 2006. Структура перифитона как показатель экологического состояния притоков Ладожского озера и реки Невы // Оценка экологического состояния рек бассейна Ладожского озера по гидрохимическим показателям и структуре гидробиоценозов. Санкт-Петербург: Лема. С. 91.
- Трифопова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Ленинград: Наука. Ленингр. отделение.
- Хедауриа Т.М., Оханкин А.Г. 2021. Диатомовые водоросли альгоценозов бентали как показатели качества воды устья р. Оки (Россия) // Принципы экологии. № 3. С. 99. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11583>
- Царенко П.М. 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка.
- Ács É., Kiss K. 1993. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary) // Hydrobiologia. V. 249. P. 125.
- Allan J.D., Castillo M.M. 2007. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. New York: Chapman and Hall. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6>
- Bere T., Tundisi J.G. 2010. Biological monitoring of lotic ecosystems: the role of diatoms // Brazilian J. Biology. V. 70. P. 493.
- Biggs B.J.F., Smith R.A. 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: Effect of flood disturbance and nutrients // Limnol., Oceanogr. V. 47. № 4. P. 1175.
- Boix D., Garcia-Berthou E., Gascon S. et al. 2010. Response of community structure to sustained drought in Mediterranean rivers // J. Hydrol. V. 383. P. 135.
- Chaïb N., Tison-Rosebery J. 2012. Water quality assessment and application of the biological diatom index in the Kebir-East wadi, Algeria // African J. Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 59.
- European Communities. 2000. European Communities Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy // Official Journal of the European Communities, 43 (L327) (2000).
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2019. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <https://www.algaebase.org>.
- Laplace-Tretyure C., Peltre M.C., Lambert E. et al. 2014. Guide pratique de détermination des algues macroscopiques d'eau douce et de quelques organismes hétérotrophes. Version électronique (pdf) // Les Éditions d'Irstea Bordeaux, Cestas.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org>.
- Rivers of Europe. 2021. Netherlands: Elsevier.
- Rusanov A.G., Stanislavskaya E.V., Ács É. 2012. Periphytic algal assemblages along environmental gradients in the rivers of the Lake Ladoga basin, Northwestern Russia: implication for the water quality assessment // Hydrobiologia. V. 695. P. 305.
- Tang T.S., Niu D., Dudgeon. 2013. Responses of epibenthic algal assemblages to water abstraction in Hong Kong streams // Hydrobiologia. V. 703. P. 225.

Composition and Structure of Benthic Algae Communities of a Large Eutrophic River. I. Taxonomic Characteristics and Dominant Species of Communities (Oka River, Russia)

T. Khedairia¹, *, A. G. Okhapkin¹, and D. G. Fukina²

¹*Lobachevsky University, Institute of Biology and Biomedicine, Department of Botany and Zoology, Nizhny Novgorod, Russia*

²*Lobachevsky University, Institute of Chemistry, Nizhny Novgorod, Russia*

**e-mail: khedairia.ta@gmail.com*

The species composition and taxonomic structure of the benthic algae community of the mouth of a large eutrophic-hypertrophic river in the period after the recession of the flood are characterized. In a comparative aspect, the features of these indicators in the communities of microphytobenthos of soft soils, periphyton of stony substrates and aquatic macrophytes are determined. The dominant complexes of community are identified, their spatial and substrate heterogeneity is determined. Relationships between floristic parameters (specific species richness, number of dominant community species) and some environmental factors (transparency, electrical conductivity, water temperature and pH) have been established.

Keywords: benthic algae community, algaeflora, taxonomic structure, dominant species, spatial heterogeneity, environmental factors, estuary Oka