

УДК 576.2: 282.232/275

Ф.Б. ШКУНДИНА, Г.А. ГУЛАМАНОВА

Башкирский государственный университет, каф. ботаники,
ул. Заки Валиди, 32, 450074 Уфа, Башкортостан, Россия

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ АВТОТРОФНОГО ПЛАНКТОНА ОЗЕР РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН, РОССИЯ

Обобщены результаты изучения автотрофного планктона 9 озер Республики Башкортостан за период с 1978 г. по 2007 г. Выявлено 587 видов и внутривидовых таксонов водорослей. Рассмотрено α -, β - и γ -разнообразие.

К л ю ч е в ы е с л о в а : автотрофный планктон, Республика Башкортостан, озера, α -, β - и γ -разнообразие.

Введение

Разнообразие водорослей определенной территории включает в себя ряд взаимно подчиненных по иерархическому принципу пространственных единиц-фитохорий различного ранга, высшим из которых является флора отдельного региона или континента (γ -разнообразие) (Примак, 2002). γ -разнообразие определяется как общее разнообразие группы участков. Это экосистемное разнообразие. Термин “ β -разнообразие” выражает степень изменения видового состава по географическому градиенту. β -разнообразие характеризует степень различий или сходства ряда местообитаний или выборок с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов. Альгофлору конкретного водного объекта С.С. Баринова с соавт. (2006) рассматривает как α -разнообразие. Исследования флоры водорослей (α -разнообразие) как множества видов и как системы взаимодействующих и сопряженно эволюционирующих популяций видов (Юрцев, 1982) начинается с оценки видового состава. Альгофлора формируется в течение десятков и сотен лет, поэтому фрагментарных исследований может быть недостаточно для адекватной их оценки. С этой точки зрения наибольший интерес представляют альгофлоры, изучавшиеся в течение десятка и более лет.

Новым этапом изучения водных объектов на Урале и прилегающих территориях в начале XXI в. явились работы, обобщающие многолетние исследования фитопланктона озер. Примером таких исследований могут служить работы Л.В. Снитько (2005) на Южном Урале. Автор изучил и обобщил состав фитопланктона ряда разнотипных озер бассейна р. Миасс. В фитопланктоне исследуемых озер выявлено 545 таксонов водорослей. Работы М.И. Ярушиной с соавт. посвящены исследованию альгофлоры, а также новым и редким видам водорослей отдельных водоемов от Полярного и Приполярного до Южного Урала (Стенина, 1993; Ярушина, 2002, 2003, 2004). Т.Н. Яценко-Степанова с соавт. (2005, 2007)

© Ф.Б. Шкундина, Г.А. Гуламанова, 2011

обобщили двадцатилетние наблюдения за динамикой фитопланктона озер степного Приуралья. В фитопланктоне выявлено 734 вида и разновидности водорослей, отмечена характерная многопиковая сукцессия количественных показателей. К массовым отнесено около 90 видов.

Первые сведения о водорослях Республики Башкортостан (РБ) появились в работе Ю. Шелля (1883). Он представил список видов, определенных на территории Уфимской и Оренбургской губерний. Экспедиция АН СССР в 1929–1931 гг. изучила доминирующие виды фитопланктона некоторых пойменных озер. Подробный флористический анализ был сделан украинскими альгологами под руководством проф. Я.В. Ролла, обследовавшими оз. Кандрыкуль (Ролл, 1947). Систематические исследования озер начинаются с 1978 г. (Шкундина, 1983, 1992).

Был исследован фитопланктон пойменных озер р. Белой (Шкундина, Денисова, 2002; Денисова, 2003). В настоящее время продолжается изучение фитопланктона разнотипных озер РБ (Гуламанова, 2006, 2008; Шкундина, 2008а, 2009).

До настоящего времени отсутствует обобщающая сводка по α - и β -разнообразию планктонных водорослей и цианопрокариот озер РБ. Анализ результатов многолетних систематических исследований фитопланктона карстовых, пойменных и тектонических озер представляет интерес с точки зрения составления кадастра видов автотрофного планктона региона, а также позволяет оценить антропогенную динамику экосистем водных объектов.

Цель данной работы – систематизировать результаты исследований планктонных цианопрокариот и водорослей разнотипных озер РБ в период с 1978 г. до настоящего времени.

Нам предстояло изучить и проанализировать γ -разнообразие планктонных водорослей и цианопрокариот озер на территории РБ; систематизировать результаты изучения α -разнообразия фитопланктона разнотипных озер на основании флористических характеристик; выявить степень сходства видового состава фитопланктона озер на основе индексов β -разнообразия и кластерного анализа.

Материалы и методы

Республика Башкортостан расположена в пределах Южного Урала и Предуралья. Восточная ее часть за хребтовым Уралом относится к Азии, западная, представляющая наибольшую часть республики, – к Европе. Предуралье представляет собой предгорную равнину, которая с приближением к Уральским горам постепенно переходит в увалисто-холмистую местность. Южный Урал в геоморфологическом отношении – это ряд меридионально вытянутых хребтов. Зауралье характеризуется холмисто-увалистым рельефом (Шкундина, 2008б).

На территории РБ находится около 1000 озер, включая и мелкие, площадями зеркала менее 0,1 км² (Гареев, 1995). Они распределены неравномерно: на долю Предуралья приходится около 75 % озер. Преоб-

ладающее их количество (около 700) относится к пойменным. Зауралье, характеризующееся наличием замкнутых котловин и понижений, отличается плотным чередованием значительного количества озерных чаш (Гареев, 2001).

Озера Асликуль, Кандрыкуль, Шамсутдин, Ширень, Кулеш, Узить, Исяккуль, Татыш находятся на восточном склоне Русской платформы в Предуралье. Асликуль и Кандрыкуль имеют карстовое происхождение. Шамсутдин, Ширень, Кулеш, Узить, Исяккуль, Татыш входят в совокупность паводково-пойменных комплексов вдоль р. Белой, являясь типичными старицами. Оз. Яктыкуль расположено в Зауралье и является водоемом тектонического происхождения (Гареев, 2001). Морфометрические характеристики озер приведены в табл. 1.

Таблица 1

Морфометрические характеристики исследованных озер (Гареев, 2001; Реестр ..., 2006)

Озеро	Площадь, км ²	Длина, км	Ширина, км	Ср. глубина, м	Макс. глубина, м	Бассейн реки	Происхождение
Кандрыкуль	15,6	6,55	2,38	7,2	15,6	Ик	Карстовое
Асликуль	23,5	7,1	3,3	5,1	8,1	Белая	Карстовое
Шамсутдин	3,2	8	макс.*0,3 6	6,5	11,8	Белая	Пойменное
Ширень	0,61	2	0,32	2,5	-	Белая	Пойменное
Кулеш	0,68	3	макс. 0,30	3,5	-		Пойменное
Узить	0,76	9	0,06	5	-	Белая	Пойменное
Исяккуль	0,72	4	0,25	3	-	Белая	Пойменное
Татыш	0,38	4	макс. 0,40	3	7	Белая	Пойменное
Яктыкуль	7,7	4,06	1,89	10,6	28	Урал	Тектоническое

Обозначения. "-" — данные отсутствуют.

Отбор проб проводили с 1978 по 2007 гг. в различные биологические сезоны. Методика сбора и обработка проб соответствовала общепринятым подходам в изучении водорослей (Топачевский, Масюк, 1984; Водоросли, 1989). Были использованы данные Н.Н. Денисовой (2003), а также собственные данные с 1978 по 2007 г.

При анализе систематической структуры отдел *Cyanoprokaryota* рассматривался по J. Komárek, K. Anagnostydis (1988, 1989), отделы *Euglenophyta*, *Dinophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta* — по З.И. Ветровой (Водорос-

ли, 1989), отдел *Bacillariophyta* – по F. Round, R. Crawford, D. Mann (1990), отдел *Chlorophyta* – по П.М. Царенко (1990) (пор. *Chlorococcales*), кл. *Conjugatophyceae* (*Zygnematoophyceae*) – по Г.М. Паламарь-Мордвинцевой (Водоросли, 1989).

Для анализа сходства систематической структуры разнообразия водорослей озер мы применяли коэффициент общности видового состава Серенсена-Чекановского (Шмидт, 1980, 1984). Для оценки γ -разнообразия рассчитывали индекс по Шультру и Риклефсу по формуле:

$$Y = \alpha \times \beta \times n,$$

где n – общее число местообитаний или ключевых участков (число створов, на которых отбирались пробы), α и β – среднее число видов на створах обследованных озер.

α -Разнообразию оценивали по индексу видового богатства Маргалейфа и индексу видового богатства Менхиника (Лебедева и др., 2002).

В качестве показателей систематического разнообразия использовали пропорции флоры: среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семействе (р/с), среднее число видов в роде (в/р). Пропорции флоры, будучи простыми отношениями показателей флористического богатства, коррелируют с последними (Шмидт, 1984).

Некоторые лимнические показатели обследованных озер приведены в табл. 2.

Результаты и обсуждение

1. Общая характеристика состава планктонных *Cyanoprokaryota* и флоры водорослей разнотипных озер РБ (γ -разнообразие)

К настоящему времени в автотрофном планктоне исследованных озер выявлено 587 видов и внутривидовых таксонов (ввт.) водорослей и цианопрокариот из 150 родов, 60 семейств, 36 порядков, 11 классов и 8 отделов. Их таксономическая структура представлена в табл. 3.

По числу видов и внутривидовых таксонов отделы распределялись следующим образом: *Chlorophyta* – 231, *Bacillariophyta* – 196, *Cyanoprokaryota* – 83, *Euglenophyta* – 34, *Dinophyta* – 17, *Xanthophyta* – 13, *Chrysoophyta* – 9, *Cryptophyta* – 4.

Cyanoprokaryota составили 14,1 % изученного состава автотрофного планктона (см. табл. 1). В порядке *Chroococcales*, представленного сем. *Microcystaceae*, выявлено 42 вида и ввт. таксона водорослей, относящихся к 11 родам. Наибольшим видовым разнообразием характеризовались рода *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb., *Merismopedia* (Meyen) Elenkin (7 видов и ввт.) и *Microcystis* (Kütz.) Elenkin – 6 видов. Рода *Dactylococopsis* Hansg., *Aphanothece* (Nageli) Elenkin содержат по 5 ввт., род *Coelosphaerium* (Nageli) Elenkin – 4. Остальные рода данного порядка содержали небольшое количество видов (1-2 вида), составившие 9,6 % общего видового разнообразия *Cyanoprokaryota*. Большинство из встреченных видов имеют широкое географическое распространение и являются обычными возбу-

дителями «цветения» в континентальных водоемах планеты (Водоросли ..., 2006).

Таблица 2

Лимнические показатели обследованных озер

Озеро	Жесткость, ммоль/дм ³	pH	Температура, °C	Прозрачность, м
Кандрыкуль	7	8,1	18	2,3-3,9
Асликуль	7,3	7,4	18	3,1-7
Шамсутдин	8,1	8	19	1,05-2
Ширень	3	7,4	27	-
Кулеш	3,4	7,5	18	-
Узить	4,2	7,6	18	-
Исяккуль	4	7,2	20	-
Татыш	9,2	8,1	20	0,45-1,7
Яктыкуль	7,2	8,1	18	2,1-6,9

Примечание: " - " – данные отсутствуют.

Таблица 3

Таксономическая структура альгофлоры исследованных озер

Отдел	Количество					Пропорции флоры (р/с:р/к:в/с)
	клас-сов	по-ряд-ков	семейств	родов	видов и ввт. (% во флоре)	
<i>Cyanoprokaryota</i>	1	3	4	18	83 (14,1)	4,5:4,6:20,7
<i>Euglenophyta</i>	1	1	1	4	34 (5,8)	4:8,5:34
<i>Dinophyta</i>	1	2	2	4	17 (2,9)	2:4,2:8,5
<i>Chrysophyta</i>	1	1	1	6	9 (1,5)	6:1,5:9
<i>Cryptophyta</i>	1	1	1	1	4 (0,7)	1:4:4
<i>Bacillariophyta</i>	3	14	19	33	196 (33,4)	1,7:5,9:10,3
<i>Xanthophyta</i>	1	6	8	12	13 (2,2)	1,5:1,1:1,6
<i>Chlorophyta</i>	2	8	24	72	231 (39,4)	3:3,2:9,6
Всего	11	36	60	150	587 (100)	2,5:3,9:9,8

Обозначения: р/с – среднее число родов в семействе, р/к – родовой коэффициент, в/с – среднее число видов в семействе.

В порядке *Nostocales* разнообразно был представлен род *Anabaena* Bory ex Bornet. et Flahault (13 видов) из семейства *Nostocaceae*. Всего в порядке насчитывался 21 вид и ввт. Порядок *Oscillatoriales* характеризовался практически таким же разнообразием (20 видов и ввт.), лидировали рода *Phormidium* Kütz. (10 видов) из *Phormidiaceae*, *Oscillatoria* Vauch. (6 видов и ввт.) – из *Oscillatoriaceae*.

Эвгленовые водоросли были представлены 34 видами и ввт., составившими 8,6 % всей выявленной планктонной альгофлоры. Ведущим

был род *Euglena* Ehrenb., включающий 12 видов и ввт., *Phacus* Duj. – 11, *Trachelomonas* Ehrenb. – 9, *Lepocinclis* Perty – 3 вида и ввт. соответственно.

Из *Chrysophyta* в исследованных озерах было выявлено 9 видов, принадлежащих сем. *Chryomonadaceae* (пор. *Chryomonadales*, класс *Heterochrysophyceae*). Род *Dinobryon* Ehrenb. включал 3 вида и ввт., *Synura* Ehrenb. – 2, остальные рода (*Chromulina* Cienk., *Chrysococcus* G.A. Klebs, *Chrysosphaerella* L. Lauterborn, *Chrysamoeba* G.A. Klebs) были представлены одним видом.

В отделе *Dinophyta* выявлено 17 видов и ввт. водорослей, в т.ч. повсеместно распространенные виды: *Ceratium hirundinella* (O. Müll.) Bergh., *Glenodinium quadridens* (Stein) J. Schiller, *Peridinium cinctum* (O. Müll.) Ehrenb., способные при массовом развитии вызвать «цветение» воды (Водоросли ..., 2006). Они относятся к семействам *Peridiniaceae*, *Gymnodiniaceae*, класс *Dinophyceae*.

Значительную роль в формировании планктонной альгофлоры играли *Bacillariophyta*, в целом составившие более одной трети видового разнообразия автотрофного планктона. Вклад классов в отдел неравнозначен. В сложении альгофлоры выделялся класс *Bacillariophyceae*, представленный 152 видами и ввт. Наиболее разнообразно были представлены рода *Navicula* Bory (41 вид и ввт.), *Nitzschia* Hassal. (21), *Cymbella* C. Agardh (13), *Gomphonema* Ehrenb. (10 видов и ввт.).

Класс *Fragilariophyceae* включал 1 порядок, 1 семейство, 6 родов и 29 видов. По числу видов лидировал род *Synedra* Ehrenb. – 13 видов и ввт. Достаточно разнообразным был также род *Fragilaria* Lyngb. (9 видов и ввт.). Остальные рода включали по 1–2 вида. Как известно, пеннатные в подавляющем большинстве являются бентическими формами, но они постоянно попадают в планктон из-за сильного волнения на мелководьях заливов и взмучивания донных отложений (Экология ..., 2000).

Класс *Coccolithophyceae* включал незначительное количество видов и ввт. (всего 15), относящихся к 3 родам – *Cyclotella* Kütz. (7), *Melosira* C. Agardh (5) *Stephanodiscus* Ehrenb. (3 вида и ввт.).

Отдел *Xanthophyta* насчитывал 13 видов и ввт., был представлен 3 классами, 6 порядками, 8 семействами, 12 родами. Род *Tribonema* Derb. et Solier включал 2 вида: *T. subtilissimum* Pascher, *T. vulgare* Pascher. Остальные рода были одновидовыми.

Систематический список *Chlorophyta* был образован 231 видом и ввт. (почти 40 % видового разнообразия планктонной альгофлоры). Выявлено 2 класса, 8 порядков, 24 семейства, 72 рода. Основной вклад в видовое разнообразие зеленых водорослей внесли *Chlorophyceae*, представленные 178 видами и ввт. водорослей (77 % общего числа видов отдела *Chlorophyta*). Среди порядков по числу видов наиболее разнообразным был *Chlorococcales* (146 видов и ввт.). Основными факторами, способствующими развитию хлорококковых водорослей в озерах, являются отсутствие ускоренного стока, умеренная минерализация воды и повышенное содержание биогенных элементов (Трифонова, 1979). В данном порядке наибольшим разнообразием характеризовались рода *Scenedesmus*

Meуen и *Tetraëdron* Kütz. (20 и 18 видов и ввт. соответственно). Ведущими семействами были *Scenedesmaceae*, *Selenastraceae*, *Chlorellaceae*, *Oocystaceae*. Они объединяли 96 видов или 41,5 % общего видового разнообразия зеленых водорослей.

Класс *Zygnematophyceae* характеризовался более низким, по сравнению с классом *Chlorophyceae*, показателем видового разнообразия – 53 вида и ввт. (23 % общего количества всех выявленных видов зеленых водорослей). Десмидиевые населяют в основном мягкие воды с низким рН и наличием гуминовых кислот, но встречаются и виды (*Closterium* Nitzsch, *Staurastrum* Meуen), которые хорошо растут в нейтральных и даже щелочных водах (Флора ..., 2003). Ведущим семейством был *Desmidiaceae*, в котором наибольшее разнообразие имели рода *Staurastrum* (22 вида) и *Cosmarium* Corda ex Ralfs (21). Семейство *Closteriaceae* включало одноименный род *Closterium* (4 вида и ввт.). В семействе *Spirogyraceae* выявлено два вида рода *Spirogyra* Link., видовая принадлежность которых не определена вследствие отсутствия зигот, образующихся при редко наблюдающейся конъюгации.

При анализе показателей систематического разнообразия флоры необходимо учитывать соотношение между численностью видов, родов и семейств, т.е. выявить «лицо» флоры (Толмачев, 1974). К группе показателей систематического разнообразия относятся пропорции флоры (среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семействе (р/с) и среднее число видов в роде (в/р), а также родовой коэффициент – насыщенность рода видовыми и ввт. Более богатые флоры отличаются повышенными значениями этих показателей (Шмидт, 1980, 1984).

Для флоры исследованных озер значение общего родового коэффициента составило 3,9 (см. табл. 3). В результате сравнения значений родового коэффициента по отделам установлено, что наибольшим видовым богатством характеризуется отдел *Euglenophyta* (родовой коэффициент – 8,5), затем *Bacillariophyta* (5,9). Менее разнообразными в видовом отношении были *Суанопрокариота* (4,6) и *Dinophyta* (4,2). *Chlorophyta* занимали лишь пятое место по значению родового коэффициента – 3,2, несмотря на свое лидирующее положение по числу видов.

Как известно, общая доля ведущих семейств в составе флоры колеблется (50-60) и составляет таксономическую основу флоры (Шмидт, 1980; Юрцев, 1989).

Десять ведущих семейств объединяют 52,7 % видового состава планктонных *Суанопрокариота* и водорослей (табл. 4). В спектре представлены 4 отдела, зеленые водоросли занимают максимальное число ранговых мест – четыре. Три ранговых места в списке ведущих семейств занимают *Bacillariophyta*. По участию в формировании видового разнообразия ведущие семейства можно разделить на следующие группы: на первом месте сем. *Desmidiaceae* (7,9 %). Такое нетипично высокое положение десмидиевых водорослей, предпочитающих мягкие подкисленные воды, связано, вероятно, с усиливающимся зарастанием берегов пойменных озер. Второе место занимают два семейства с равным вкладом: *Micro-*

cystaceae и *Naviculaceae* – около 7 %. Спектр замыкают семейства *Nostocaceae* и *Chlorellaceae*, составляющие во флоре по 3,5 %.

Одной из особенностей флоры водорослей различных природных зон являлись родовые спектры, отражающие основные типологические особенности водоемов конкретного региона (γ -разнообразие). В родовые спектры входили наиболее крупные рода из разных отделов, однако учитывалось также ранговое место рода, число таксонов в нем и вклад его в формирование флоры (Сафонова, 1983). Анализ родового спектра состава *Cyanoprokaryota* и флоры водорослей озер показал следующее. Спектр 10 ведущих родов включал представителей 3 отделов (см. табл. 4). В головной части спектра находились рода из диатомовых и зеленых водорослей: *Navicula* (41 вид и ввт.) и *Staurastrum* (22). Рода *Nitzschia* и *Cosmarium* делят между собой 3-4 ранги с равным вкладом (3,5 %). Далее следуют представители порядка хлорококковых: *Scenedesmus*, *Tetraëdron*, *Ankistrodesmus* Corda. В спектре представлен также род *Anabaena*, что свидетельствует об активном участии в формировании автотрофного планктона *Cyanoprokaryota*. Спектр 10 ведущих родов включал 196 видов и ввт. или 32,9 % выявленного состава.

γ -Разнообразие было рассмотрено нами как разнообразие сочетаний организмов по Шультру и Риклефсу (Лебедева и др., 2002) (табл. 5).

Таблица 4

Вклад ведущих таксонов в состав автотрофного планктона

Ранговое место	Семейство	Число видов, раз- новидностей, ед.	Доля во флоре, %	Ранговое место	Род	Число видов, раз- новидностей	Доля во флоре, %
1	<i>Desmidiaceae</i>	47	7,9	1	<i>Navicula</i>	41	6,9
2	<i>Microcystaceae</i>	42	7	2	<i>Staurastrum</i>	22	3,7
3	<i>Naviculaceae</i>	41	6,9	3;4	<i>Nitzschia</i>	21	3,5
4	<i>Euglenaceae</i>	35	5,8	3;4	<i>Cosmarium</i>	21	3,5
5	<i>Scenedesmaceae</i>	31	5,2	5	<i>Scenedesmus</i>	20	3,4
6	<i>Fragilariaceae</i>	29	4,9	6	<i>Tetraëdron</i>	18	3
7	<i>Selenastraceae</i>	25	4,2	7	<i>Ankistrodesmus</i>	14	2,3
8	<i>Bacillariaceae</i>	23	3,8	8-10	<i>Cymbella</i>	13	2,2
9;10	<i>Nostocaceae</i>	21	3,5	8-10	<i>Synedra</i>	13	2,2
9;10	<i>Chlorellaceae</i>	21	3,5	8-10	<i>Anabaena</i>	13	2,2
	Всего	315	52,7		Всего	196	32,9

Как видно из табл. 4, по сочетаниям видов *Cyanophokaryota* и водорослей наибольшие отличия были у автотрофного планктона озер Шамсутдин и Татыш. По видовым комплексам были похожи карстовые озера Асликуль и Кандрыкуль, а также тектоническое – Яктыкуль.

Таблица 5

γ-Разнообразие автотрофного планктона ряда озер Респ. Башкортостан

Озеро	Кандрыкуль	Асликуль	Шамсутдин	Татыш	Яктыкуль
Кандрыкуль	-	21420	30260	34340	21105
Асликуль	-	-	28035	31815	19845
Шамсутдин	-	-	-	44945	28035
Татыш	-	-	-	-	31815

Максимально индексы γ -разнообразия отличались на 48 %, что указывает на то, что обследованные водные объекты различны по комбинациям видов фитопланктона и территории относились к разным географическим единицам (Предуралье и Зауралье).

II. α -Разнообразие водорослей и *Cyanoprokaryota* разнотипных озер Республики Башкортостан

Для карстовых озер (Кандрыкуль и Асликуль) было характерно преобладание по видовому разнообразию *Bacillariophyta*, на втором месте был отдел *Chlorophyta*, далее со значительно меньшим количеством видов – *Cyanoprokaryota*, участие остальных отделов было незначительным.

За весь период исследований в фитопланктоне оз. Кандрыкуль выявлено 259 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota* (табл. 6). Только здесь были обнаружены представители отдела *Cryptophyta*.

По числу видов в фитопланктоне оз. Кандрыкуль лидировали представители отдела *Bacillariophyta* – 114 видов и ввт. или (44 % видового разнообразия водорослей в фитопланктоне озера). На уровне родов преобладали *Navicula* (27 видов и ввт.), *Cymbella* (13), *Nitzschia* (11).

Зеленые водоросли насчитывали 84 вида и ввт., что составило 32,4 % всего разнообразия автотрофного планктона озера. Наиболее значимы рода *Ankistrodesmus* (8 видов и ввт.), *Scenedesmus* (7), *Cosmarium* и *Chlamydomonas* Ehrenb. (по 7 видов и ввт.).

Cyanoprokaryota насчитывали 27 видов и ввт. (10,4 %). Отдел *Euglenophyta* представлен 15 видами и ввт., отдел *Dinophyta* – 8. Остальные отделы (*Xanthophyta*, *Dinophyta*, *Chrysophyta*) играли незначительную роль в формировании видового разнообразия – 4,6 % общего числа видов.

В период с 1978 по 1981 гг. в фитопланктоне оз. Кандрыкуль более одного раза выявлено 172 вида и ввт. водорослей, из них: *Bacillariophyta* – 70 видов и ввт., *Chlorophyta* – 67, *Cyanophyta* – 13, *Pyrrophyta* – 10, *Euglenophyta* – 8, *Chrysophyta* – 3 и *Xanthophyta* – 1 (Шкундина, 1983).

Исследования, проведенные в 2005–2007 гг., показывают, что структура автотрофного планктона озера осталась прежней: доминируют *Bacillariophyta*, за ними следуют *Chlorophyta*, на третьем месте – *Cyanoprokaryota*. По сравнению с предыдущими исследованиями разнообразие *Cyanoprokaryota* и *Euglenophyta* увеличилось, что, вероятно, связано с усиливающимся процессом эвтрофирования.

В карстовом оз. Асликуль обнаружено 128 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*. Систематическая структура фитопланктона была аналогична с таковой оз. Кандрыкуль: преобладали диатомовые водоросли (43 %), за ними следовали зеленые (31,2 %) и *Cyanoprokaryota* (14 %). На уровне классов наиболее многочисленным оказался класс *Bacillariophyceae* (46 таксонов или 36 % всего видового разнообразия), на уровне семейств – *Microcystaceae* и *Desmidiaceae* (14 и 12 видов и ввт.). Среди родов преобладали *Navicula*, *Cosmarium*, *Gomphonema*.

В 1999–2000 гг. в альгофлоре оз. Шамсутдин было найдено 196 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota* из 81 рода, 41 семейства, 26 порядков, 13 классов и 7 отделов (Денисова, 2003). Сравнение состава цианопрокариот и альгофлоры озера, выявленных в предыдущих исследованиях, с данными 2005–2007 гг. показывает, что общая структура фитопланктона не изменилась. По числу видов лидировали зеленые и диатомовые, *Cyanoprokaryota* занимали 3 место, участие водорослей остальных отделов было незначительным.

В целом в составе фитопланктона озера за все годы исследований выявлено 259 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*. По числу таксономических единиц преобладали зеленые и диатомовые водоросли (117 и 77 видов и ввт.), что составляет 67,6 % числа обнаруженных видов. Наиболее разнообразными были рода: *Staurastrum* (16 видов и ввт.), *Cosmarium* (12 видов и ввт.), *Ankistrodesmus*, *Tetraëdron* (по 9 видов и ввт.). Основной вклад в видовое разнообразие *Bacillariophyta* внесли *Bacillariophyceae*. К ведущим родам можно отнести: *Navicula* (12 видов и ввт.), *Nitzschia* (11), *Synedra* (9), но большинство относится к маловидовым родам.

Отдел *Cyanoprokaryota* представлен 54 видами и ввт., что составляет 18,8 % общего числа видов. На уровне родов наиболее разнообразно были представлены *Anabaena* (9 видов и ввт.), *Gloeocapsa*, *Phormidium* (по 6). Обнаружены также широко распространенные токсинообразующие виды из родов *Microcystis*, *Synechocystis* Sauv., *Snowella* Elenkin. Далее по убыванию следовали эвгленовые – 19 видов и ввт. (6,6 %), динофитовые – 10 (3,5 %), желтозеленые – 7 и золотистые – 3, суммарная доля которых составляла 13,6 %.

В составе автотрофного планктона оз. Ширень выявлено 84 вида и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*. По числу видов лидировали диатомовые (30 видов и ввт.), за ними, с отставанием на несколько видов – представители отдела *Chlorophyta* (27 видов или 32,1 %). Среди классов по числу видов выделяется *Chlorophyceae* (22 вида и ввт.), среди порядков – *Chlorococcales* (19), среди семейств ведущее место занимали *Fragilariaceae* (8). Разнообразно были представлены виды родов *Navicula*, *Fragilaria* (по 5) и *Anabaena* (4). В отделе *Chrysophyta* обнаружен 1 вид, отделы *Dinophyta* и *Xanthophyta* насчитывали по 2 вида.

Видовое разнообразие водорослей и *Cyanoprokaryota* фитопланктона оз. Кулеш включало 103 видовых и ввт. Доминировали по числу видов зеленые водоросли, составившие почти половину всего разнообразия

фитопланктона (47,6 %), что выше аналогичных показателей в других исследованных озерах. Ведущими родами также оказались представители зеленых водорослей: *Pediastrum* Meyen (7), *Cosmarium*, *Staurastrum* (по 6). Наиболее многочисленный класс *Chlorophyceae* (35 видов и ввт.), среди порядков – *Chlorococcales* (32), среди семейств – *Desmidiaceae* (13 видовых и ввт.).

Таблица 6

Распределение числа видов автотрофного планктона по отделам в исследованных озерах

Озеро		<i>Cyanoprokaryota</i>	<i>Euglenophyta</i>	<i>Dinophyta</i>	<i>Chrysophyta</i>	<i>Cryptophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Xanthophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	Всего
Кар- стовые	Кандрыкуль	27	15	8	4	4	114	3	84	259
	Асликуль	18	5	6	2	-	55	2	40	128
Пойменные	Шамсутдин	54	19	10	3	-	77	7	117	287
	Ширень	18	4	2	1	-	30	2	27	84
	Кулеш	14	3	5	3	-	26	3	49	103
	Узить	16	3	4	2	-	35	1	47	108
	Исяккуль	12	2	1	1	-	35	2	25	78
	Татыш	45	19	7	5	-	73	5	96	250
Тектоническое	Яктыкуль	13	1	6	4	-	47	-	35	106

В составе фитопланктона оз. Узить выявлено 108 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota* из 7 отделов. Аналогично фитопланктону оз. Кулеш, лидировал по числу видов класс *Chlorophyceae* – 30 видов и ввт., порядок *Chlorococcales* (28), семейство *Desmidiaceae* (13). В тройку ведущих родов вошли представители только отдела *Chlorophyta* – *Scenedesmus* (7 видов), *Staurastrum* (6), *Cosmarium* (5).

Наименьшим видовым разнообразием характеризовался фитопланктон оз. Исяккуль – 78 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*. Структура фитопланктона озера близка к фитопланктону оз. Ширень (см. табл. 4). Среди классов по числу видов доминировали *Bacillariophyceae*, насчитывающие 23 видовых и внутривидовых таксона, среди порядков – *Chlorococcales* (13), среди семейств – *Fragilariaceae* и *Naviculaceae* (по 7). Среди родов доминировали *Navicula* (5 видов и разновидностей), *Gomphonema* и *Chlamydomonas* (по 4).

В фитопланктоне пойменного оз. Татыш выявлено 250 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*, относящихся к 7 отделам, 12 классам, 25 порядкам, 43 семействам и 89 родам. В формировании видового разно-

образия активное участие принимали следующие порядки: *Chlorococcales* (72 таксона), *Naviculales* (32 таксона), *Chroococcales* (27 таксонов), составившие половину видового состава автотрофного планктона.

По числу видов преобладал отдел *Chlorophyta* – 96 видов и ввт. Наиболее значимы были роды *Ankistrodesmus* (13 видов и ввт.), *Scenedesmus* (8 видов и ввт.), *Cosmarium* и *Tetraëdron* (по 7 видов и ввт.). В отделе *Bacillariophyta* отмечено 73 вида и ввт. На уровне родов преобладали *Navicula*, *Nitzschia*. *Cyanoprokaryota* насчитывали 45 видов и ввт. К ведущим порядкам относились *Chroococcales* и *Oscillatoriales* (39 видов и ввт. из 13 родов). Высокое видовое разнообразие цианопрокариот, наряду с зелеными и диатомовыми водорослями, свидетельствует о повышенной эвтрофикации этого водоема. Отдел *Euglenophyta* был представлен 19 видами и ввт. Остальные отделы (*Xanthophyta*, *Dinophyta*, *Chrysophyta*) играли незначительную роль в формировании видового разнообразия (7 % общего числа видов).

В оз. Яктыкуль выявлено 106 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota*. По числу видов лидировали диатомовые водоросли (47 видов и ввт.) (табл. 6). Наиболее значимые были рода *Navicula*, *Nitzschia*, большинство родов одно-двувидовые (17 видов и ввт. на 11 родов). Отдел *Chlorophyta* представлен 35 видами и ввт. *Cyanoprokaryota* составили 12,2 % общего числа видов, наибольшим видовым разнообразием характеризовался род *Gloeocapsa*.

Другие отделы представлены значительно меньшим числом видов, их общий вклад составил 10,3 %. Из эвгленовых отмечен один вид – *Phacus longicauda* (Ehrenb.) Duj. Желтозеленые водоросли не обнаружены.

Важной оценкой разнообразия для ограниченного в пространстве и во времени сообщества, для которого точно известно число составляющих его видов и особей, является видовое богатство. Различные сочетания числа выявленных видов и общего числа особей всех видов являются простыми показателями видового разнообразия: индексов видового богатства Маргалефа и Менхиника (Лебедева и др., 2002) (табл. 7).

Таблица 7

Значения индексов, характеризующих α -разнообразие автотрофного планктона ряда озер Республики Башкортостан

Озеро	Индекс Менхиника			Индекс Маргалефа		
	2005 г.	2006 г.	2007 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Кандрыкуль	1,28	1,38	2,95	6,14	6,83	14,95
Асликуль	1,32	1,48	3,22	6,14	6,66	14,22
Шамсутдин	1,12	0,94	1,55	9,45	7,92	13,34
Татыш	0,58	0,77	1,88	5,50	7,92	19,74
Яктыкуль	-	1,22	3,29	-	3,41	13,80

Наибольшие значения индексов отмечены в 2007 г. В автотрофном планктоне оз. Татыш зафиксировано самое высокое значение индекса Маргалефа. Здесь в различные годы исследований отмечались значительные его колебания: от 5,50 в 2005 г. до 19,74 в 2007 г. Большая величина индекса соответствует большому разнообразию. Индекс Менхника также показал тенденцию к увеличению в этом водном объекте.

Скоррелированность индексов разнообразия не исключает того, что одни и те же сравниваемые выборки могут находиться в разной последовательности на шкалах соответствующих индексов. Эти оценки находятся в разных количественных соотношениях, что влияет на интерпретацию результатов исследования. Так, индекс Маргалефа был наибольшим в оз. Татыш, а индекс Менхника – в оз. Асликуль. Это, вероятно, объясняется разной степенью эвтрофирования водоемов.

III. Сравнение озер по видовому составу (β -разнообразию)

Поскольку озера очень различаются между собой по типологии, условиям режима и другим аспектам, мы попытались установить степень флористического сходства состава водорослей и *Cyanoprokaryota* водоемов в пределах лесостепной и степной зон с использованием коэффициента Серенсена-Чекановского (K_{sc}) (табл. 8). Изменение коэффициента от 0 до 1 при $K_{sc} = 1$ означает полное сходство флор (Шмидт, 1980).

Таблица 8

Коэффициенты сходства флор планктонных водорослей Серенсена-Чекановского

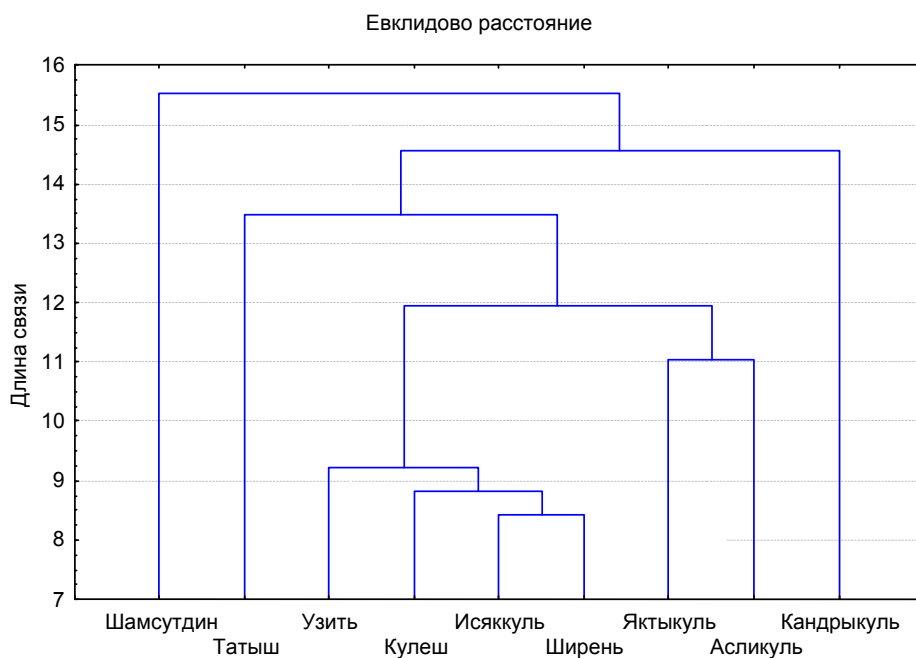
Озеро	Асликуль	Шамсутдин	Ширень	Кулеш	Узить	Исяккуль	Татыш	Яктыкуль
Кандрыкуль	0,43	0,39	0,24	0,26	0,26	0,24	0,48	0,34
Асликуль	-	0,38	0,27	0,24	0,24	0,23	0,51	0,47
Шамсутдин	-	-	0,32	0,36	0,32	0,25	0,52	0,26
Ширень	-	-	-	0,56	0,43	0,53	0,22	0,20
Кулеш	-	-	-	-	0,53	0,48	0,26	0,21
Узить	-	-	-	-	-	0,43	0,27	0,22
Исяккуль	-	-	-	-	-	-	0,19	0,21
Татыш	-	-	-	-	-	-	-	0,40

Если за меру сходства принять абсолютные значения коэффициента, то сходство показывают пары пойменных озер Ширень-Кулеш (0,56), Кулеш-Узить, Ширень-Исяккуль (0,53). Это можно объяснить наличием непосредственной связи их с рекой (пойменное происхождение озер, соединение их с рекой во время половодья) и идентичных лимнических показателей (трофность, глубина, минерализация, рН,

температура, прозрачность). Пары флор Шамсутдин-Татыш (0,52) и Асликуль-Татыш (0,51) также характеризуются некоторым сходством. Озеро Татыш, несмотря на пойменное происхождение, по видовому составу водорослей и *Cyanoprokaryota* ближе к карстовым озерам. Возможно, сходство возникает за счет более богатого разнообразия, по сравнению с другими пойменными озерами.

Наибольшие различия характерны для пары пойменных озер Исяккуль-Татыш и пар Яктыкуль-Кулеш, Яктыкуль-Исяккуль. Озеро Яктыкуль явно отличается от всех озер (0,21-0,47). Об этом свидетельствует специфичность состава *Cyanoprokaryota* и разнообразие водорослей.

Данилов Р.А. (2002) рассмотрел некоторые экологические индексы и сделал вывод о слабой чувствительности индексов разнообразия к временным изменениям в сообществах. Оптимальным оказалось использование кластерного анализа по индексам сходства на основе видового состава фитопланктона озер. Нами был проведен кластерный анализ и построена дендрограмма сходства состава *Cyanoprokaryota* и разнообразия водорослей исследованных озер.



Дендрограмма сходства альгофлор исследованных озер

Из дендрограммы видно, что четко выделяются два кластера: первый – разнообразие водорослей двух озер Ширень-Исяккуль, которые, в свою очередь, соединяясь с оз. Кулеш и Узить, образуют еще один кластер, объединяющий пойменные озера с идентичными лимническими характеристиками. Второй кластер – разнообразие водорослей оз. Яктыкуль-Асликуль. Здесь наблюдается близкий видовой состав фито-

планктона озер с доминированием диатомовых водорослей. Остальные озера – Татыш, Кандрыкуль, Шамсутдин – выбиваются из кластеров, возможно, за счет более богатого видового состава.

Выводы

1. В автотрофном планктоне исследованных озер нами обнаружено 587 видов и ввт. водорослей и *Cyanoprokaryota* из 150 родов, 60 семейств, 36 порядков, 11 классов и 8 отделов. Изученные водоемы отличаются по комбинациям видов фитопланктона, что показали индексы γ -разнообразия, а территории относятся к разным географическим единицам.

2. Наибольшее число видов при доминировании *Bacillariophyta* отмечено в озере Кандрыкуль, при доминировании *Chlorophyta* – в озерах Шамсутдин и Татыш. Отмечена тенденция к увеличению индексов α -разнообразия с 2005 по 2007 гг. Минимальное количество видов выявлено в тектоническом оз. Яктыкуль.

3. Кластерный анализ показал выделение группы пойменных озер с идентичными лимническими характеристиками; и второй группы - тектонических и карстовых озер. Такое выделение подтверждается индексами γ -разнообразия. Отмечен близкий видовой состав фитопланктона озер с доминированием *Bacillariophyta*.

Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив: Pilies Stud., 2006. – 498 с.

Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. – М.: Тов-во науч. изд., 2006. – 367 с.

Водоросли: Справочник / Под общ. ред. С.П. Вассера – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.

Гареев А.М. Особенности трансформации склонов и речного стока, развития эрозийных процессов в бассейнах рек Южного Урала и Приуралья. – Вологда; Москва: Изд-во МГУ, 1995. – 190 с.

Гареев А.М. Реки и озера Башкортостана. – Уфа: Китап, 2001. – 260 с.

Гуламанова Г.А., Шкундина Ф.Б. Эколого-флористическая характеристика фитопланктона разнотипных озер РБ // Вестн. БашГУ. – 2006. – № 4. – С. 60–62.

Гуламанова Г.А. Автотрофный планктон как показатель степени эвтрофирования (на примере разнотипных озер Республики Башкортостан): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2008. – 16 с.

Данилов Р.А. Структура популяций планктонных водорослей и трофность озер: возможность использования экологических индексов при непрерывном мониторинге трофности // Гидробиол. журн. – 2002. – 38, № 4. – С. 10–13.

Денисова Н.В. Фитопланктон пойменных озер и использование его в мониторинге (на примере озер Бирского района Башкортостана): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Уфа, 2003. – 16 с.

Лебедева Н.В., Криволицкий Д.А., Пузаченко Ю.Г. и др. География и мониторинг биоразнообразия. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – 432 с.

- Реестр особо охраняемых природных территорий Республики Башкортостан. – Уфа: Гилем, 2006. – 414 с.
- Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия / Пер. с англ. О.С. Якименко, О.А. Зиновьевой. – М.: Изд-во НУМЦ, 2002. – 256 с.
- Ролл Я.В. Матеріали до вивчення біологічних особливостей озера Кандри-Куль // Вісн. Київ. бот. саду. – 1947. – Вип. ХУІІІ. – С. 4–32.
- Сафонова Т.А. Родовой спектр водорослей – показатель особенностей альгофлоры // Мат. VI закавказ. конф. по спор. раст. – Тбилиси, 1983. – С. 35–36.
- Снитко Л.В. Фитопланктон разнотипных озер Ильменского заповедника // Актуальные проблемы современной альгологии: Мат. III Междунар. конф. – Харьков, 2005. – С. 149–150.
- Стенина А.С. Первые сведения о пресноводной флоре диатомовых водорослей бассейна р. Кары: Полярный Урал // Спорные растения Крайнего Севера России. – Сыктывкар, 1993. – С. 12–25.
- Толмачев А.И. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1974. – 243 с.
- Топачевский О.В., Масюк Н.П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. – Киев: Выща шк., 1984. – 336 с.
- Трифонов И.С. Состав и продуктивность фитопланктона разнотипных озер Карельского перешейка. – Л.: Наука, 1979. – 168 с.
- Флора водорослей континентальных водоемов Украины: Десмидиевые водоросли / Г.М. Паламарь-Мордвинцева. Вып. 1, ч. 1. – Киев, 2003. – 355 с.
- Царенко П.М. Краткий определитель пресноводных водорослей Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 1990. – 208 с.
- Шель Ю. Материалы для Ботанической географии Уфимской и Оренбургской губерний (спорные растения) // Тр. общ-ва естествоиспыт. при импер. Казан. ун-те. – 1883. – XII, № 1. – С. 1–56.
- Шкундина Ф.Б. Сезонные изменения фитопланктона озера Кандры-Куль // Биол. науки. – 1983. – № 2. – С. 60–64.
- Шкундина Ф.Б. Морфологическая структура сообществ фитопланктона водоемов Башкирии // Там же. – 1992. – № 9. – С. 98–102.
- Шкундина Ф.Б. Природа Республики Башкортостан: Уч. пос. – Уфа: БашГУ, 2008. – 132 с.
- Шкундина Ф.Б., Денисова Н.В. Изменение трофической структуры озер Башкортостана под влиянием различных форм урбанизации // Пробл. регион. экол. – 2002. – № 5. – С. 5–8.
- Шкундина Ф.Б., Гуламанова Г.А. Основные тенденции антропогенного эвтрофирования озер РБ // Вестн. Одес. нац. ун-та. – 2008. – 13, № 4. – С. 106–112.
- Шкундина Ф.Б., Гуламанова Г.А. Планктонная альгофлора разнотипных озер Республики Башкортостан // Бот. журн. – 2009. – 94, № 9. – С. 1257–1266.
- Шмидт В.М. Математические методы в ботанике: Уч. пос. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. – 288 с.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. – 176 с.
- Экология озера Большое Миассово / А.Г. Рогозина, В.А. Ткачева. – Миасс: УрО РАН, 2000. – 318 с.

- Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. — Л.: Наука, 1989. — 235 с.
- Юрцев Б.А. Флора, как природная система // Бюл. МОИП, Отд. биол. — 1982. — 87, № 4. — С. 3–22.
- Ярушина М.И. Водоросли водоемов Полярного Урала // Науч. вестн. — 2002. — № 10. — С. 71–77.
- Ярушина М.И. Фитопланктон озер западного склона Полярного Урала // Там же. — 2003. — № 3. — С. 30–36.
- Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. — Екатеринбург: УрО РАН, 2004. — 307 с.
- Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Муравьева М.Е. Суточная динамика фитопланктона пойменных озер реки Урал // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат. III Междунар. науч. конф. — Минск, 2007. — С. 194–195.
- Яценко-Степанова Т.Н., Немцева Н.В., Муравьева М.Е. Эколого-структурный анализ альгофлоры Оренбуржья // Вестн. ОГУ. — 2005. — 50. — № 12. — С. 66–71.
- Komarek J., Anagnostidis K. *Cyanoprokaryota*. 1. Teil *Chlorococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. — Jena: Fischer Verlag, 1989. — 548 S.
- Komarek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol., Suppl. — 1988. — № 1/4. — Algol. Stud. — P. 327–472.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. *The Diatoms. Biology morphology of genera*. — Cambridge, etc.: Cambridge Univ. Press, 1990. — 747 p.

Получена 15.03.10

Рекомендовал к печати П.М. Царенко

F.B. Shkundina, G.A. Gulamanova

Bashkirian University, Department of Botany,
32, Zaki Validi St., 450074 Ufa, Bashkortostan, Russia

BIOLOGICAL DIVERSITY OF PHYTOPLANKTON OF THE LAKES OF REPUBLIC BASHKORTOSTAN, RUSSIA

The results of the study autotrophic plankton 9 lakes on the territory of Republic Bashkortostan were summarized during the period from 1978 till 2009. We identified 587 species and intraspecific taxa of algae and Cyanoprokaryota. We consider α -, β -, and γ -diversity.

Key words: autotrophic plankton, Republic of Bashkortostan, lakes, α -, β -, and γ -diversity.