

На правах рукописи

КУЛИЗИН ПАВЕЛ ВЛАДИМИРОВИЧ

**СОСТАВ, СТРУКТУРА И СУКЦЕССИЯ ФИТОПЛАНКТОНА
ВОДОТОКОВ ЮГА ТАЕЖНОЙ ЗОНЫ В ПРЕДЕЛАХ ВОДОСБОРА
СРЕДНЕЙ ВОЛГИ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород
2023

Работа выполнена на базе кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

- Научный руководитель:** доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» (г. Нижний Новгород)
- Официальные оппоненты:** **Охапкин Александр Геннадьевич** доктор биологических наук, доцент, заведующий лабораторией альгологии ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина» Российской академии наук (пос. Борок)
- Корнева Людмила Генриховна** кандидат биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение ФГБУН Федерального исследовательского центра «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (г. Сыктывкар)
- Патова Елена Николаевна**
- Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» (г. Москва)

Защита диссертации состоится «__» апреля 2023 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского (ННГУ) по адресу: 603950, г. Нижний Новгород, ГСП-20, пр. Гагарина, 23, Институт биологии и биомедицины.

E-mail: dis212.166.12@gmail.com

факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ННГУ по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2023/1337/diss-Kulizin-1337.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <http://vak.minobrnauki.gov.ru>

Автореферат разослан «__» _____ 2023 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.Е. Гаврилко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Выявление закономерностей динамики состава и структурной организации планктонных сообществ разнотипных водоемов и водотоков – одна из фундаментальных задач водной экологии. При этом значительное внимание уделяется анализу структурных показателей фитопланктона, определяющих уровень и скорость продукционных процессов, условия для самоочищения и формирования качества воды (Lack, 1971; Reynolds, 1996; Ruse, Love 1997). Фитопланктон озерных экосистем изучен довольно подробно и полученные данные позволяют выявить общую картину специфики лимнопланктона водоемов разных природных зон (Reynolds, 1987; Smith, 1990; Padisak et al., 1993). Несмотря на попытки многих авторов выявить общие экологические сведения и пространственно-временные изменения потамофитопланктона (Zacharias, 1898; Kofoid, 1903; Lemmermann, 1907; Rice, 1938; Blum, 1956; Reynolds, 1988), обобщающие сводки по экологии речного фитопланктона немногочисленны (Rojo et al., 1994). Большинство исследований посвящено выявлению видового состава водорослей и не охватывают проблемы структурной организации, сукцессии, экологии сообществ и отдельных видов. До сих пор преобладает мнение (Rojo et al., 1994, Chételat et al., 2006, Hamilton et al., 2011), что сведения о структуре фитопланктона рек разных природных зон носят фрагментарный характер, почти отсутствуют данные об исследовании сукцессии фитопланктона рек в многолетнем аспекте и влиянии экологических факторов, определяющих эти процессы.

Бассейн Средней Волги – густонаселённый регион Российской Федерации, важная часть хозяйственной системы России с множеством различных промышленных и сельскохозяйственных производств на территории водосбора (Rivers of Europe, 2022; Корнева, 2015; Качество..., 2019), оказывающих сильное влияние на экологическое состояние волжских вод и систему боковой приточности (Корнева, 2009; Охалкин и др., 2013). Однако, в пределах южно-таежной части Левобережья Средней Волги имеются немногочисленные водотоки, сохраняющие статус слабо трансформированных или трансформированных в устьевых участках. Многолетние исследования этих водотоков позволяют охарактеризовать изменения состава и структуры фитопланктона, а также проанализировать процессы вселения и дальнейшего распространения инвазийных видов водорослей и необходимы для организации биологического мониторинга состояния вод. Особое значение данные исследования приобретают в период интенсивной динамики климата, связанной с глобальным потеплением (Solomon, 2007; Корнева, 2015) и приводящей к трансформации гидрохимических показателей вод, перестройке сообществ живых организмов (Findlay et al., 2001) и изменению трофического статуса водоемов и водотоков (Корнева, 2015).

Цель и задачи исследования: на основе многолетних исследований различных по протяженности южно-таежных левобережных волжских притоков (рр. Ветлуга, Керженец и Вишня) определить основные тенденции изменения состава и структуры фитопланктона и дать оценку его современного состояния.

Задачи:

1. Охарактеризовать видовой состав фитопланктона водотоков, провести его таксономический и эколого-географический анализ;
2. Оценить уровень количественного развития фитопланктона, сезонную и межгодовую динамику численности и биомассы и современный трофический статус водотоков;
3. С применением морфофункциональной классификации охарактеризовать структуру доминирующих комплексов фитопланктона и их изменение в разные периоды наблюдений;
4. Изучить особенности и закономерности формирования структуры и разнообразия фитопланктона р. Ветлуги от истока к устью;
5. Установить состав и значимость инвазийных видов в альгоценозах исследованных водотоков;
6. Оценить качество вод исследованных рек с использованием разных биоиндикационных подходов.

Научная новизна. На основе системных стационарных и маршрутных исследований трех морфологически различных притоков Чебоксарского водохранилища охарактеризован в сравнительном аспекте таксономический состав фитопланктона рр. Ветлуги, Керженца и Вишни. Впервые изучен видовой состав трудно идентифицируемых групп водорослей (центрические диатомовые, золотистые и криптофитовые) с применением электронной микроскопии (СЭМ, ТЭМ) и молекулярно-генетическими методами, что позволило выявить 29 видов, новых как для флоры региона, так и для России, и в том числе потенциально новый для науки. Использование молекулярно-генетических методов (scRNA-seq) позволило подтвердить идентификацию инвазийных видов водорослей. Применение метагеномного анализа позволило выявить богатый флористический состав фитопланктона, установить соотношение основных таксономических групп в формировании пропорций альгофлоры. Получены данные о биомассе фитопланктона р. Ветлуги, сезонной динамике и пространственном распределении по течению реки. Впервые проведен сравнительный таксономический и эколого-географический анализы материалов по фитопланктону исследованных водотоков в период с 1970-х (Охапкин, 1997) до 2020-х гг. В ходе сукцессии фитопланктона установлены изменения размерной структуры альгоценозов исследованных рек в многолетнем аспекте. На современном этапе выявлено постоянство диатомово-зеленого доминирующего комплекса в формировании разнообразия и структуры фитопланктонных сообществ, при усилении развития мелкоклеточных форм (центрических диатомей, цианопрокариот) на фоне проявления инвазионных процессов. Впервые проведена оценка экологического состояния исследованных водотоков с использованием функциональной классификации фитопланктона и сравнение стандартных методов оценки сапробности с методами, принятыми в рамках Водной Рамочной Директивы ЕС.

Теоретическая значимость. Результаты работы позволят внести вклад в развитие представлений об особенностях состава и структуры фитопланктона слабо трансформированных южно-таежных рек бассейна Средней Волги, характеризующихся залесенным и заболоченным водосбором. Полученные данные дополняют сведения по экологии, ценологии и флористике пресноводных видов водорослей, сукцессии фитопланктона в южно-бореальных лотических экосистемах в сезонном и межгодовом аспектах.

Практическое значение работы. Полученные результаты являются основой для проведения комплексного биомониторинга рек, при прогнозировании влияния изменения климата на состав и структуру сообществ водорослей. Основные положения и выводы диссертационного исследования используются в учебном процессе при чтении курсов «Основы альгологии и микологии» (раздел экология водорослей), «Экология водорослей и грибов», «Биологические инвазии и их последствия», «Диатомовый анализ» в Институте биологии и биомедицины ННГУ им. Н.И. Лобачевского. Работа выполнялась в ходе реализации научной темы гранта Российского Фонда фундаментальных исследований (проект № 20-34-90144 («Аспиранты») «Состав, структура и сукцессия фитопланктона водотоков юга таёжной зоны в пределах водосбора Средней Волги»), а также тематике инициативных НИР кафедры ботаники и зоологии Института биологии и биомедицины.

Соответствие паспорту научной специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), области исследования – экология сообществ, биоценология, состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляции сообществ, экологические ниши.

Защищаемые положения:

1. Широкий градиент условий формирования речного стока в пределах таежной зоны сопровождается ростом видового богатства фитопланктонных сообществ и переходом таксономической значимости от диатомовых и золотистых водорослей на севере к диатомовым и зеленым (в антициклональные годы с возрастанием роли цианопрокариот) на юге на фоне смены трофического статуса водотоков от олиготрофного к олиготрофно-мезотрофному и мезотрофному.

2. Структурное разнообразие сообществ фитопланктона южно-таежных речных систем бассейна Средней Волги в многолетней динамике (1970-2020-е гг.) проявляется кроме смены

видового состава в росте показателей обилия (до мезо- и мезо-эвтрофного уровня в антициклональные годы) при сохранении высокого ценотического разнообразия, полидоминантности альгоценозов, особенно в период интенсификации процессов самоочищения (летний сезон) вод, и увеличения доли мелкоклеточных форм водорослей.

3. Инвазионные процессы, проходящие в бассейне р. Волги, привели к появлению и натурализации в системе боковой приточности южно-таежного Левобережья не только компонентов планктонных сообществ (*Unruhdinium kevei*, *Thalassiosira incerta*, *T. faurii*, *Gonyostomum semen*, *Skeletonema subsalsum*), но и представителей бентосных альгоценозов (*Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*). Максимальных показателей развития выявленные виды достигали в период летней межени.

Апробация результатов работы. Материалы диссертации докладывались и обсуждались на международных, российских и региональных конференциях и форумах: всероссийская с международным участием научная конференция «Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений» (Саранск, 2016), всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, приуроченная к 145-летию Севастопольской биологической станции «Морские биологические исследования: перспективы и достижения» (Севастополь, 2016), международный молодежный научный форум «ЛОМОНОСОВ-2017» (Москва, 2017), научный форум «Наука будущего – наука молодых» (Нижний Новгород, 2017), 69-я, 70-я, 71-я научные конференции студентов и аспирантов «Биосистемы: организация, поведение, управление» (Нижний Новгород, 2016, 2017, 2018), XV международная конференция «Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования» (Борок, 2017), III международная конференция «Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III» (Санкт-Петербург, 2017), 4-я и 5-я Всероссийские научные конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2018», «Волга-2020»)» (Нижний Новгород, 2018, 2020), IV-VI всероссийские с международным участием научные конференции «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге» (Санкт-Петербург, 2018; Нижний Новгород, 2021; Москва, 2022), III Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии» (Калининград, 2018; 2022), II Международная научная школа-конференция «Цианобактерии: систематика, экология, распространение» (Сыктывкар, 2019).

Личный вклад соискателя в работу. В основу диссертационного исследования положены сборы альгологического материала в период 2014-2021 гг. Соискателем проведены полевые исследования, отбор и обработка альгологических проб, как со стационарных постов, так и в ходе маршрутных съёмок, идентификация водорослей с применением различных подходов, количественный учет и статистическая обработка полученных результатов. Актуальность работы, цель, задачи, защищаемые положения и выводы сформулированы автором.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 23 работы, из которых 1 – коллективная монография, 5 статей в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования, 2 статьи в изданиях, рекомендованных Перечнем ВАК РФ, 15 тезисов в материалах международных, всероссийских и региональных конференций.

Конкурсная поддержка работы. Исследования были проведены при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, в которых соискатель являлся исполнителем (проект 20-34-90144 Аспиранты), а также в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» (проект № Н-477- 99_2021-2023).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Работа изложена на 209 печатных страницах и содержит 46 рисунков и 27 таблиц. Список литературы включает 331 источник, в том числе 110 на иностранном языке. Приложение изложено на 41 печатной странице и включает иллюстративный и табличный материал, аннотированный список видов фитопланктона, а также список опубликованных работ.

Благодарности. Автор выражает сердечную признательность своему научному руководителю и наставнику д.б.н., проф. Охапкину А.Г. за интерес, постоянное внимание и поддержку на всех этапах планирования и выполнения данного исследования; своему первому

научному руководителю к.б.н., Воденеевой Е.Л. за предоставленные для анализа архивные и личные материалы по исследуемым водотокам; к.б.н. Гусеву Е.С. и Мартыненко Н.А. за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа и идентификации чешуйчатых золотистых водорослей; д.б.н. Генкалу С.И. за помощь в определении центральных диатомовых водорослей; д.б.н. Куликовскому М.С. и к.б.н. Глуценко А.М. за помощь в определении диатомовых водорослей; к.б.н., Кудрину И.А. за замечания и помощь в статистической обработке полученных результатов; д.б.н. Якимову В.Н. и д.б.н. Гелашвили Д.Б. за ценные замечания и квалифицированные советы; Шарагиной Е.М. за помощь в работе с графическими материалами; Максимовой В.А. за предоставление материалов по гидрологии и гидрохимии изученных рек; Скобелевой Г.А. за сбор проб фитопланктона на рр. Керженец и Вишня. Автор искренне признателен сотрудникам кафедры ботаники и зоологии ННГУ за моральную поддержку.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Состав и структура фитопланктона равнинных рек бореальной зоны и проблемы их изучения (обзор литературы).

Анализ литературных данных показал, что условия формирования речного стока и особенности видового состава фитопланктона отличаются для рек, протекающих в разных подзонах бореальной зоны, что обусловлено различным геоморфологическим строением территорий водосборов, составом слагающих пород, степенью залесенности, заболоченности, озерности и уровнем антропогенного воздействия (Охапкин, 1997; Габышев, 2014; Корнева, 2015; Трифонова и др., 2003). Флористический состав фитопланктона рек бореальной зоны характеризовался схожим набором доминирующих групп, при их разном соотношении. Так, в распределении фитопланктона рек бореальной зоны Северной Америки прослеживается влияние зональности (Poof et al., 1997; Vasu et al., 2000; Hudon et al., 1996; Hudon, 2000; Rivers of ..., 2011). В низко минерализованных (Moore, 1978) водотоках севера данной зоны преобладают в составе фитопланктона диатомовые и золотистые водоросли. При продвижении на юг наблюдалось повышение минерализации (Hudon et al., 1996; Hudon, 2000), содержания биогенных элементов, что способствует доминированию в альгоценозах планктонных и бентосных диатомей, при развитии криптофитовых, золотистых и зеленых водорослей, особенно на озерных участках или на участках с заболоченным водосбором. Схожие закономерности отмечены и для бореальной зоны Евразии (Охапкин, 1997; Rivers of ..., 2021; Трифонова и др., 2003; Габышев, 2015; Баженова, 2005 и др.).

Водосборы рек юга бореальной зоны европейской части России сложены осадочными породами, что влияет на минерализацию вод (52-150 мг/л), рН (6-7.8), содержание ряда элементов. Показано, что данные водотоки отличаются более высокими показателями флористического разнообразия и значениями продуктивности фитопланктона (Охапкин, 1994; Корнева, 2007, 2009; Корнева и др., 2016; Кулизин и др., 2021). При этом южно таежные компоненты системы боковой приточности Средней Волги исследованы явно недостаточно, что особенно актуально на фоне глобальных изменений климатических и гидролого-гидрохимических условий формирования стока, во многом определяющих физиономичность речного фитопланктона и его продукционные возможности.

Глава 2. Материалы и методы исследования

Материалом для настоящей работы послужили пробы фитопланктона, собранные на трех морфологически различных реках левобережья Средней Волги: р. Ветлуга (большая), р. Керженец (средняя) и р. Вишня (малая), проведенных в 1970-2021-х гг. Отбор проб осуществлялся на 9 основных стационарных станциях: ст. 1 – р. Ветлуга, пос. Варнавино (2010 г.); ст. 2 – то же, пос. Красные Баки (1987 г.); ст. 3 – то же, д. Чернышиха (2014, 2016, 2018 гг.); ст. 4 – то же, устье (1972-1979 гг.); ст. 5 – р. Керженец, д. Хахалы (1987 г.); ст. 6 – то же, пос. Пионерский (1985 г.); ст. 7 – то же, пос. Рустай (2008, 2014, 2016, 2018, 2019 гг.); ст. 8 – то же, устье (1972-1979, 1981-1990 гг.); ст. 9 – р. Вишня, устье (2002, 2016 гг.) (рисунок 1). Кроме того, р. Ветлуга была обследована в маршрутном порядке от верховья реки до устья в 2018-2021 гг.

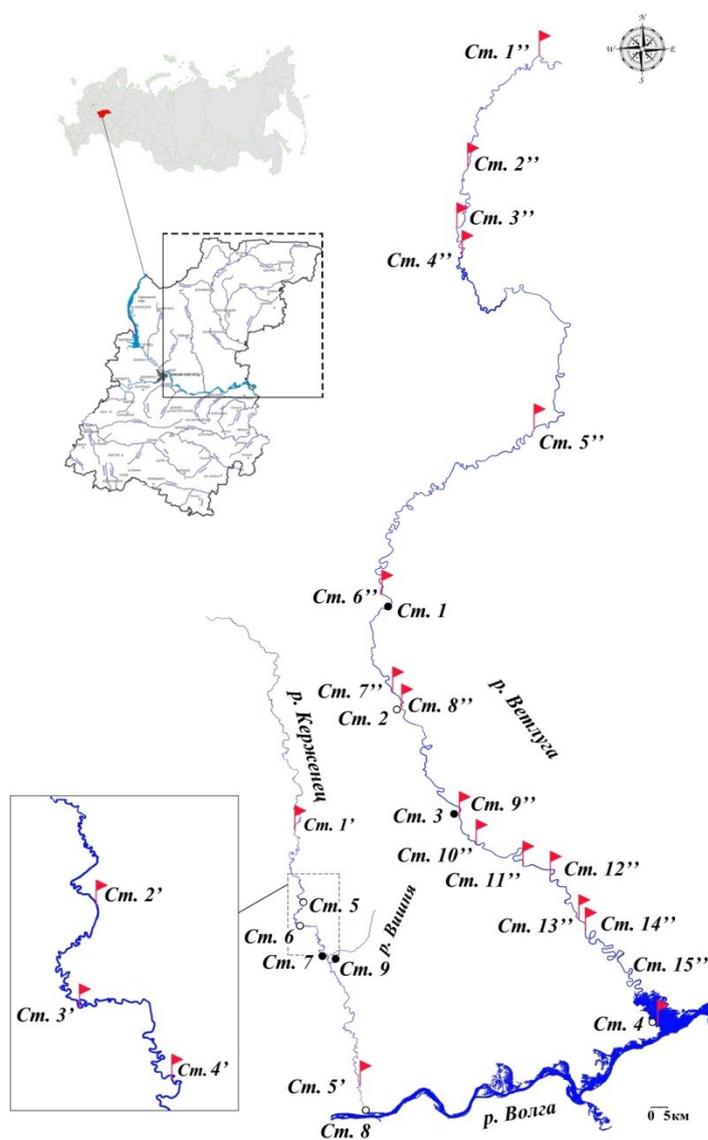


Рисунок 1. Карта-схема исследованных водотоков с отметками станций отбора проб фитопланктона (незаштрихованные точки – станции отбора проб в 1970-1990 гг., заштрихованные точки – 2008-2019 гг., флажки – маршрутная съемка в 2018-2021 гг.)

Во время сплавов пробы отбирались в достаточно короткий промежуток времени на 15 станциях. Исследования 1977-1979 гг. и 1981-1990 гг. осуществлялись в приустьевых районах рек Ветлуга и Керженец, в 1985 и 1987 гг. – в их среднем течении (станции 2, 5, 6), в основном посезонно (весна, лето, осень). Ежедекадный отбор проб в период открытой воды осуществлен в 2010-2018 гг. на р. Ветлуге (ст. 3) и в 2008-2019 гг. на р. Керженец (ст. 7).

Сбор, фиксация, пробоподготовка и обработка проб фитопланктона осуществлялась согласно общепринятой методике (Методика..., 1975; Федоров, 1979). Всего было собрано и обработано 296 количественных и качественных проб фитопланктона. Кроме того, для анализа были использованы архивные данные по исследуемым водотокам (161 проба).

Для идентификации водорослей использовались: «Определитель пресноводных водорослей СССР» (1951, 1953-1955, 1959, 1962, 1982), «Флора

спорных растений СССР» (1960, 1966), «Определители водорослей Украины» (1975, 1977, 1978, 1979, 1986, 1990), «Диатомовые водоросли СССР» (1988, 1992), «Динофитовые водоросли Украины» (2011), «Определитель диатомовых водорослей России» (2016), «Золотистые водоросли Севера России» (2017), «Cyanoprokaryota, Süßwasserflora von Mitteleuropa» (1998; 2005), а также другие номенклатурные публикации (Krammer K., Lange-Bertalot 1991a, b; Lange-Bertalot, 2013; Komarek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komarek, 2013). Наименование таксонов и деление альгофлоры на отделы дается согласно данным Algaebase (Guiry, Guiry, 2022).

Молекулярно-генетические и метабаркодинговые исследования проводились согласно протоколам, опубликованным в работах Zimmermann et al., 2011; Tankovic et al., 2018; Alverson et al., 2007; White et al., 1990; Johnson et al., 2008; Boenigk et al., 2018; Bock et al., 2020; Kumar et al., 2018. Для выделения ДНК при метагеномных исследованиях использовались наборы Qiagen Blood & Tissue Kit. Выделение проходило согласно протоколам производителя. Подготовка библиотек к секвенированию проводилась в соответствии с руководством «16S Metagenomic Sequencing Library Preparation» (Part # 15044223 Rev. B; Illumina). Построение филогенетических деревьев выполнено в программе MegaX (Kumar et al., 2018).

Для характеристики доминирования использовали показатели «частота доминирования» DF, «частота встречаемости» rF и «порядок доминирования» Dt (Горбулин, 2012). Анализ таксономической структуры фитопланктона проводился методами, принятыми в сравнительной флористике (Шмидт, 1984). Для оценки флористического сходства ценозов использовался

индекс биотической дисперсии – IBD (Koch, 1957). Сходство видового состава вычислено с помощью коэффициента Сёренсена (K_s) (Мэгарран, 1992). Для оценки ценотической структуры фитопланктона использовались индекс разнообразия Шеннона (H), мера выравненности Пиелу (E), индекс доминирования Симпсона (D) (Мэгарран, 1992), показатель удельного видового богатства. Размерная структура альгоценозов оценивалась по среднему ценотическому объему клетки (W_{cp}) и среднему арифметическому объему клетки (V_{cp}) водорослей в пробе.

Качество воды исследуемых водоемов оценивалось с помощью индекса сапробности Пантле и Букк в модификации Сладечека (Pantle, Buck, 1955; Sladecsek, 1973). Выделение функциональных групп и расчет индексов Q и EQR осуществлялись с использованием классификации Рейнольдца (1988, 2002), с модификациями Борикса (Borics et al., 2006).

В работе были использованы данные отчетов о состоянии изученных водных объектов, выполненные сотрудниками ФГБУ «Верхне-Волжское УГМС» и фондовые материалы лаборатории ФГБУ «Государственный заповедник Керженский».

Для получения информации о соотношении числа видов и родов во флоре изученных рек использована зависимость Виллиса (Willis, 1949). При анализе значимости межгодовых различий химических параметров среды использовался критерий Уилкоксона (W). Для изучения связи абиотических факторов среды и показателей развития фитопланктона использовался коэффициент ранговой корреляции Спирмена (R_s) и регрессионный анализ. Для упорядочивания и классификации собранного материала применялся анализ главных компонент (*principal component analysis*, PCA), влияние факторов среды на изменения в структуре сообществ фитопланктона оценивалось с помощью анализа избыточности (*redundancy analysis*, RDA) (Шитиков, Розенберг, 2013). Дендрограммы иерархической кластеризации строили с использованием метода средней связи (Якимов и др., 2016). Статистическую обработку результатов проводили в программах STATISTICA 12, в среде R (R Core Team, 2015) и MS Excel 2013. Рассчитывались средние значения (M), ошибка среднего (m), доверительный интервал (P) определяемых параметров. В работе обсуждались лишь достоверные различия ($p < 0.05$).

Глава 3. Физико-географическая характеристика района исследования

В главе приведены сведения о районе исследования и расположении изученных рек бассейна Чебоксарского водохранилища (рр. Ветлуга, Керженец и Вишня). Особенности гидрохимического состава вод рек юга таёжной зоны в пределах водосбора Средней Волги являются низкая минерализация и слабокислые значения pH вод при выраженном градиенте их цветности. Более высокие значения минерализации р. Ветлуги определяются особенностями подстилающих пород, представленных карбонатными глинами, содержащими прослойки мергеля и известняка. Рр. Керженец и Вишня протекают по территории с мощной толщей песчаных пород четвертичного возраста. В пятидесятилетнем ряду наблюдений установлено заметное возрастание цветности в рр. Ветлуга ($W=2.59, p=0.009$) и Керженец ($W=2.39, p=0.016$) в многолетнем аспекте. На фоне определенного роста значений ХПК в воде обеих рек доля легко окисляемой бактериями органики (по БПК₅) в общей массе органического вещества в р. Керженец за 50 лет несколько возрастала, а в р. Ветлуге снижалась более, чем в 2 раза ($W=2.42, p=0.015$). Гидрологический и гидрохимический режим рек Керженец, Ветлуга и Вишня ясно отражает особенности территории водосбора, что в значительной мере определяет специфику состава и структуры альгоценозов.

Глава 4. Флористический состав и эколого-географическая характеристика альгофлоры рек южно таежной зоны бассейна Средней Волги

В составе фитопланктона исследованных рек выявлено 812 видов (901 видовой и внутривидовой таксон – в.в.т., включая номенклатурный тип вида), принадлежащих к 254 родам, 36 порядкам, 15 классам и 8 отделам (таблица 1). Основу альгофлоры (82.4%) составляли представители 4 отделов: Bacillariophyta, Chlorophyta, Euglenophyta и Ochrophyta, что позволило охарактеризовать ее как диатомово-зелено-эвгленовую.

Таблица 1

Таксономическая структура фитопланктона исследованных рек

ОТДЕЛ	ЧИСЛО						%	Родовая насыщенность (видовыми таксонами)
	классов	порядков	родов	видов	ввт	до рода		
<i>Cyanoprokaryota</i>	1	5	32	54	-	2	6.6	1.6
<i>Euglenophyta</i>	1	2	11	85	38	-	10.5	7.7
<i>Dinophyta</i>	1	6	14	19	-	-	2.3	1.3
<i>Cryptophyta</i>	1	1	3	11	-	-	1.4	3.6
<i>Ochrophyta</i>	5	7	19	79	9	4	9.7	4.1
<i>Bacillariophyta</i>	1	3	72	288	16	3	35.5	3.9
<i>Chlorophyta</i>	3	10	91	219	19	2	27	2.4
<i>Charophyta</i>	2	2	12	57	7	2	7	4.7
Всего	15	36	254	812	89	13	100.0	3.1

Примечание: ввт – внутривидовые таксоны

В альгофлоре более протяженных рек (рр. Керженец и Ветлуга) соотношение зеленых (27-32.6%), диатомовых (34.3-36) и эвгленовых (9.4-12.2) было почти одинаковым с незначительным преимуществом первых в Ветлуге, а вторых в Керженце (таблица 2). В р. Керженец заметнее других выражено участие конъюгат (*Charophyta* – 7.8% состава ее альгофлоры). Отделы *Ochrophyta* (по 10.2% соответственно) и *Cyanoprokaryota* (5.9% и 4.9%) представлены беднее, на долю остальных групп приходилось менее 5% списка видов. Р. Вишня отличалась более высоким разнообразием диатомей (33.2%), эвгленовых (21.1%) и харофитовых (10.4%) водорослей, зеленые занимали лишь третью позицию (19.7%) (таблица 2).

Таблица 2

Таксономический состав фитопланктона исследованных водоемов

(над чертой – число видов, разновидностей и форм, под чертой – % от общего числа таксонов)

Река	<i>Cyanoprokaryota</i>	<i>Euglenophyta</i>	<i>Dinophyta</i>	<i>Cryptophyta</i>	<i>Ochrophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	<i>Charophyta</i>	Всего
Ветлуга	27/4.9	67/12.2	8/1.5	10/1.8	56/10.2	189/34.3	180/32.6	15/2.7	551
Керженец	37/5.9	59/9.4	16/2.5	6/0.9	64/10.2	226/36	170/27	49/7.8	628
Вишня	19/6.3	63/21.1	7/2.3	2/0.67	18/6	99/33.2	59/19.7	31/10.4	298
Всего	54/6	123/13.6	19/2.1	11/1.2	88/9.7	304/33.7	238/26.4	64/7.1	901

Первые 3 ранговые позиции ведущих порядков для рр. Ветлуга и Керженец оказались схожими: *Sphaeropleales* (17.3% и 14.5% соответственно), *Euglenales* (11.6% и 9.5%) и *Naviculales* (9.7% и 8.9%). В полигуменной р. Вишне преобладали порядки *Euglenales* (11.6%), *Desmidiiales* (9.7%) и *Naviculales* (7.7%). Среди десяти ведущих родов ведущее положение занимал *Trachelomonas*. В р. Ветлуге три первых ранговых места занимали *Trachelomonas* (5.8%), *Scenedesmus* (3.8) и *Navicula* (3.7), в р. Керженец – *Trachelomonas* (4.2%), *Closterium* (3.8) и *Scenedesmus* (2.8). В таксономической структуре альгофлоры р. Вишня наблюдалось закономерное усиление роли *Trachelomonas* (13.4%) и снижение участия видов рода *Scenedesmus* (1%).

Применение метода метабаркодинга с использованием региона V9 18S рДНК (длина 150 п.н.) для оценки таксономического состава фитопланктона рр. Ветлуга и Керженец позволило выявить в планктонных пробах 944 (без учета цианопрокариот) «условных таксономических единиц» ASV (amplicon sequence variants). Выявленные таксономические единицы (ASV) принадлежали 7 отделам (эволюционным группам), среди которых наиболее многочисленными выступали *Chlorophyta* (38% от общего числа таксономических единиц), *Ochrophyta* (35%), *Bacillariophyta* (9%), *Dinophyta* (8%), *Cryptophyta* (5%). На долю других групп водорослей приходилось менее 5% ASV. Сравнение соотношений крупных таксономических групп (отделов), полученных на основе морфологического и молекулярно-генетического подходов, позволило продемонстрировать их определенное соответствие ($\chi^2=13.9$, при $p=0.05$), на грани возможности данного статистического подхода. Дополнительные исследования разнообразия

зеленых, криптофитовых и охрофитовых (преимущественно золотистых) водорослей возможно приведет к более объективным оценкам.

Охрофитовые водоросли, развитие которых наблюдалось в весенних и раннелетних альгоценозах (Кулизин и др., 2021), составляли 9.8% от общего видового богатства альгофлоры изученных рек, определяя ее специфику на данной территории. Применение электронной микроскопии позволило выявить 30 видов из класса Chrysophyceae, порядков Synurales и Paraphysomonadales. *Mallomonas jubata*, *Mallomonas retifera* и *Lepidochromonas poteriophora* впервые отмечены на территории России. Один из представителей рода *Mallomonas* является потенциально новым для науки (Kulizin et al., 2021) (рисунок 2).

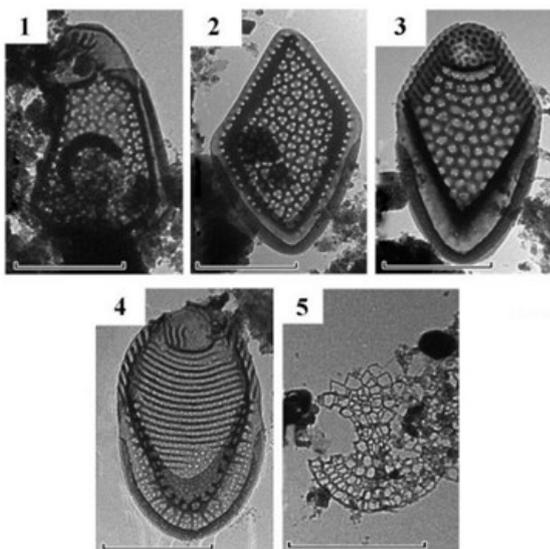


Рисунок 2. Чешуйки таксонов родов *Mallomonas* и *Lepidochromonas*, впервые обнаруженные на территории России (1,2 - *M. jubata*; 3 - *M. retifera*; 4 - *Mallomonas* sp.; 5 - *Lepidochromonas poteriophora*). Размер линейки 2 мкм.

При относительно однородном характере водосборного бассейна альгоценозы исследуемых рек отличались гетерогенностью состава ($IBD = 0.33$). Состав фитопланктона рек Ветлуги и Керженца ($K_s=0.58$) и Керженца и Вишни ($K_s=0.46$) продемонстрировал среднюю степень сходства. Более существенные отличия обнаружены во флористических списках Ветлуги и Вишни ($K_s=0.39$). Сравнение флористических списков, полученных для 1970-90-х и 2000-2019 гг. для рек Керженец и Ветлуга показало, что их альгофлора претерпела значительные изменения ($K_s=0.48$ и 0.40 соответственно) при возрастании сходства общих списков ($K_s=0.67$), полученных для 2000-2019 гг. Максимальные изменения в составе фитопланктона р. Ветлуги отмечены в отделах Charophyta ($K_s=0.22$), Cryptophyta (0.3) и Dinophyta (0.44); в р. Керженец – в отделах Charophyta (0.1), Ochrophyta (0.32) и Euglenophyta (0.38). Вероятно, это вызвано макроклиматическими изменениями и эвтрофированием, отразившимися на составе альгоценозов.

Основу флористического списка всех рек составляли планктонные (39.9% – в р. Керженец, 40.8 в р. Ветлуге и 35.5 в р. Вишне) виды и обитатели прибрежно-мелководной зоны (от 13.1 в р. Керженец до 23.8% в р. Вишне). По галобности преобладали олигогалобы-индифференты (37.3-39.8%), по отношению к рН вод – индифференты (37.0-38.5%). Больше половины обнаруженных видов водорослей (до 69.3% в р. Вишне) отнесены к показателям сапробности воды. Преобладали β -мезосапробы (87-158 ввт), при участии олигосапробов, α - β - и β - α -мезосапробов – 133 (21.5%), 110 (20.2%) и 86 (28.8%) соответственно.

В целом, совокупный состав альгофлоры изученных рек оказался богатым (901 вид и внутривидовой таксон), альгофлора характеризовалась как зелено-диатомово-эвгленовая со значительной долей охрофитовых водорослей. Данная пропорция флоры, вероятно, является характерной особенностью водотоков южно-таежной зоны. Видовое богатство отдельной взятой реки (Керженец – 628 ввт, Ветлуга – 551, Вишня – 298) оказалось в 1.3-2.7 раз ниже совокупного, что отразило своеобразие флорогенеза в каждой из них. За пятьдесят лет состав альгофлор

отдельных водотоков поменялся более чем наполовину, что особенно заметно в группах харовых, криптофитовых, динофлагеллят, охрофитовых и эвгленовых водорослей. При этом, несмотря на относительно общий характер водосборного бассейна, сообщества водорослей исследуемых водотоков отличались достаточно высокой гетерогенностью состава, что может говорить о биотопической неоднородности исследуемой территории.

Глава 5. Структурные показатели фитопланктона исследованных рек

5.1. Особенности количественного развития планктонных растительных сообществ исследованных рек

Сезонное развитие фитопланктона исследованных рек характеризовалось одним-тремя подъемами численности и двумя-тремя пиками биомассы в 1980-е годы и одним-тремя (численность) и тремя (биомасса) пиками в начале XXI века, с наибольшими значениями весной, летом и осенью. Осредненные за безледный период многолетние значения численности и биомассы фитопланктона в среднем течении р. Керженец в разные годы исследований варьировали от 0.15 ± 0.05 до 4.27 ± 0.97 млн кл./л и от 0.23 ± 0.06 до 2.6 ± 0.8 г/м³, в р. Ветлуге – от 0.59 ± 0.09 до 6.6 ± 1.3 млн кл./л. и от 0.74 ± 0.11 до 1.51 ± 0.42 г/м³. Трофический статус рек Ветлуга и Керженец, определенный по биомассе фитопланктона, в конце 1980-х - начале 2000-х годов соответствовал олиготрофно-слабомезотрофному уровню (Воденева, 2006), а в настоящее время является мезотрофным. В р. Вишне количественное развитие альгоценозов менее обильно (от 0.06 ± 0.01 до 0.32 ± 0.06 млн кл./л и от 0.15 ± 0.03 до 0.35 ± 0.12 г/м³), что соответствовало уровню олиготрофных вод.

По мере уменьшения длины водотока и увеличения цветности вод средневегетационные значения численности изменялись от 0.16 до 3.44 млн кл./л, биомассы – от 0.29 до 1.32 г/м³. В многолетнем ряду наблюдений отмечен достоверный рост численности и биомассы фитопланктона рек Ветлуга ($R=0.71$, $F=6.44$, $p=0.044$; $R=0.73$, $F=7.2$, $p=0.036$ соответственно) и Керженец ($R=0.76$, $F=15.6$, $p=0.002$; $R=0.56$, $F=5.13$, $p=0.044$).

Для р. Керженец было показано, что с 2008 г. начинается постепенная перестройка состава структурообразующих по биомассе видов. Наблюдается возрастание ценотической роли диатомей и динофлагеллят (до 36% от общей биомассы в 2008, до 76% в 2014 и до 61% в 2016 г.) в летних ценозах, при относительно стабильных значениях биомассы зеленых водорослей (рисунок 3). Осенью так же, как и ранее регистрировались планктоценозы с доминированием *Melosira varians*.

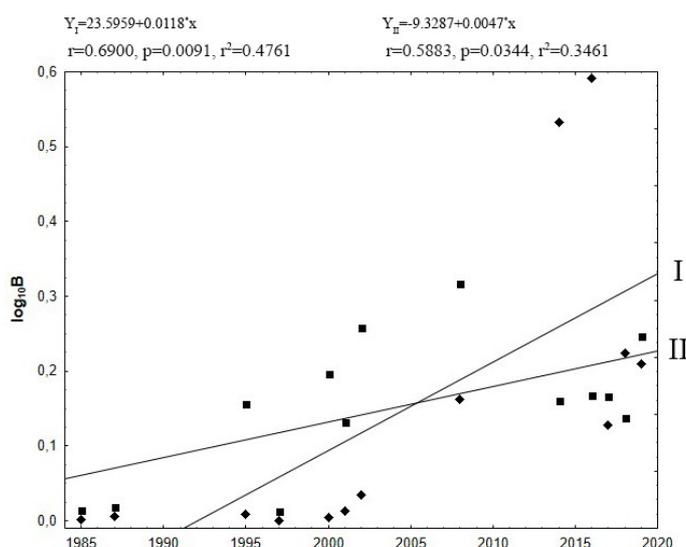


Рисунок 3. Многолетние изменения средних значений биомассы ($\log_{10}B$) динофитовых (I) и диатомовых (II) водорослей в фитопланктоне р. Керженец

Для исследования структурных перестроек сообществ фитопланктона р. Керженец в многолетнем аспекте и влияния факторов среды на данные процессы была построена модель на

основании анализа избыточности (RDA) с использованием следующих переменных: температура, прозрачность, содержание минерального азота, общего фосфора, CO₂, Si и др. Статистически значимо общую дисперсию объясняют температура (13.7%), содержание минерального азота (10.1%), прозрачность (7.9%), содержание кремния (6.8%) и углекислого газа (6.7%) (рисунок 4).

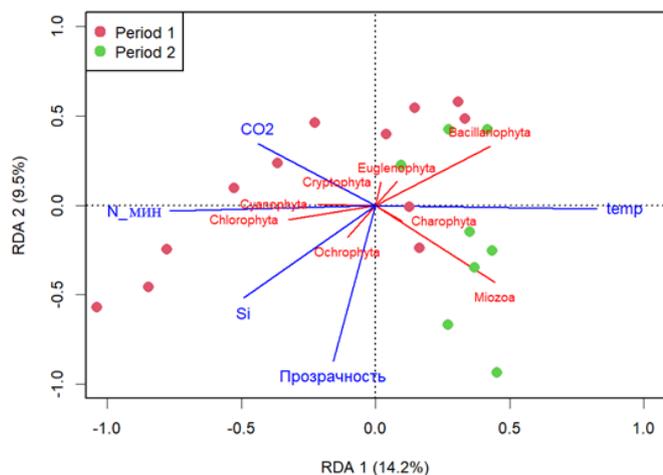


Рисунок 4. Ординационная диаграмма анализа избыточности (RDA) для проб фитопланктона при оценке структурных перестроек альгоценозов в многолетнем аспекте.

RDA1 и *RDA2* – первая и вторая канонические оси

Period 1 (красные точки) – данные за период с 1985 по 2008 гг.

Period 2 (зеленые точки) – данные за период с 2014 по 2019 гг.

В р. Ветлуге начиная с 2010 г. и в последующие годы отмечено развитие в летних альгоценозах эвтрофного комплекса видов, представленного цианопрокариотами *Dolichospermum affine* и *D. spiroides* (численность достигала 4.29 млн кл./л – 64.6%, а биомасса – 0.2 г/м³ – 38.1% в 2010 г., 22.32 млн кл./л – 64%, 2.75 г/м³ – 62.9% в 2014 г.), диатомовыми (*Aulacoseira subarctica* и *A. granulata*) при участии золотистых (*Dinobryon divergens*, *Chrysococcus biporus*) водорослей.

В р. Вишне, характеризующейся более высокой цветностью вод, количественное развитие альгоценозов менее обильно (в среднем от 0.06±0.01 до 0.32±0.06 млн кл./л и от 0.15±0.03 до 0.35±0.12 г/м³), при максимальной биомассе 2.52 г/м³ в 2002 г., что в целом соответствовало уровню олиготрофных вод. В периоды исследований состав альгоценозов был разнообразен.

5.2. Состав и динамика доминирующих комплексов фитопланктона исследованных рек

В исследованных реках 95 таксонов рангом ниже рода (10.5% общего списка) отнесено к категории доминирующих с преобладанием диатомовых (более 40% состава доминантов) и эвгленовых (14.7%). Доля зеленых, охрофитовых и харовых (по 9.5%) водорослей в перечне доминантов альгоценозов одинакова (таблица 3).

Таблица 3

Таксономический состав доминирующих видов фитопланктона исследованных рек (над чертой – число видов, под чертой – %)

Река	<i>Cyano-prokaryota</i>	<i>Euglenophyta</i>	<i>Dino-phyta</i>	<i>Crypto-phyta</i>	<i>Ochro-phyta</i>	<i>Bacillario-phyta</i>	<i>Chloro-phyta</i>	<i>Charo-phyta</i>	Всего
Ветлуга	3 / 6.5	2 / 4.3	3 / 6.6	1 / 2.1	4 / 8.7	23 / 50	6 / 13	3 / 6.5	45
Керженец	-	9 / 15.7	4 / 7	3 / 5.2	6 / 10.5	25 / 43.9	5 / 8.8	5 / 8.8	57
Вишня	1 / 3.2	7 / 22.6	1 / 3.2	-	1 / 3.2	15 / 48.4	2 / 6.4	4 / 12.9	31
Всего	4 / 4.2	14 / 14.7	5 / 5.2	3 / 3.1	9 / 9.5	42 / 44.2	9 / 9.5	9 / 9.5	95

Состав ценозообразующих видов фитопланктона р. Керженец (57 ввт) оказался в 1.27 раза богаче, чем в р. Ветлуга и в 1.84 раза богаче, чем в р. Вишня. Доля диатомей в составе доминантов (43.9-50%) сильно не различалась в разных водотоках, зеленые разнообразнее в р. Ветлуга (13%), конъюгаты – в р. Вишня (12.9%). Реки Керженец и Вишня характеризовались богатством эвгленид (15.7% и 22.6% соответственно) среди доминантов.

Основу обилия фитопланктона рек большей протяженности создавали центрические диатомеи. Среди них в р. Керженец более заметна *Melosira varians*, при снижении частоты ее

встречаемости с 85% (конец 80-х – начало 2000-х гг.) до 23% (2014 г.) и доминирования с 61 до 7-21% (в современный период). Весной 2008 г. отмечался подъем вегетации *Stephanodiscus hantzschii* (pF=7%, DF=7%, $B_{\max}=1.2 \text{ г/м}^3$ – 13% от общей), а в последующие годы (2016-2018 гг.) – *Aulacoseira subarctica* (pF=79-100%, DF=15-23%, $B_{\max}=0.94 \text{ г/м}^3$ – 49%). В р. Ветлуга преобладали *Aulacoseira subarctica* и *A. granulata* (pF и DF более 50-60%). Также в составе доминантов и субдоминантов отмечены виды родов *Navicula*, *Pinnularia*, *Plagiotropis*, *Ulnaria*, *Eunotia*, *Tabellaria*, *Nitzschia*. Биомасса зеленых в ней редко превышала 1 г/м^3 . В течение безледного периода, особенно весной, обычны вольвоксовые – *Thoracomonas irregularis*, *Chlamydomonas* sp.sp., содоминантом летнего фитопланктона являлась *Pandorina morum* (pF=12%, DF=6%). Разнообразные представители порядков *Sphaeropleales* и *Chlorellales* в основном определяли видовое богатство альгоценозов. В рр. Керженец и Вишня зигнемовые (*Mougeotia* sp.sp.) и десмидиевые (*Cosmarium* sp.sp., *Closterium* sp.sp.) водоросли часто входили в перечень массовых форм альгоценозов. Среди динофлагеллят в реках Керженец и Ветлуга по биомассе преобладали виды родов *Peridinium* и *Gymnodinium* с высокой частотой встречаемости и доминирования (соответственно 46 и 77% первые, 23-46% вторые). В составе эдификаторов летних сообществ также отмечен инвазийный вид *Unruhndinium kevei*, с максимальными значениями встречаемости и доминирования в р. Керженец (pF=84%, DF=69%). В р. Ветлуге на протяжении нескольких лет наблюдений (2010-2016 гг.) в летний сезон отмечалось массовое развитие diaзотрофных цианопрокариот (*Dolichospermum spiroides* с pF больше 30%, при DF 10%). Гидролого-гидрохимические характеристики способствовали возрастанию в р. Вишне в летних ценозах доли эвгленид, при лидировании диатомей и зеленых водорослей весной и осенью.

Согласно функциональной классификации в исследуемых водотоках выделено 24 функциональные группы фитопланктона при абсолютном доминировании T_B (*Melosira varians*, пеннатные диатомей). В современный период в р. Керженец отмечено развитие в летних ценозах групп L_0 и Y (*Gymnodinium* spp., *Peridiniopsis* spp.). В р. Ветлуге летом впервые отмечено развитие гетероцитных цианопрокариот (*Dolichospermum spiroides*) группы H_1 .

Таким образом, изученные водные объекты характеризовались разнообразием состава доминирующих видов и полидоминантностью их альгоценозов. На уровне крупных таксонов (отделов) выделялись диатомовые и эвгленовые, при равном вкладе в перечень доминантов зеленых, охрофитовых и харофитовых групп водорослей.

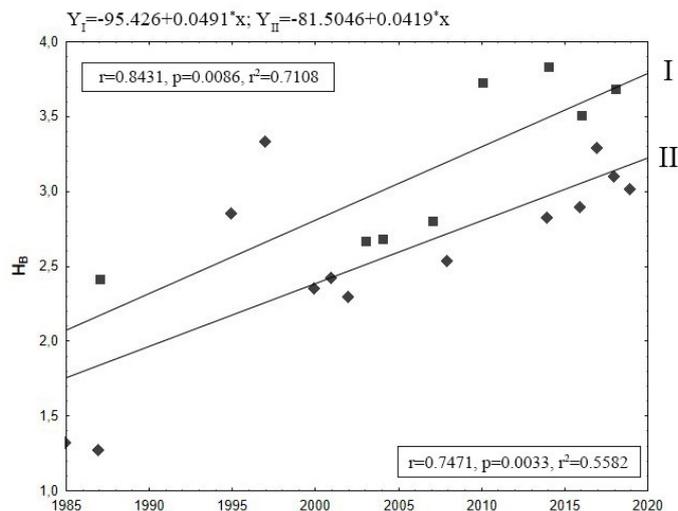
5.3. Оценка некоторых показателей видовой структуры фитопланктона исследованных рек

Основные показатели видовой структуры фитопланктонных сообществ исследованных рек имели схожие особенности сезонной и межгодовой динамики, проявляющиеся в возрастании ценотического разнообразия, при изменении размерной характеристики сообществ. Индексы видового разнообразия фитопланктона изученных рек, рассчитанные как по численности (H_N), так и по биомассе (H_B), проявили достоверную высокую связь с удельным видовым богатством ($R=0.73$ и $R=0.65$), выравненностью ($R=0.87$) и доминированием ($R=-0.89$) и слабую – с показателями размерной структуры (V_{cp} и W_{cp}) альгоценозов ($R=-0.23$ и $R=-0.43$).

Среднеголетние значения ценотических индексов фитопланктона возрастали по мере увеличения протяженности рек (H_N от 3.14 в р. Вишне до 3.87 в р. Ветлуге, H_B от 2.72 до 3.49 соответственно). За период с середины 1980-х по 2018 гг. в р. Ветлуге величины индексов Шеннона, рассчитанные по численности фитопланктона, варьировали от 2.77 (1987 г.) до 4.45 бит/тыс. кл. (2014 г.), по биомассе – от 2.42 до 3.84 бит/г. В многолетнем ряду наблюдений показано возрастание значений индексов Шеннона при снижении коэффициентов корреляции между ними (с $r=0.91$ в 1987 до $r=0.56$ в 2016 гг.) (рисунок 5). В р. Керженец, как и в р. Ветлуге, наблюдалась схожая динамика ценотических показателей фитопланктона. Их максимальные значения отмечались в 2017 г. ($H_N 3.88 \pm 0.16$, $H_B 3.29 \pm 0.19$) при формировании полидоминантных сообществ фитопланктона с развитием разных групп зеленых и диатомовых водорослей, а

минимальные значения характеризовали олигодоминантные альгоценозы середины-конца 1980-х годов, где массово развивались *Thoracomonas irregularis* в весенне-летний период и *Gonyostomum semen* летом.

Рисунок 5. Многолетние изменения показателей ценотического разнообразия H_B фитопланктона р. Ветлуги (I) и р. Керженец (II)



В р. Вишня значения ценотических показателей варьировали в разные годы от 2.65 ± 0.58 (1997 г.) до 3.37 ± 0.25 (2016 г.) по численности и от 2.65 ± 0.27 (2002 г.) до 3.35 ± 0.18 (2016 г.) по биомассе. Коэффициент корреляции между ними изменялся в небольших пределах (от $r=0.52$ до 0.68), отражая постоянство вклада доминирующих групп водорослей в структурные показатели альгоценозов. В сезонном аспекте наибольшие значения индексов отмечены в летний сезон, когда развивались разнообразные виды зеленых, диатомовых и эвгленовых водорослей. Среди эвгленид отмечалось развитие рода *Trachelomonas*, представленного наиболее полиморфными видами.

В малой реке с полигузмозными слабо кислыми водами средний ценотический объем клетки фитопланктона оказался в 1.84 раза больше, чем в средней с более низкими значениями цветности и слабо кислыми-олигонейтральными водами, и в 4.9 раз больше, чем в большой с малоцветными олигонейтральными водами. В пятидесятилетнем ряду наблюдений установлена тенденция измельчания фитопланктона: в р. Керженец – средний за вегетационный период ценотический объем клетки фитопланктона снизился к 2000-м гг. в 3.4 раза, в р. Ветлуга – в 2.5 раза, при постоянстве размерных характеристик фитопланктона высоко цветной р. Вишня. Выявленные закономерности вероятно являются индикаторами повышения трофического статуса водотоков и потепления климата и могут служить показателями происходящих изменений (рисунок 6).

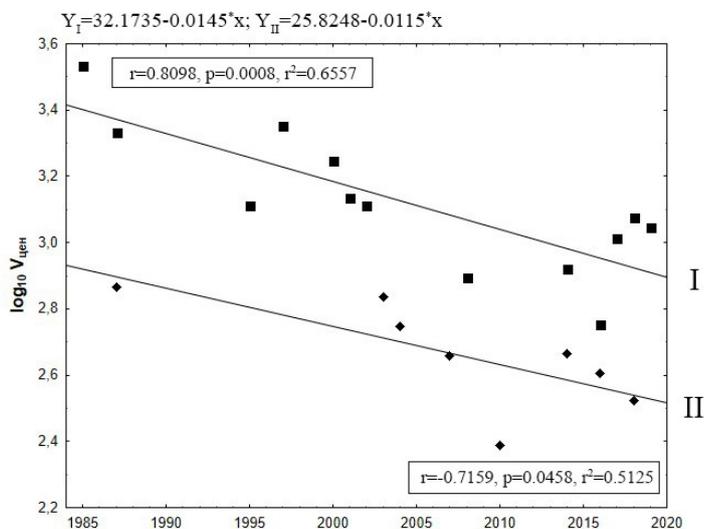


Рисунок 6. Многолетние изменения среднеценотического объема клеток водорослей фитопланктона р. Керженец (I) и р. Ветлуги (II)

Таким образом, в исследованных речных экосистемах наблюдалось формирование насыщенных видами сообществ, характеризующихся средним уровнем продуктивности,

высокими эквитабельностью и индексом видового разнообразия при незначительных показателях доминирования. Прирост биомассы во временном ряду определяется реакцией размерной структуры сообществ на динамику средовых факторов в сторону возрастания роли мелкоклеточных форм водорослей, особенно в годы с антициклональным типом погоды. На фоне слабо выраженного роста биомассы фитопланктона в многолетнем ряду наблюдений отмечалось преимущество структурных показателей при мониторинге процессов эвтрофирования и динамики качества вод водных объектов в сравнении с показателями продуктивности альгоценозов. Проявление аналогичных процессов в волжских водохранилищах (Корнева, 2015) позволяет отметить универсальность подобных реакций альгоценозов на эвтрофирование (включая рост температуры воды как фактора последнего) и относительную независимость их от типа водного объекта.

Глава 6. Пространственное распределение фитопланктона по продольному профилю реки (на примере р. Ветлуги)

В период исследования (июль 2018 г. - август 2019 г.) в фитопланктоне реки зарегистрировано 268 видов водорослей (281 ввт) из 8 отделов, 14 классов, 34 порядков, 122 родов, при общем видовом богатстве 488 видов (543 ввт). По видовому богатству преобладали представители отдела Bacillariophyta (40.7% от общего числа видов), Chlorophyta (37.3%) и Ochrophyta (9.3%), с незначительной долей Euglenophyta (3.7%).

Число видов водорослей на разных станциях варьировало от 52 (в устье, станция 15) до 84 (станция 11), при удельном видовом богатстве 55.5 ± 2.68 в 2018 г. и 44.4 ± 1.6 в 2019 г., и в целом имело тенденцию к возрастанию от верхнего участка реки к среднему и снижению в устье.

Кластерный анализ с использованием индекса Сёренсена (K_s) позволил выделить несколько участков, условно соответствующих верхнему, среднему течением реки и устью (рисунок 7), каждый из которых имел свои особенности.

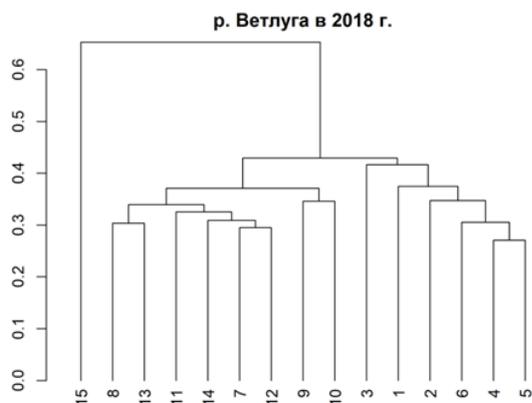


Рисунок 7. Дендрограммы сходства видового состава фитопланктона р. Ветлуги в 2018 и 2019 гг. По оси ординат – расстояние объединения ($1-K_s$), по оси абсцисс – станции отбора проб

В составе фитопланктона верхнего участка р. Ветлуги по числу видов преобладали зеленые (46.3% от общего числа видов), диатомовые (32.9%) и охрофитовые (10.9%) водоросли. В планктоне среднего участка преобладали зеленые (54.7%) и диатомовые (22.6%) водоросли. Также здесь были более разнообразно представлены охрофитовые (15.4 %) водоросли и цианопрокариоты (6.4%). В устье (станция 15) существенно возрастает богатство цианопрокариот (до 15.4%). Флористическое разнообразие доминирующего диатомово-зеленого комплекса в верховье реки дополняли охрофитовые водоросли, на плесовых участках и в устье реки – цианопрокариоты.

Анализ пространственной организации видовой структуры фитопланктона р. Ветлуги в 2018 и 2019 гг., проведенный с помощью метода главных компонент (PCA) и кластерного анализа, позволили установить на акватории р. Ветлуги наличие отдельных участков, отличающихся по видовому составу и показателям количественного развития (рисунок 8).

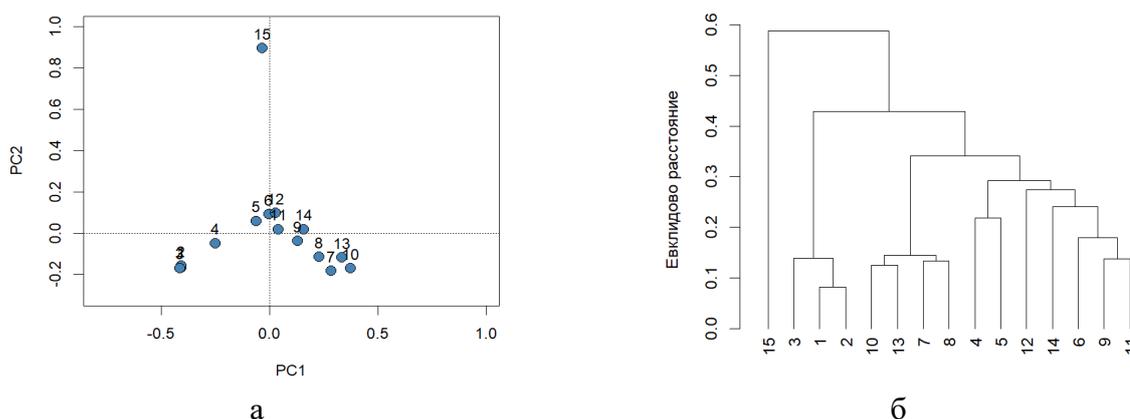


Рисунок 8. Ординационная диаграмма (PCA) (а) и дендрограмма сходства (б) видовой структуры фитопланктона в 2018 г. PC1 – первая главная компонента, PC2 – вторая главная компонента, 1-15 – станции отбора проб

Использование критерия χ^2 для оценки континуальности речных сообществ показало схожие результаты. Полученные значения (таблица 4) оказались выше пороговых, что позволило сделать вывод о статистической значимости различий флористической структуры рассматриваемых участков р. Ветлуги и отсутствии выраженного континуума.

Таблица 4

Результаты расчета критерия хи-квадрат для флористической структуры участков р. Ветлуги (число степеней свободы $df=3$)

Участки р. Ветлуги	Верхний	Средний	Устье
Верхний	-	8.55	14.82
Средний		-	16.96
Устье			-

Количественные показатели развития фитопланктона в верхнем участке реки (ст. 1-4) достигали 15.28 млн кл/л и 6.12 г/м³ (в 2018 г.), 1.21 млн кл/л и 1.08 г/м³ (в 2019 г.). По численности основу фитопланктона составляли зеленые (до 85.6%) и диатомовые (до 38.6) водоросли. В планктоне преобладали представители бентоса (*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Nitzschia sp.*), доля которых в общей биомассе достигала 83%. Уровень количественного развития в среднем течении реки ниже, чем в верховье в 2018 г. (до 3.15 г/м³ и 24.74 млн кл/л) и выше в 2019 г. (до 2.39 г/м³ и 6.38 млн кл/л). Доминантами по численности выступали мелкоклеточные цианопрокариоты (до 41.1%), зеленые (до 39.9%) и диатомовые (до 22.9%) водоросли в 2018 г., диатомовые (до 38.6%) и зеленые (до 31.4%) в 2019 г. По биомассе доминировали Bacillariophyta (до 65.1%) и Chlorophyta (до 41.5%). Состав структурообразующих видов был представлен бентосными видами (*Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa* и др.) и истинно планктонными (*Asterionella formosa*, *Aulacoseira granulata*, *A. subarctica*, *Pandorina morum*, *Chlamydomonas spp.*, *Unruhdinium kevei* и др.). В зоне слияния ветлужских и волжских вод (ст. 15) по численности преобладали цианопрокариоты *Dolichospermum spiroides*, *Microcystis aeruginosa* (до 78.2% от общей численности), при господстве по биомассе диатомей *Cyclotella meneghiniana*, *Aulacoseira subarctica* и *A. granulata* (до 61.1%).

В целом можно отметить, что разнообразие фитопланктона исследуемой реки возрастало от истока к среднему течению и снижалось в устье в зоне контакта с волжскими водами. В исследованном водотоке состав водорослей планктона в пространственном распределении не однороден. В верховье реки наблюдалось обогащение водной толщи бентосными и эпифитными видами водорослей, в устье отмечено явление «подпора», следствием которого являлось повышение количественных показателей развития фитопланктона и смена видового состава и набора доминантов. Количественные показатели развития возрастали от истока к устью, а

индексы биоразнообразия (H_B , H_N) имели тенденцию к увеличению в среднем течении реки и снижению в устье.

Глава 7. Инвазийные виды водорослей в фитопланктоне исследованных рек

Использование современных и классических подходов позволило выявить в фитопланктоне рек инвазийные виды *Unruhdinium kevei* (все изученные реки), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (рр. Керженец и Ветлуга), *Thalassiosira faurii*, *T. incerta* (р. Керженец), *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга) и *Gonyostomum semen* (р. Керженец), что свидетельствует об активных процессах экспансии данных видов водорослей не только в акватории волжских водохранилищ, но и в системе боковой приточности. Сведения о распространении *U. kevei*, *T. incerta*, *S. subsalsum* и *G. semen* в реках Европы и водохранилищах Волги приводятся в литературе с середины XX в (Корнева, 2014), данные о развитии *P. lepidoptera* var. *proboscidea* представляют собой первые находки представителя бентосных альгоценозов в водоемах бассейна р. Волги.

Данные, основанные на морфологических критериях определения вида, свидетельствуют о появлении *G. semen* в р. Керженец еще в середине 1980-х гг., когда была отмечена вспышка его развития (до 6.0 г/м^3). Молекулярно-генетический анализ отдельных клеток (scRNA-seq), отобранных в летний сезон 2021 г. (NN53 и NN54) и идентифицированных на основе морфологии, показал, что они находятся в одной кладе со штаммами, выявленными на территории Европы, что позволило достоверно подтвердить находку данного вида в р. Керженец (рисунок 8). В современный период *G. semen* регулярно встречался в составе летних ценозов (июль-август), но значимых показателей развития не достигал.

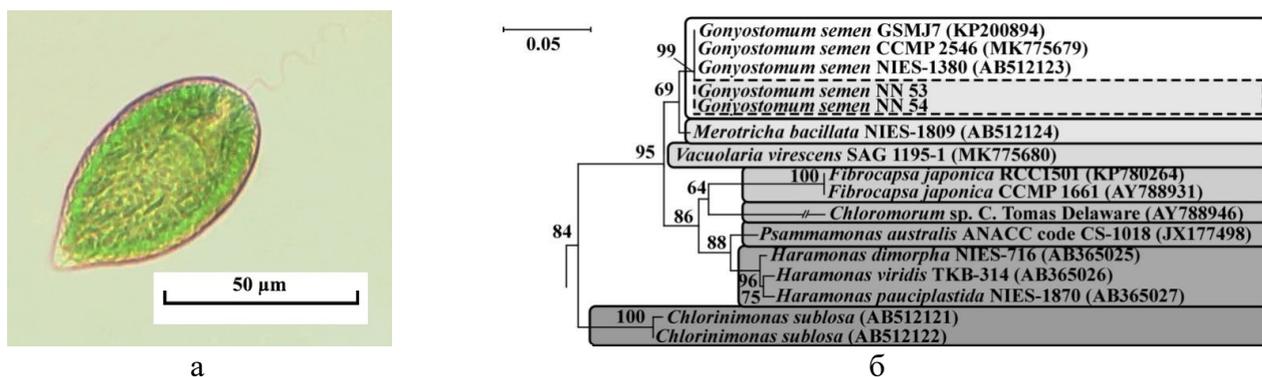


Рисунок 8. а – *Gonyostomum semen* в планктоне р. Керженец по данным световой микроскопии, б – фрагмент филогенетического дерева представителей семейства Vacuolariaceae (образцы *G. semen* из р. Керженец выделены пунктирной линией), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 18S рДНК.

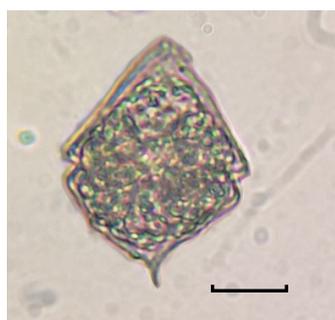
Unruhdinium kevei встречается во всех исследованных реках, характеризующихся разными показателями цветности, рН, минерализации, трофии, что свидетельствует о его широкой экологической пластичности. *Unruhdinium kevei* в последнее время активно перестраивает структуру аборигенных сообществ, входя в состав доминирующих комплексов фитопланктона. Наибольшие показатели вегетации (до 66.5% от общей биомассы) отмечены в р. Керженец в летнюю межень, при максимальном прогревании вод. В р. Ветлуге в 2010 и 2014 гг. отмечены лишь единичные находки *U. kevei* в летних пробах. Максимальная биомасса выявлена в летний период 2016 г., составляя 0.74 г/м^3 (26% от общей).

Временной диапазон встречаемости *U. kevei* охватывает период с поздней весны до начала осени. Вегетация данного вида в р. Керженец показала заметную положительную корреляцию с температурой воды и отрицательную с её уровнем (таблица 5).

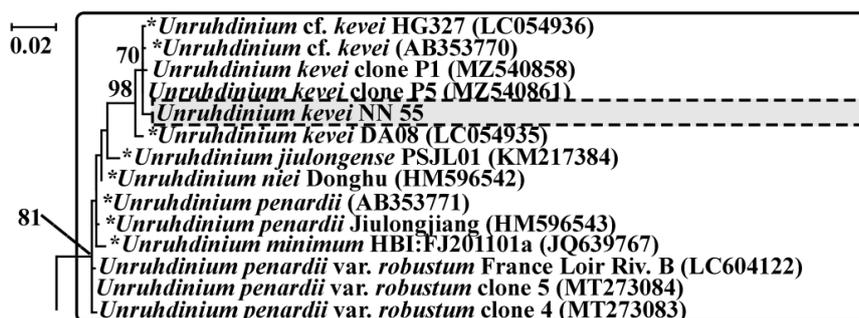
Значимые ($p \leq 0.05$) коэффициенты корреляции Спирмена (R_s) показателей развития *U. kevei* и некоторых факторов среды для р. Керженец

Параметры	Уровень	Температура	pH	Электропроводность	Цветность
Биомасса <i>U. kevei</i>	-0.79	0.59	0.75	0.61	0.64
Доля в биомассе <i>U. kevei</i>	-0.83	0.52	0.75	0.59	0.61

Использование технологии scRNA-seq показало, что полученная последовательность 18S рДНК для образца NN55 сгруппировалась с последовательностями других видов рода *Unruhdinium* (*U. jiulongense*, *U. niei*, *U. penardii*, *U. penardii* var. *robustum*, *U. minimum*) и образовала одну кладу с высокой степенью поддержки (ML>98%) со штаммами *Unruhdinium kevei* (номера в GenBank MZ540858, MZ540861) (рисунок 9).



а



б

Рисунок 9. а – *Unruhdinium kevei* в планктоне р. Керженец по данным световой микроскопии (размер линейки 10 мкм), б – фрагмент филогенетического дерева представителей семейства КRYPTOPERIDINIACEAE (штаммы *Unruhdinium kevei* из р. Керженец выделены пунктирной линией), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 18S рДНК.

Сведения об экологии *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* в литературе не многочисленны. Известно, что виды рода *Plagiotropis* принимают участие в формировании сообществ микрофитобентоса морских, солоноватоводных и высокоминерализованных водных объектов. В р. Ветлуге в разные годы он входил в состав доминирующих комплексов реки во второй половине летнего сезона, наряду с другими диатомеями. Его максимальная численность и биомасса в 2014 г. составили 20 тыс. кл/л (4.7%) и 0.43 г/м³ (34.3%), а в 2016 г. – 40 тыс. кл/л (0.3%) и 1.2 г/м³ (42.4%). В р. Керженец отмечены лишь единичные находки *P. lepidoptera* var. *proboscidea*.

Проведенный молекулярно-генетический анализ (scRNA-seq) на основе генов 18S рДНК и *rbcL* позволил лишь показать положение данного вида (NN51, NN52) на филогенетическом дереве, среди неидентифицированных морских представителей рода *Plagiotropis* (номера в GenBank: MN063495, MN063128, MG587954-MG587955) (рисунок 10). Внутри клады, объединяющей представителей семейства Plagiotropidaceae, наблюдался слабый уровень поддержки с другими видами, что может говорить о полифелитичности данного рода.

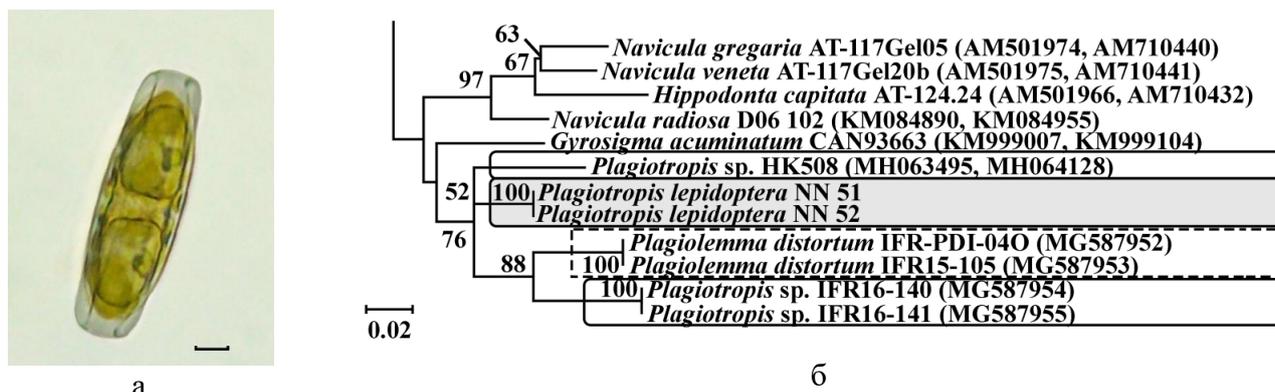


Рисунок 10. а – *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* в планктоне р. Ветлуги по данным световой микроскопии (размер линейки 10 мкм), б – фрагмент филогенетического дерева представителей порядка Naviculales (штаммы *P. lepidoptera* var. *proboscidea* из р. Ветлуги обозначены как NN 51 и NN 52), построенное на основании анализа нуклеотидных последовательностей фрагментов генов 18S рДНК и *rbcL*.

Находки *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга), *Gonyostomum semen* (р. Керженец), *Unruhiniium kevei* (все исследованные реки), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (рр. Керженец и Ветлуга), *Thalassiosira faurii*, *T. incerta* (р. Керженец) демонстрируют активные процессы экспансии чужеродных видов водорослей в притоки Чебоксарского водохранилища. В связи с тем, что большинство выявленных инвазийных видов сложно культивируется, а их клетки в фиксированных планктонных пробах быстро разрушаются, использование молекулярно-генетических подходов (scRNA-seq) для их выявления показало свою актуальность, подтверждая достоверность их идентификации и верифицируя сведения об их ценотической роли в альгоценозах.

Глава 8. Оценка качества воды исследуемых рек с использованием различных подходов

Использование разных биоиндикационных показателей индексов сапробности, Q, а также показателя УКИЗВ выявило их некое несоответствие друг другу и результатам гидрохимического анализа (таблица 6). Показано, что использование системы сапробности в ряде случаев не отразило значимых различий в оценке качества вод, как между сезонами вегетационного периода, так и между разными годами, что было ранее показано и для рек правобережья Волги (Воденеева и др., 2019).

Таблица 6

Динамика индекса сапробности, рассчитанного по численности (SN) и по биомассе (SB) фитопланктона, Q, EQR и УКИЗВ исследуемых рек в разные годы исследований

Год	УКИЗВ	Класс качества вод по УКИЗВ	S_B/S_N	Класс качества вод по S_B/S_N	Q	Класс качества вод по Q
<i>р. Керженец</i>						
2008	3.18	«Б» III (очень загрязненная)	1.95 ± 0.04 1.86 ± 0.05	III умеренно загрязненная	2.91 ± 0.16	умеренное
2014	3.22	«Б» III (очень загрязненная)	2.01 ± 0.03 2.06 ± 0.02	III умеренно загрязненная	2.33 ± 0.15	умеренное
2016	3.59	«Б» III (очень загрязненная)	1.8 ± 0.06 1.82 ± 0.04	III умеренно загрязненная	3.42 ± 0.18	хорошее
2017	4.30	«Б» III (очень загрязненная)	1.98 ± 0.07 2.04 ± 0.07	III умеренно загрязненная	3.84 ± 0.13	хорошее
2018	3.18	«Б» III (очень загрязненная)	1.92 ± 0.06 2.05 ± 0.05	III умеренно загрязненная	2.98 ± 0.23	умеренное

Таблица 6 (окончание)

2019	3.00	«Б» III (очень загрязненная)	$\frac{2.04 \pm 0.04}{2.03 \pm 0.05}$	III умеренно загрязненная	3.65 ± 0.19	хорошее
<i>р. Ветлуга</i>						
2010	от 3.14 до 4.35	от «Б» III класса до разряда «А» IV класса	$\frac{1.74 \pm 0.03}{1.92 \pm 0.06}$	III умеренно загрязненная	2.58 ± 0.15	умеренное
2014	3.78	«Б» III (очень загрязненная)	$\frac{1.91 \pm 0.02}{1.89 \pm 0.01}$	III умеренно загрязненная	3.05 ± 0.23	хорошее
2016	3.54	«Б» III (очень загрязненная)	$\frac{1.94 \pm 0.04}{1.99 \pm 0.01}$	III умеренно загрязненная	3.15 ± 0.17	хорошее
<i>р. Вишня</i>						
2002	-	-	$\frac{2.02 \pm 0.08}{2.07 \pm 0.07}$	III умеренно загрязненная	4.07 ± 0.19	хорошее
2016	-	-	$\frac{2.09 \pm 0.04}{1.99 \pm 0.05}$	III умеренно загрязненная	3.43 ± 0.19	хорошее

Примечание. - отсутствие данных, * - данные, согласно Ежегодникам качества поверхностных вод (Качество..., 2008, 2010, 2014, 2016, 2017, 2018, 2019).

В отличие от индекса сапробности, показатель Q и связанный с ним EQR отразили воздействие суммы компонентов среды, определяющей качество вод, и позволили выявить отличия одной реки от другой, характеризующихся различием морфометрии, гидродинамики, особенностями физико-географических характеристик их водных бассейнов. Отсутствие достоверных связей между индексами сапробности и индексами экологического состояния свидетельствует о том, что индексы Q и EQR характеризуют влияние большего числа факторов, определяющих состояние водных экосистем, включая, в том числе, и органическое загрязнение, роль которого в общей сумме факторов менее выражена.

Индекс Q оказался более чувствительным и информативным показателем, по сравнению с индексом сапробности, однако качество воды по данному показателю, на наш взгляд, оказалось несколько завышенным. В связи с этим система биоиндикации и определение экологического состояния водных объектов требует адаптации к условиям региона и его специфике.

Применение комплексного подхода на основе разных индексов позволило получить более подробную информацию об экологическом состоянии водотоков и качестве их вод. Использование индексов Q и EQR не заменяет традиционный показатель сапробности, а скорее его дополняет, отражая различные аспекты качественных изменений, происходящих на водосборе.

Заключение

Представленный в настоящей диссертационной работе материал обобщает проведенные многолетние исследования видового состава и структуры фитопланктона трех левобережных Волжских притоков. Отмечено, что состав альгофлоры изученных рек оказался сравнительно богатым (901 вид и внутривидовой таксон), альгофлора характеризовалась как зелено-диатомово-эвгленовая со значительной долей охрофитовых водорослей. Использование данных высокопроизводительного секвенирования суммарной ДНК проб (метабаркодинг) для исследования общего видового состава и трудно идентифицируемых групп водорослей (виды родов *Mallomonas*, *Synura*, *Cryptomonas*) позволило расширить представление о видовом богатстве исследованных рек. Отмечено, что за последние пятьдесят лет состав альгофлоры отдельных водотоков сменился более чем наполовину, что особенно заметно в группах конъюгат (харовые), криптофитовых, динофлагеллят, охрофитовых и эвгленовых водорослей.

Для количественного развития фитопланктона изученных рек показано постоянство сезонной динамики структурных показателей с выраженными 1-4 пиками развития. Численность фитопланктона составляли зеленые, а биомассу – диатомовые (рр. Керженец и р. Ветлуга) и эвгленовые (р. Вишня) водоросли. В современный период в р. Керженец отмечалось возрастание в летних ценозах ценотической роли динофлагеллят и диатомей, а в р. Ветлуге интенсивное

развитие diaзотрофных цианопрокариот. Степень развития пеламопланктона в рр. Керженец и Ветлуга соответствовала уровню мезотрофных, а в р. Вишня – олиготрофных вод.

В исследованных речных экосистемах наблюдалось формирование насыщенных видами сообществ, характеризующихся средним уровнем продуктивности, высокими эквивалентностью и индексом видовой разнообразия при незначительных показателях доминирования. Показано, что прирост биомассы во временном ряду определяется реакцией размерной структуры сообществ на динамику средовых факторов в сторону возрастания роли мелкоклеточных форм водорослей, особенно в годы с антициклональным типом погоды. На фоне слабо выраженного роста биомассы фитопланктона в многолетнем ряду наблюдений отмечалось преимущество структурных показателей при мониторинге процессов эвтрофирования и динамики качества вод водных объектов в сравнении с показателями продуктивности альгоценозов.

Находки *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга), *Gonyostomum semen* (р. Керженец), *Unruhadinium kevei* (все исследованные реки), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea* (рр. Керженец и Ветлуга), *Thalassiosira faurii*, *T. incerta* (р. Керженец) демонстрируют активные процессы экспансии чужеродных видов водорослей не только в водохранилища Волжского каскада (Корнева, 2014), но и в систему их боковой приточности.

Важным прикладным аспектом данного исследования является оценка качества вод с применением разных методических подходов. Использование индексов сапробности, сообщества Q и показатель экологического качества EQR выявило их несоответствие друг другу и результатам гидрохимического анализа. Применение комплексного подхода на основе разных индексов позволило получить более подробную информацию о качестве вод исследованных рек.

Выводы

1. Значительное видовое богатство альгофлоры планктона изученных рек (812 видов, 901 вид, разновидность и форма водорослей, включая номенклатурный тип вида; 254 рода, 36 порядков, 15 классов и 8 отделов) определяется заметной биотопической неоднородностью, сезонными, межгодовыми и межводоемными различиями гидрологических и гидрохимических условий флорогенеза, уровня и характера антропогенного воздействия при сохранении особенностей водосбора каждого водного объекта. Основу альгофлоры формируют отделы Bacillariophyta, Chlorophyta, Euglenophyta и Ochrophyta (в сумме 82,4% общего списка). Заметное видовое богатство эвгленовых (13.6%) и золотистых (9.7%) водорослей – характерная черта состава фитопланктона рек исследованной территории. Флористические типы фитопланктона определяли роды *Scenedesmus*, *Trachelomonas*, *Closterium* и *Navicula*.

2. Применение электронно-микроскопических и молекулярно-генетических методов идентификации (scRNA-seq) и оценки общего видового богатства водорослей (метабаркодинг) позволило уточнить систематическую принадлежность ряда таксонов, выявить новые для района исследований (13 видов диатомей, 10 видов золотистых водорослей, 6 криптофит) и продемонстрировать соответствие (на уровне отделов) результатов морфологического и молекулярно-генетического подходов с констатацией недовыявления богатства трудно определяемых групп водорослей.

3. Со второй половины 20 века по настоящее время в реках левобережного Заволжья установлена смена видового состава фитопланктона, заметнее проявившаяся в отделах Dinophyta, Charophyta и Cryptophyta в р. Ветлуге и Euglenophyta, Charophyta и Ochrophyta в р. Керженец.

4. По численности клеток в реках выделялись зеленые водоросли, биомассу фитопланктона в основном определяли диатомеи. В малой полигумозной олигоацидной реке по обоим показателям обилия доминировали диатомовые. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в 1980-х годах одно-двухвершинная, в настоящее время – многовершинная с подъемами (до 10 г/м³) как правило, в весенний сезон, ростом во времени количественных показателей в основном после антициклонального 2010 г. за счет мелкоклеточной фракции фитопланктона (главным образом цианопрокариот и мелкоразмерных центрических диатомовых).

5. Средние за вегетационный период значения биомассы альгоценозов варьировали от 0.45 ± 0.13 до 4.51 ± 0.42 г/м³ (реки Керженец, Ветлуга), чаще соответствуя уровню мезотрофных вод, в р. Вишня (0.15 ± 0.03 – 0.31 ± 0.05 г/м³) – олиготрофных. Постепенная смена условий формирования стока на фоне потепления климата приводит к четкому проявлению эффекта эвтрофирования и сдвигу трофического статуса водных объектов от олиготрофно-слабо мезотрофного к устойчиво мезотрофному с признаками эвтрофии в аномально теплом 2010 году. Ценоотическими признаками эвтрофирования является рост относительной биомассы (до 30% летней) миксотрофных динофлагеллят (р. Керженец), теплолюбивых высокотрофных цианопрокариот (до 63% летней, р. Ветлуга) и вегетация эвгленид (до 80% общей биомассы, р. Вишня).

6. Согласно функциональной классификации фитопланктона выделено 24 функциональных группы с преобладанием кодона Тв (*Melosira varians*). Летом более значимы водоросли группы L0 (виды родов *Gymnodinium* и *Peridiniopsis*) – представители лимнического комплекса, либо гетероцитные диатомофитные цианопрокариоты (*Dolichospermum spiroides*) группы Н₁ толерантные к низкому содержанию азота и углерода и чувствительные к перемешиванию водных масс. Гидрохимические и гидрологические характеристики р. Вишни обусловили возрастание доли эвгленид при лидировании диатомей и зеленых водорослей.

7. На фоне динамики условий формирования стока и потепления климата отмечены сходные тенденции в реакции состава альгофлоры планктона, численности и биомассы сообществ и элементов их видовой структуры в разнотипных водоемах бассейна р. Волги (реки, озера, водохранилища), что позволило констатировать относительную независимость их отклика на происходящие изменения от типа водного объекта.

8. Изменение гидролого-климатического режима, ионного состава и уровня трофии вод способствовало появлению, распространению и развитию в левобережных притоках р. Волги видов-вселенцев: *Unrihdinium kevei* (все водотоки), *Thalassiosira incerta*, *T. faurii* и *Goniosomum semen* (р. Керженец), *Plagiotropis lepidoptera* var. *proboscidea*, *Skeletonema subsalsum* (р. Ветлуга). Сведения о нахождении и параметрах вегетации *P. lepidoptera* var. *proboscidea*, рассматриваемого как инвазийный вид Каспийского моря, являются первыми находками представителя бентосных альгоценозов в водоемах бассейна р. Волги.

9. Оценка степени органического загрязнения (сапробности) вод исследованных рек показала их соответствие уровню умеренно загрязненных вод III класса качества. Планктонные индексы Q и EQR оказались более изменчивы как в сезонном, так и в многолетнем аспекте и характеризовали состояние качества вод рек от «низкого» до «высокого» с преобладанием «умеренного» и «хорошего».

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, входящих в международные реферативные базы данных и системы цитирования

1. Воденеева, Е.Л. Оценка качества воды некоторых правобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) с использованием функциональной классификации фитопланктона / Е.Л.Воденеева, К.Е.Коломина, Е.М.Шарагина, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин // Гидробиологический журнал. – 2019. – Т. 55. – № 6. – С. 56–70.

2. Воденеева, Е.Л. Состав и развитие цианобактерий Чебоксарского водохранилища и его притоков (Нижегородская область) / Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин, **П.В.Кулизин**, Н.А.Старцева, Е.М.Шарагина, О.О.Бондарев, Т.В.Лаврова // Теоретическая и прикладная экология. – 2020. – №1. – С. 71–76.

3. **Кулизин, П.В.** Состав и морфология чешуйчатых золотистых водорослей левобережных волжских притоков / **П.В.Кулизин**, Е.С.Гусев, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Биология внутренних вод. – 2021. – №3. – С. 1–11.

4. Кулизин, П.В. Новые для флоры России виды рода *Cryptomonas* (Cryptophyceae) / П.В.Кулизин, Н.А.Мартыненко, Е.С.Гусев, Д.А.Капустин, Е.Л.Воденева, М.С.Куликовский // Биология внутренних вод. – 2022. – № 3. – С. 222–232.

5. Gusev, E.S. Molecular diversity of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) in Russia / E.S.Gusev, N.A.Martynenko, P.V.Kulizin, M.S.Kulikovskiy // European Journal of Phycology. – 2022. – Vol. 57. – № 4. – P. 526–550.

**Статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий,
рекомендованных ВАК**

6. Кулизин, П.В. Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) / П.В.Кулизин, Е.Л.Воденева, А.Г.Охапкин // Принципы экологии. – 2020. – № 2. – С. 48–59.

7. Кулизин, П.В. Фитопланктон некоторых рек юга подзоны хвойно-широколиственных лесов бассейна Средней Волги в многолетнем аспекте // П.В.Кулизин, Е.Л.Воденева, А.Г.Охапкин // Самарский научный вестник. – 2021. – Т. 10. – № 2. – С. 45–53.

Монографии

8. Воденева, Е.Л. Водоросли Керженского заповедника (аннотированный список видов): монография / Е.Л.Воденева, П.В.Кулизин, А.Г.Охапкин; под редакцией к.б.н. Р.Н.Беляковой, к.б.н. Р.М.Гогорева, к.б.н. А.Ф.Лукницкой, к.б.н. Т.А.Михайловой, Т.В.Сафроновой, С.В.Смирновой, к.б.н. О.Я.Чаплыгиной. – М.: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации, 2022. – Флора и фауна заповедников. – № 146. – 145 с.

Материалы, труды, тезисы

международных, всероссийских и региональных конференций

9. Охапкин, А.Г. Диатомовые водоросли морского-солонатоводного комплекса в планктоне некоторых водоемов бассейна Средней Волги / А.Г.Охапкин, С.И.Генкал, Е.Л.Воденева., О.О.Бондарев, П.В.Кулизин // Морские биологические исследования: перспективы и достижения: в 3-х т.: сборник материалов Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции (Севастополь, 19-24 сентября 2016 г.) / под общ. ред. А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. – 2016. –Т.2. – С. 116–118

10. Воденева, Е.Л. Распространение и развитие некоторых инвазийных видов водорослей в притоках Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область) / Е.Л.Воденева, А.Г.Охапкин, П.В.Кулизин, К.Е.Коломина // Биологические аспекты распространения, адаптации и устойчивости растений: материалы Всерос. (с международным участием) науч. конф. (Саранск, 15-18 мая 2016 г.). Саранск: Изд-во Мордов. ун-та. – 2016. – С. 75–78.

11. Воденева, Е.Л. Использование функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) / Е.Л.Воденева, А.Г.Охапкин, К.Е.Коломина, Е.М.Шарагина, П.В.Кулизин // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем, III Международная конференция (Санкт Петербург, 23-27 октября 2017 г.). СПб.: Свое издательство. – 2017. – С. 65–68.

12. Воденева, Е.Л. К распространению *Plagiotropis lepidoptera* (W. Greg.) Kuntz. в водотоках бассейна р. Волги (Нижегородская область) / Е.Л.Воденева, П.В.Кулизин, А.Г.Охапкин // Диатомовые водоросли: современное состояние и перспективы исследования: Материалы XV Международной конференции (пос. Борок, Россия, 24-27 августа 2017 г.). Ярославль: Филигрань. – 2017. – С. 18.

13. Воденева, Е.Л. Разнообразие фитопланктона речных экосистем Средневолжского бореально-неморального экотона (Нижегородская область) / Е.Л.Воденева, П.В.Кулизин, Н.А.Старцева, К.Е.Коломина, А.Г.Охапкин // Материалы III Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (г. Зеленоградск, Калининградская область, 24-28 сентября 2018 г.). Калининград: АтлантНИРО. –2018. – С. 40–43.

14. Кулизин, П.В. Современное состояние фитопланктона некоторых левобережных притоков реки Волги (Нижегородская область) / П.В.Кулизин, Е.Л.Воденева, А.Г.Охапкин //

Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы докладов IV Всероссийской научн. конф. с международным участием, 24–28 сентября 2018 г. Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Русское ботаническое общество. СПб: «Реноме». – 2018. – С. 245–257.

15. Старцева, Н.А. База данных по фитопланктону разнотипных водоемов бассейна Средней Волги (Нижегородская область) / Н.А.Старцева, Ю.Ю.Юрьев, **П.В.Кулизин**, А.Г.Охапкин, Е.Л.Воденеева // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: материалы докладов IV Всероссийской научн. конф. с международным участием, 24–28 сентября 2018 г. Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН, Русское ботаническое общество. СПб: "Реноме". – 2018. – С. 433–436.

16. Воденеева, Е.Л. Чужеродные виды водорослей в растительном планктоне Чебоксарского водохранилища / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, К.Е.Коломина, А.Г.Охапкин // Труды 3-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2018», Н. Новгород, 30–31 октября 2018 г.)». – 2018. – Вып. 1. – С. 1–3.

17. **Кулизин, П.В.** Фитопланктон разнотипных водотоков заболоченного левобережья Волги (на примере рек Ветлуга, Керженец, Вишня) / **П.В.Кулизин** // Биосистемы: организация, поведение, управление. Тезисы докладов 71-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых (Н. Новгород, 17–20 апреля 2018 г.). Н. Новгород: Университет Лобачевского. – 2018. – С. 122.

18. **Кулизин, П.В.** О диатомовых водорослях р. Ветлуги (Нижегородская область) / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // По материалам XVI Международной научной конференции диатомологов «Диатомовые водоросли: морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия», посвященной 90-летию со дня рождения З.И. Глезер, 19 августа – 24 августа 2019 г. Вопросы современной альгологии. – 2019. – № 2 (20). – С. 120–122.

19. **Кулизин, П.В.** Результаты многолетнего исследования фитопланктона р. Ветлуги / **П.В.Кулизин** // Биосистемы: организация, поведение, управление: Тезисы докладов 72-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых (Н. Новгород, 23–26 апреля 2019 г.). Н. Новгород: Университет Лобачевского. – 2019. – С. 130.

20. Воденеева, Е.Л. Альгологические исследования водоемов бассейна Средней Волги (Нижегородская область): основные результаты и направления / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, Н.А.Старцева, Е.М.Шарагина, А.Г.Охапкин // Труды научного конгресса 22-го Международного научно-промышленного форума «Великие реки - 2020» (27-29 мая 2020 г.). Нижний Новгород: Изд-во: Нижегородский государственный архитектурно-строительный университет. – 2020. – С. 53–55.

21. Воденеева, Е.Л. Доминирующие комплексы фитопланктона в устьевых участках притоков Чебоксарского водохранилища в летний сезон 2019 года / Е.Л.Воденеева, **П.В.Кулизин**, Е.М.Шарагина, А.Г.Охапкин // Труды 5-й всероссийской научной конференции «Проблемы экологии волжского бассейна («Волга-2020»»). Нижний Новгород, Изд-во: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2020. – Вып. 3. С. 1–6. Режим доступа: http://vf-река-море.рф/ECO/2020/PDF_ECO/eco2.pdf (дата обращения 29.12.2022).

22. **Kulizin, P.V.** Invasive species of algae in the phytoplankton of some left-bank tributaries of the Volga river / P.V.Kulizin, E.L.Vodeneeva, A.G.Okhapkin // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: sixth International Symposium. Book of abstracts. Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.]; Ed. Yu. Yu.Dgebuadze, A.V.Krylov, V.G.Perosyan, D.P.Karabanov. Kazan: Buk. – 2021 – P. 129. Text : electronic.

23. **Кулизин, П.В.** Состав и структура фитопланктона реки Ветлуга в летнюю межень 2018–2019 гг. / **П.В.Кулизин**, Е.Л.Воденеева, А.Г.Охапкин // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции: тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод имени И. Д. Папанина Российской академии наук : сборник. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д.Папанина РАН, Борок, 22–26 ноября 2021 г. Ярославль: Филигрань. – 2021. – С. 112.