

Dominant species and functional complexes of phytoplankton in some unique karst lakes of the Middle Volga basin

Original Article

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Sharagina E.M.^{1*}, Kulizin P.V.¹, Startseva N.A.¹, Zhurova D.A.^{1,2},
Seredneva Ya.V.¹, Khedairia T.¹, Okhapkin A.G.¹, Vodeneeva E.L.¹

¹Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (UNN), pr. Gagarin, 23, Nizhny Novgorod, 603950, Russia

²Nizhny Novgorod Branch of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography", 31 Moskovskoe shosse St., Nizhny Novgorod, 603116, Russia

ABSTRACT. The characteristics of the composition, ecological-geographical, and functional structure of the phytoplankton dominant complexes of three different types of lakes in the Nizhny Novgorod Volga region (Klyuchik, Svetloyar, and Svyatoye Dedovskoye) are given. Lake Klyuchik is a rare type of gypsum, highly mineralized "blue" lake; unique in terms of its supply source, the role of which is played by the underground river with high water consumption, and has a weakly expressed stratification. Lakes Svyatoye Dedovskoye and Svetloyar are dimixic, light-water, low-mineralized, of hydrocarbonate class, and with neutral pH values that are fed by rainwater. All lakes belong to specially protected natural areas. Analysis of the algal flora of the studied lakes showed the taxonomic significance of the divisions of Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta, and Euglenophyta, constituting more than 70% of the total species richness. The composition of the dominant species contained 114 taxa of algae (26.38% of the total composition): in Lake Svyatoye Dedovskoye, greens and diatoms predominated (50%), in Lake Svetloyar, euglenids predominated (25%), in Lake Klyuchik, diatoms predominated (more than 40%). Among 13 dominants (from 5 divisions) with high values of $DF > 10$, $Dt > 10$, and $pF > 20$, dinoflagellates from the functional group L_0 (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*) were noted in all lakes, with maximum development in the summer stratification. In the group of diatoms, representatives of centric diatoms of codon B (species of the genus *Cyclotella*) predominated in each water body, reaching maximum development rates under conditions of water mixing. The composition of the remaining dominant groups in each reservoir was determined by its limnological features. Using the method of multivariate analysis of variance (PERMANOVA), a statistically significant ($P\text{-value} = 0,001$) low degree of similarity of the dominant and functional phytoplankton complexes was shown, which may indicate the uniqueness of algae cenogenesis in each of the studied lakes due to the influence of a certain combination of factors.

Keywords: dominant species, phytoplankton, biomass, karst lakes, Middle Volga basin, natural monuments

For citation: Sharagina E.M., Kulizin P.V., Startseva N.A., Zhurova D.A., Seredneva Ya.V., Khedairia T., Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L. Dominant species and functional complexes of phytoplankton in some unique karst lakes of the Middle Volga basin // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 3. - P. 195-220. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-3-195

1. Introduction

Karst lakes are widespread and often unique water bodies in landscapes of different natural zones, characterized by peculiarities of morphometric parameters and the specificity of the hydrological and hydrochemical regime of the waters, which determine the originality of the faunistic and floristic composition of the hydrobionts inhabiting them (Ryanzhin, 2002; Giorca et al., 2017).

Lakes of this type are often characterized by small sizes, relatively high depths, and the absence of pronounced hydrodynamics of water with frequent stratification (Maksimovich, 1963; Krevs and Kucinskiene, 2011). When comparing karst lakes of the same natural zone, which are located in similar hydroclimatic conditions, the heterogeneity of their chemical composition and a significant range of variability in the mineralization of waters are revealed, which causes a certain interest in studying the biota of these water bodies and

*Corresponding author.

E-mail address: sharagina@ibbm.unn.ru (E.M. Sharagina)

Received: May 09, 2024; **Accepted:** June 18, 2024;

Available online: June 19, 2024

© Author(s) 2024. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



the factors determining their formation (Ciorca et al., 2017; Chalkia et al., 2012; Alimov and Mingazova, 2001; Palagushkina, 2004; Gusev, 2008).

The majority of lakes of karst origin are found on the territory of the East European Plain, in the Urals and in Eastern Siberia (Snitko and Sergeeva, 2003). The Middle Volga region in Russia is a zone of classical manifestations of karst, represented in various forms here, including the rarest gypsum karst (Alimov and Mingazova, 2001). In the Nizhny Novgorod region, there are more than three hundred natural lakes of glacial and karst origin, most of which are located on the Right Bank of the Volga (the basins of the Oka, Tesha, Piana rivers, etc.), and a few on the Left Bank (Stankovskaya, 2014). The studied lakes, Svetloyar, Klyuchik, and Svyatoye Dedovskoye, are located in the Middle Volga basin and are natural monuments of regional and federal importance (Alimov and Mingazova, 2001).

Phytoplankton, as an integral part of aquatic ecosystems, plays important role, as well as in food chain dynamics, energy flow, and nutrient cycling (Meng et al., 2020). It has been shown that the taxonomic composition of phytoplankton in karst lakes located in temperate zones is characterized by the combined presence of chrysophytes, dinoflagellates, and diatoms (Udovič et al., 2017; Kasperovičiene, 2001), and in some lakes, there was a high diversity of green algae (Chlorophyta) (Palagushkina, 2004) and cyanobacteria (Tarasova, 2010). In lakes of the “warm zone”, Chlorophyta and Cyanobacteria take a dominant role (Danielidis et al., 1996; Valadez et al., 2013). In spring, high turbulence promotes the development and persistence of diatoms; summer stratification promotes the development of dinoflagellates and cryptomonads, mainly in the metalimnion (Danielidis et al., 1996; Miracle et al., 1992). Endemic and rare species have been found in Plitvice lakes (Udovič et al., 2017; Udovič et al., 2022; Petar et al., 2014), in karst lakes of Greece (Danielidis et al., 1996), Romania (Momeu et al., 2015), etc.

The composition of the dominant phytoplankton species in water bodies of different biolimnological types largely determines the specific structure of aquatic plankton communities and reflects the trophic status and water quality. The functional characteristics and succession (seasonal and general) of common species are of undoubted interest when studying the state of the water body ecosystem because it is the dynamics of these populations that determine the direction of changes in the quantitative development of phytoplankton as a whole (Reynolds, 1984; Trifonova, 1990; 1994).

This paper is aimed at analyzing the composition, ecological structure, and coenotic role of the dominant species and functional complexes of phytoplankton in three different types of karst lakes in the Middle Volga region (Klyuchik, Svetloyar, and Svyatoye Dedovskoye).

2. Materials and methods

The studied karst lakes are located in various types of geographical landscapes in the Nizhny Novgorod region. Lakes Klyuchik and Svyatoye Dedovskoye are

situated in the zone of coniferous-deciduous forests (Right Bank of the Volga), Prioksko-Volzhsky natural region, where karst processes are actively developing. Lake Svetloyar is located in the southern taiga zone (Left Bank of the Volga), it belongs to the Privetluzhsky uplands natural region (Kharitonychev, 1978; Bakanina et al., 2003).

Lake Klyuchik is located in the basin of the Surin River (a right-bank tributary of the Oka of the second order) (Bakanina et al., 2001; Bakhireva and Astashin, 2015). This is a “voklina” (the name for the exit of an underground river to the surface) lake and is classified as a “blue” lake due to the color of its water. The lake has underground feeding, the source of which is located in its western part and is discharged in the “voklina” at a depth of 15 m (Kozlov et al., 2017). Due to this fact, the lake is not completely covered with ice in winter the water temperature here is constant throughout the year and ranges from +4 to +8 °C. The eastern part of this lake is an ordinary karst reservoir with heated water. Lake Svyatoye Dedovskoye belongs to the basin of another right-bank tributary of the Oka, the Tesha River. It was formed as a result of the merging and filling of several karst sinkholes with water. It is the largest karst (karst-terrace) lake in the Nizhny Novgorod region (Bakka and Kiseleva, 2009). The reservoir is fed by groundwater, meltwater, and rainwater (Bakanina et al., 2001; Bakka and Kiseleva, 2009; Moiseev et al., 2019). The catchment area of Lake Svetloyar relates to the Lyunda River basin. The lake is fed by cold spring waters and has a constant level.

According to the main morphometric indicators, the lakes are typical small reservoirs in the forest zone. However, the indicators of maximum and average depths of lakes allow us to classify them as water bodies with increased and greater depths, which is explained by their genesis (Table 1).

Sampling of phytoplankton from the lakes was carried out with a Ruttner bathometer during the growing season of the following years: in Lake Svetloyar (2000-2002; 2010-2011; 2020); in Lake Klyuchik (2017, 2020); in Lake Svyatoye Dedovskoye (2020, 2021). The grid of stations contained 3-5 stations, depending on the limnological features of the lakes (Fig. 1). In parallel with the collection of algological material, measurements of some abiotic parameters were carried out. Such parameters as temperature, electrical conductivity, and pH of water were measured using a portable multiparameter YSI Pro1030 pH & Conductivity Meter (YSI Incorporated, USA). Transparency measurements were carried out using a white Secchi disk. The content of oxygen dissolved in water was measured using a VZOR Mark-303M device (VZOR LLC, Russia). The lake depth at sampling points was measured using a Lowrance HOOK2-4x GPS Bullet echo sounder (Lowrance Electronics, USA). At individual stations, water samples were also taken for hydrochemical analysis. The determination of hydrochemical indicators was carried out on the basis of the Shared Use Center “New materials and resource-saving technologies” of the Research Institute of Chemistry, Lobachevsky University, Nizhny Novgorod, Russia.

Table 1. Main morphometric characteristics of the studied lakes

Parameters / typology of the water body (according to Kitaev, 2007)	Lake Klyuchik*	Lake Svetloyar**	Lake Svyatoye Dedovskoye***
Geographical coordinates	55°58'30"N; 43°19'48"E	55°49'07"N; 45°05'35"E	55°38'45"N; 42°19'01"E
Lake length (L_{max} , m)	743.0	472.0	2100.0
Lake width (B, m)*: maximum, B_{max} average, B_{avg}	293.0 167.5	338.0 254.2	1150.0 647.6
Water surface area (A, m ²)	124485.0 / little	120000.0 / little	1360000.0 / small
Volume of water mass (V, thousand m ³)	475925 / little	1150000 / little	–
Lake depth (D, m) maximum, D_{max} average, D_{avg}	13.5 / increased 3.8 / small	32.7 / large 9.5 / large	20.0 / large 8.0 / large
Coastline length (l_o , m) / Coastline angularity (development) ($K = 0.28 * (l_o / \sqrt{A})$)	2377 / 1.9 moderately rugged	1328 / 1.04 slightly rugged	13100 / 3.1 strongly rugged

Note:

- * According to Petrov and Astashin, 2017
- ** According to Naumenko et al., 2014
- *** According to Moiseev et al., 2019

Both integral and vertical samples were taken (from the surface to the bottom at every meter). A detailed description of the procedure for sampling, preparing them for microscopy, counting the abundance and biomass of phytoplankton is given in our earlier works (Okhapkin et al., 2022a; Okhapkin et al., 2022b, Vodeneeva et al., 2020). Identification of species was carried out using manuals, atlases, and keys indicated in the work of Vodeneeva and Kulizin (2019), the nomenclature of species was checked in the international database Algaebase (Guiry and Guiry, 2022). Information on the geographical distribution of the majority species, their biotopic location, and their relationship to salinity, pH, and organic pollution was taken from the work of L.G. Korneva (2015). The belonging of phytoplankton species to one or another functional group was assessed using the classification of Reynolds (1984; 2002), with modifications by Padisák (Padisák et al., 2009).

Species whose contribution to total abundance and biomass was at least 10% of the total value were classified as dominant (Vodeneeva, 2006). For each dominant species, such indicators as frequency of occurrence (pF), frequency of dominance (DF), and order of dominance (Dt) were taken into account (Gorbulin, 2012).

These indicators were calculated using the formulas given below.

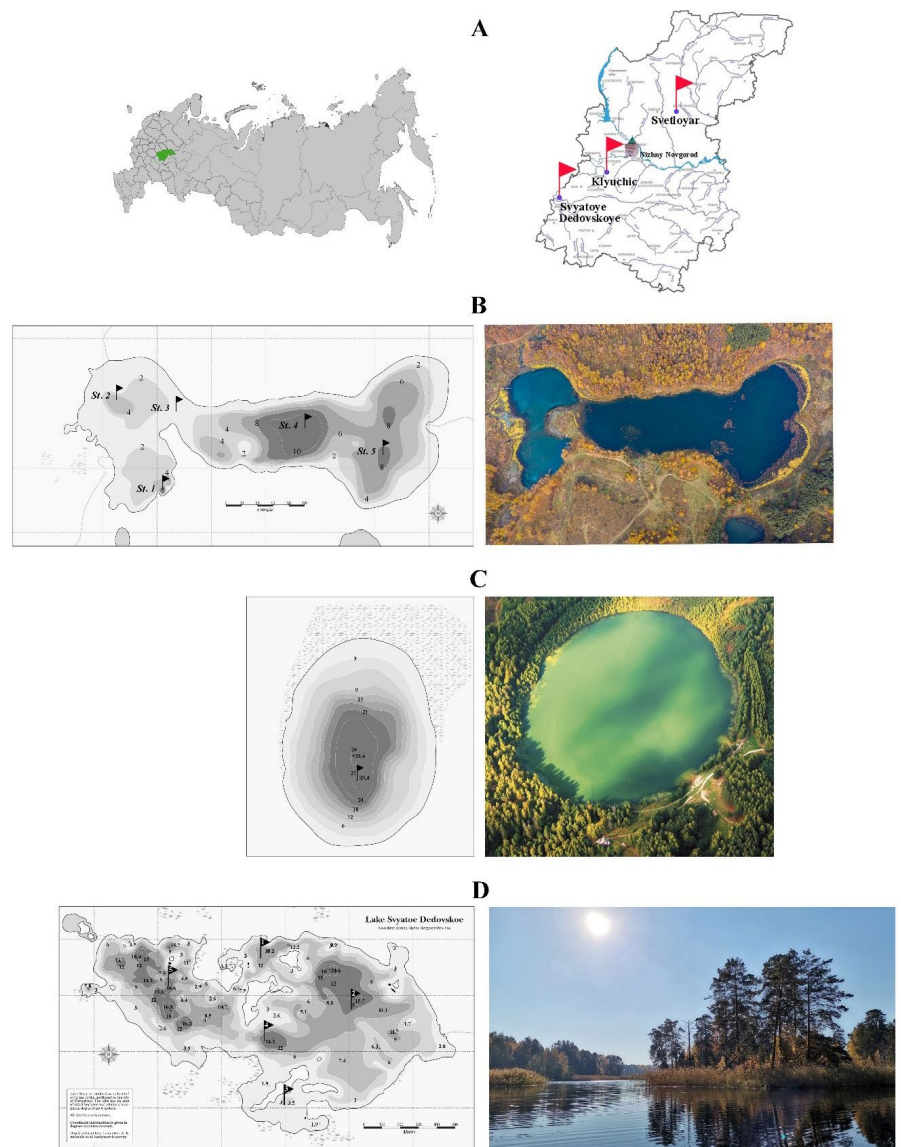


Fig.1. Bathymetric maps of the studied lakes with phytoplankton sampling stations (A – location of the studied water bodies on the map of the Nizhny Novgorod region, B – lake Klyuchik (photo by Dmitry Khramtsov), C – lake Svetloyar, D – lake Svyatoye Dedovskoye)

With the help of the “dominance frequency” (DF) indicator, we identified how many samples out of the total number of samples showed dominance of specific species:

$$DF = \frac{D}{F} \cdot 100$$

where F is the total number of processed samples of the studied reservoir, D is the number of samples, in which this species acted as the dominant one (biomass was more than 10%).

Dominance order (Dt) was the ratio of the dominance frequency to the frequency of occurrence:

$$Dt = \frac{DF}{pF} \cdot 100$$

where DF is the frequency of dominance, pF is the frequency of occurrence, %.

The dominance of species with indicators $DF < 10$, $Dt < 10$ and $pF < 20$ is random and it is recommended to exclude them from the list of dominants (Bazhenova, 2017).

The similarity in the composition of the dominant species of the studied water bodies was assessed using the Sørensen coefficient (Ks) (Shitikov et al., 2003).

To visualize the similarity of the species composition of the dominants of the studied lakes, the method of nonparametric multivariate analysis of variance (PERMANOVA) was used. Statistical analyses were performed using the free software environment R (R Core team, 2015).

3. Results and discussion

The main hydrochemical and hydrophysical parameters of the lakes are presented in Table 2. The waters of Lake Klyuchik during the research period

were characterized by relatively high mineralization (1099 to 1274 mg/l), according to literary data, these values reached 1937 mg/l (Kozlov et al., 2017), and the pH values varied within 8.2-8.4. The waters of Lake Klyuchik are slightly brackish sulfate ones of the Ca II type, which fully corresponds to the portrait of sink-hole lakes. Lakes are hydrogeological windows where the lower part of the lake basins is developed below the groundwater level, having mainly underground recharge carried out through pores at the bottom of the basin (Okhapkin et al., 2022a).

The waters of Lake Svetloyar belong to the hydrocarbonate class of the Ca group (in summer) or Mg (in winter), with slight mineralization and low color. The content of hydrocarbonates in water during the studied period was insignificant and did not exceed 75 mg/l. A high content of nitrite forms of nitrogen was noted in the lake, probably associated with a high recreational pressure on the reservoir in the summer months (Okhapkin et al., 2022b). Lake Svyatoye Dedovskoye is a light-watered one and has very low water mineralization because it is fed by melt and rainwater. According to the ionic composition, the lake waters belong to the hydrocarbonate class, Ca group, type 1. Mineralization during the studied period did not exceed 37.7 mg/l, and the pH varied from 6.0 to 7.0, which characterized Lake Svyatoye Dedovskoye as an acid-neutral reservoir. Obviously, the reason for the low active reaction of the environment is the swampiness of the lake's catchment area. A small amount of nutrients is recorded in the lake.

Lakes Svetloyar and Svyatoye Dedovskoye are typical water bodies of the temperate zone with a dimictic type of water mixing. In Lake Svetloyar, the summer temperature stratification was established in early May and continued until the end of September. The metalimnium layer began in the summer period at a depth of 2.0–4.0 m, moved in the early autumn to a

Table 2. Main hydrophysical and hydrochemical parameters of the studied lakes during summer low water period

Index / Water body typology (according to Kitaev, 1984; 2007)	Lake Klyuchik 19.08.2020	Lake Klyuchik 19.08.2020	Lake Svetloyar 04.08.2020	Lake Svyatoye Dedovskoye 31.08.2021
Sampling stations	1, pelagic, 10 m	5, pelagic, 8 m	1, pelagic, 15 m	4, pelagic, 14 m
Suspended substances, mg/l	< 3	< 3	< 3	10 ± 3
Transparency, m (Hex.) / transparency class *	6.5 high	4.3 high	4.2 high	2.4 average
Water chromaticity according to Pt-Co *	40.0 mesohumous	80.0 mesohumous	10.0 oligohumous	6.7 ultra-oligohumous
pH	8.2 oligo-alkaline	8.4 oligo-alkaline	6.9 acid-neutral	6.4 acid-neutral
Mineralization, mg/l	1274.0 slightly salty	1099.0 slightly salty	127.0 medium-fresh	32.0 very fresh (oligohaline)
Ionic composition	Ca sulfate groups Type II	Ca sulfate groups Type II	hydrocarbonate groups Ca (Na), Type I	Ca hydrocarbonate groups, Type I

Note: *According to Bayanov, 2019; 2011; Kozlov et al., 2019; the report of “Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography” for 2011.

depth of 6.0 m, and later reached a depth of 9.0 m. In Lake Svyatoye Dedovskoye, the period of spring mixing of waters turned out to be longer. Stable temperature stratification has been observed since the end of June. At the beginning of summer, the layer of temperature jump was at a depth of 1-2 m; in July–August, it shifted to a depth of 4-6 m. Unlike other reservoirs, Lake Klyuchik has peculiarities of the thermal regime: in the western, deep enough basin of the lake, the type of water circulation should be considered cold polymictic. There is no summer temperature stratification; this fact is explained by the strong, constant influx of cold waters in the underground Surin River (Petrov and Astashin, 2017). The smoothed temperature curve in the summer months in the eastern part of the reservoir and the early onset of autumn homothermy can be explained by the existence of underwater currents carrying cold water here through a narrow isthmus from its western part.

In Lake Klyuchik, the distribution of oxygen on the surface horizon throughout the water area of the reservoir was uneven. In its western part, the oxygen content ranged from 3.7 to 12.5 mg O₂/l; in the eastern part, from 9.1 to 13.7 mg O₂/l; and in the transition zone, from 9.8 to 14.6 mg O₂/l. Taking into account these indicators, the eastern part of Lake Klyuchik belongs to water bodies with a very high oxygen content (Kitaev, 2007). The western part of the lake is characterized by the presence of hydrogen sulfide in the water and low oxygen content (30-57%) in the surface horizon, which is, probably, caused by the influence of underground flow from the “voklina.” At the deepest station 1, located in the western part of the lake, the oxygen distribution curve in July-August had a clinegrade character (Aberg and Rodhe, 1942), with a gradual decrease in oxygen content with depth due to its consumption for respiration and oxidation of organic substances. At the station 5 (the eastern part of the lake) in July in the surface horizon, the oxygen content was 10-11 mg O₂/l, at a depth of 2-3 m its amount increased to 14 mg O₂/l, which is associated with the active vegetation of small-celled green algae and representatives of dinoflagellates here. At a depth of 4 meters to the bottom, a gradual decrease in the dissolved oxygen content to almost zero indexes begins, which is characterized as a positively heterograde oxygen distribution curve. In August, at station 5, a sharp drop in the amount of dissolved oxygen at a depth of 5 m is observed due to its consumption for the mineralization of organic substances created by producers in the upper layers of the reservoir.

The oxygen regime of Lake Svetloyar in 2020, as well as in previous years of the research, was characterized by a high percentage of oxygen in the water layer from 1.0 to 5.0 m deep. The oxygen saturation varied from 108 to 127% in the surface horizon in the summer. Oxygen deficiency is often observed in the metalimnion, when the saturation of the water column with this gas does not exceed 40%. In September-October 2020, oxygen saturation in the epilimnion remained high from 83.0 to 109.0%, and the epilimnion shifted at the beginning of autumn mixing to a depth of 7-8 m.

In Lake Svyatoye Dedovskoye, the vertical distribution of oxygen was almost uniform at all levels of the water column at the end of June and was within the range of 6.36-7.78 mg O₂/l, corresponding to 40-50% saturation. With the establishment of a stable stratification during the hydrological summer, the maximum values of oxygen content (7.5 - 8.3 mg O₂/l) were recorded in the epilimnion to a depth of 4 m. In the hypolimnion, the oxygen content did not change starting from a depth of 5 m and amounted to 2.6-3.0 mg O₂/l. With the onset of autumn homothermy, the vertical distribution of oxygen becomes uniform (8.0-9.3 mg O₂/l), and the percentage of oxygen saturation in water layers reached 66.0-82.0%.

The phytoplankton composition of the studied lakes contained 347 species (432 species and infra-specific taxa), belonging to 168 genera, 42 orders, 17 classes, and 8 divisions (Lake Svyatoye Dedovskoye, 212 taxa; Lake Svetloyar, 225 taxa; Lake Klyuchik, 275 taxa). A comparative analysis of the floristic structure of phytoplankton in the studied lakes showed that in all the reservoirs, the taxonomically significant divisions were Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta, and Euglenophyta, which together accounted for more than 70% of the total species richness. The presence of these groups in the core of algal flora was also noted in a number of other karst lakes (Udovič et al., 2022; Kasperovičienė, 2001) due to the wide geographical distribution of their representatives. However, the proportional ratio of these groups in the phytoplankton composition of the lakes turned out to be different. In the algal flora of hydrocarbonate low-mineralized lakes (Lake Svetloyar and Lake Svyatoye Dedovskoye), the first place was occupied by green algae, and in the sulfate Lake Klyuchik, by diatoms. There was a natural increase in the number of diatom species from 18.6% to 40% (Lake Klyuchik), with a decrease of the species richness of green (from 33.5% to 24.0%) and euglenophyte (from 9.6% to 3.6%) algae, respectively. For Lake Svyatoye Dedovskoye, the participation of charophyte algae (up to 13.2% of the composition) in the composition of taxonomic diversity is more noticeable than others.

Studies of some aquatic ecosystems of the Nizhny Novgorod region (rivers and lakes of the Kerzhnesky Nature Reserve) (Vodeneeva, 2006), water bodies of the territory of Nizhny Novgorod (Okhapkin and Startseva, 2003) have shown that the dominant species in the phytoplankton of these aquatic ecosystems may constitute from 20 to 30% of the total list. In the studied lakes, the composition of the dominant species included 114 species and intraspecific taxa, or 26.38% of the total composition of algae. However, in some lakes, their contribution could be less, ranging from 13 to 20%, which may be caused by the lack of longer observation series.

In Lake Svyatoye Dedovskoye, the ratio of dominant groups generally coincided with that in the general list: green and diatom algae predominated, together determining more than 50% of the total composition of dominants, the share of ochrophytes (chrysophytes) was 14%, the representatives of other departments

were listed among the dominants by less than 10%.

In other lake systems, the ratio of dominant taxa had its own characteristics. Thus, the phytoplankton of Lake Klyuchik differed significantly both in species composition and in the composition of dominants, not only in the group of lakes studied but also in comparison with other karst reservoirs of the forest and forest-steppe landscape-geographical zones of European Russia (Gusev, 2011; Palagushkina, 2004). The phytoplankton of this reservoir had a pronounced diatom character (Fig. 2) and a complete cyanobacteria absence among biomass dominant taxa. The contribution of greens, ochrophytes, cryptophytes, and dinoflagellates was 7-10%, euglenophytes and charophytes were 2-4%. The diatom character of phytoplankton is apparently typical for gypsum lakes, and was also noted in the example of Lake Goluboye (Samara region) (Tarasova, 2010).

In Lake Svetloyar, euglenoids predominated among the dominant species in terms of species richness (due to the diversity of the genus *Trachelomonas*), forming up to 25% of the total list. In the earlier period of the study (the beginning of the 2000s), their contribution was about 20%. Thus, in the modern period, the role of this group in the phytoplankton of the lake has noticeably increased both in taxonomic and coenotic terms, which may indicate an increase in the processes of eutrophication of this reservoir against the backdrop of increased recreational load (Okhapkin et al., 2022b). The second position in the group of dominants was taken by representatives of diatoms, greens and chryso-phytes (Ochrophyta) (15-17% each), cyanobacteria and cryptomonades were in the third position (8-10%).

According to the biotopic location, among the dominant species of algae in lakes Svetloyar and Svyatoye Dedovskoye, true planktonic forms predominated (58-70% of the total list) (Fig.3.). Among the dominants in Lake Klyuchik, the proportion of planktonic species was 2-2.3 times lower, and the proportion of benthic forms increased (up to 20%), which may indicate benthification processes in this reservoir. In all the lakes studied, it should be noted that there is a high proportion of species capable of inhabiting different biotopes. Their share could range from 25 to 50% of the total list of dominants.

In terms of geographical distribution, the main part of the list of the dominant algae species was represented by cosmopolitan forms (95-97%), representatives of the boreal (*Xanthidium antilopaeum* Kützing, *Spondylosium planum* (Wolle) West & G.S. West from desmids) and northern alpine (*Pinnularia episcopalis* Cleve from diatoms) areas were sporadically found.

In relation to the content of sodium and chlorine ions, indifferent species were in the lead (76-95%), the proportion of oligohalobes varied from 5% (Lake Svyatoye Dedovskoye) to 16% (Lake Svetloyar). Halophiles capable of living in freshwater or slightly brackish water habitats, as well as halophobes that cannot withstand high NaCl contents in water, were noted only in lakes Klyuchik and Svetloyar, accounting for 4-5% of the composition of halobic indicators. More than half of the composition of dominants was

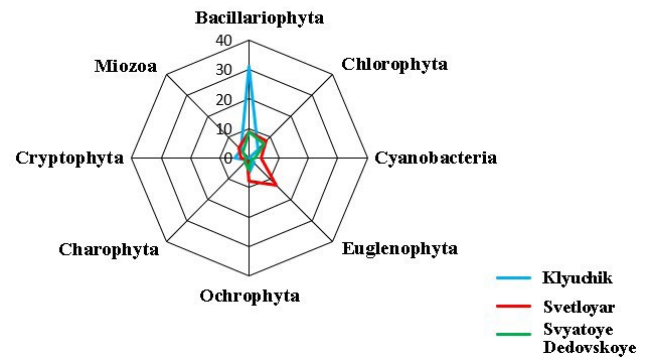


Fig.2. Taxonomic diversity of dominant (by biomass) phytoplankton groups in karst lakes

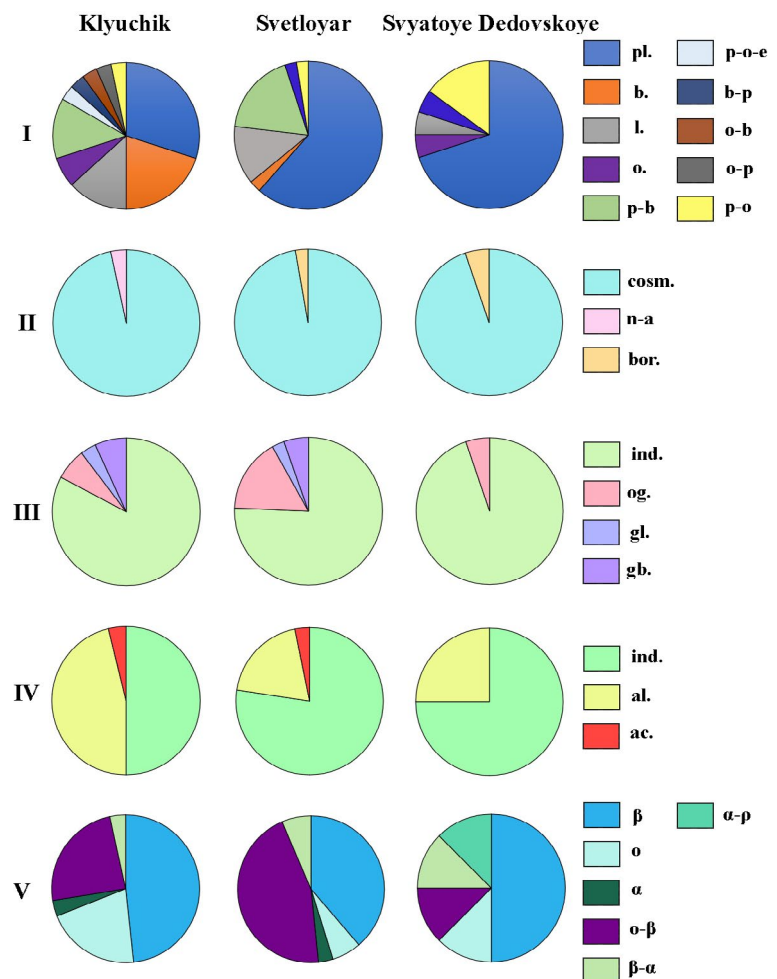


Fig.3. The ecological and geographical characteristics of dominant species in the studied lakes (I - habitat, II – geographical element of flora, III - halicity, IV - pH of the environment, V – saprobity).

Notes:

- I – pl. – planktonic, b. – benthic, l. – littoral, f. – foulers, e. – epibionts, hyphenated – heterotopic species;
- II – cosm. – cosmopolites, n-a – north-alpine, bor. – boreal;
- III – ind. – indifferent, ohb. – oligohalobes, hph. – halophiles, hpb. – halophobes;
- IV – ind. – indifferent, al. – alkaliphiles, ac. – acidophiles;
- V – saprobity indicators)

characterized by an indifferent attitude to water pH. Species that prefer alkaline conditions in Lake Klyuchik made up a little less than half of the composition, in Lake Svetloyar, 19%, in Lake Svyatoye Dedovskoye, 25%. Indicators of acidic waters (*Vacuolaria virescens* Cienkowski, *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen) were recorded only in lakes Klyuchik and Svetloyar.

The predominance of indicators of β -mesosaprobic contamination was noted among the indicators of organic pollution in lakes Klyuchik and Svyatoye Dedovskoye. In Lake Svetloyar, in addition to a high proportion of β -mesosaprobic, a significant proportion of representatives of the α - β -mesosaprobic zone was found. According to the results of the long-term studies for this water body, there is a tendency to increase the representation in the general species composition of indicators of more polluted waters β - α , α - β mesosaprobic, α -mesosaprobic and α -meso-polysaprobic waters (from 9 to 13%), which may indicate an increase in the eutrophication of the reservoir (Okhapkin et al., 2022b).

For all dominant species, indices of occurrence (pF), dominance frequency (DF), and dominance order (Dt) were calculated. Out of 114 dominant taxa, only 13 showed high values of DF > 10, Dt > 10, and pF > 20 (Table 3.). The observed species belonged to 5 groups of algae: cryptophytes, euglenophytes, charophytes, diatoms, and dinophytes, of which only dinoflagellates were common dominant taxa identified in all the studied lakes.

Freshwater dinoflagellates are an important component of the lake phytoplankton (Trifonova, 1990). The ecology of dinophyte algae is characterized by a wide distribution in water bodies of different trophic status and tolerance to low light levels, as well as the ability to migrate and have a mixotrophic type of nutrition, which allows them to compete in extreme conditions: nutrient deficiency, acidification, and increased water mineralization (Regel et al., 2004). In the studied lakes, the maximum contribution of dinophytes to the total biomass was, as a rule, noted during the period of summer stratification and could amount to up to 68-93% of the total values (lakes Svyatoye Dedovskoye and Svetloyar, respectively). In Lake Klyuchik, with water areas of different thermal regimes, the dominance of dinophytes was noticeable only in the warmed part of the reservoir, increasing here to 50-70% of the total indicators. Among the representatives of this group, large-celled armored dinophytes from the functional group L_0 , *Ceratium hirundinella* (O.F.Müller) Dujardin (Dt = 64.5–76.2) and *Peridinium cinctum* (O.F.Müller) Ehrenberg (Dt = 77.5–92.74), were characterized by a high order of dominance, of which the latter was dominant in all three lakes. It is known that *C. hirundinella* is a common dominant of summer plankton in most lakes of temperate latitudes (Trifonova, 1990; Darki and Krakhmalnyi, 2019), one of the most heat-prefering species of dinoflagellates. It has been shown that its vegetation is determined by stratification conditions (Miracle et al., 1992; Darki and Krakhmalnyi, 2019), although this species can also occur during periods of mixing (MacDonagh et al., 2005). Maximum concentra-

Table 3. The dominant phytoplankton species and Functional Groups (FG) in the studied water bodies

Lakes	Taxa	FG* Codon	D	pF	DF	Dt
Klyuchik	Bacillariophyta					
	<i>Cyclotella distinguenda</i>	B	59	75.4	53.6	71.1
	<i>Cyclotella</i> sp.	A	15	39.1	13.6	34.8
	Cryptophyta					
	<i>Cryptomonas</i> sp.	Y	17	42.7	15.4	36.1
	Dinophyta					
Svetloyar	<i>Ceratium hirundinella</i>	Lo	19	22.7	17.3	76.2
	<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	31	36.4	28.2	77.5
	Bacillariophyta					
	<i>Lindavia comta</i>	B	11	50	14.5	29
	<i>Asterionella formosa</i>	C	11	50	14.5	29
	Dinophyta					
<i>Ceratium hirundinella</i>	Lo	20	40.8	26.3	64.5	
<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	26	43.4	34.2	78.8	
Euglenophyta						
<i>Trachelomonas Rugulosa</i>	W2	10	21.0	13.1	62.4	
<i>Trachelomonas Volvocina</i>	W2	19	67.1	25	37.2	
<i>Trachelomonas volvocina var. subglobosa</i>	W2	12	22.4	15.8	70.5	
Svyatoye Dedovskoye	Bacillariophyta					
	<i>Cyclotella</i> sp.	A	4	45.2	12.9	28.5
	<i>Tabellaria fenestrata</i>	N	6	45.2	19.3	42.7
	Cryptophyta					
	<i>Komma caudate</i>	X2	6	61.3	19.3	31.5
	Dinophyta					
	<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	13	45.2	41.9	92.7
Charophyta						
<i>Staurodesmus incus var. ralfsii</i>	N	15	61.3	48.4	78.9	

Note: * Names of codons are given with the use of functional classification of phytoplankton according to Padisák et al., 2009

tions of *C. hirundinella* cells tend to occur in the thermocline zone (Hedger et al., 2004). Representatives of *P. cinctum* species, as well as *C. hirundinella*, are widespread in freshwater habitats of both temperate and tropical zones (they often develop in complexes) and are able to adapt to environmental conditions almost without restrictions (Gürkan et al., 2024). It was found (Regel et al., 2004) that for better photosynthesis, the species must migrate to an optimal depth (30% of surface illumination). In the vertical distribution of

dinoflagellates in Lake Svetloyar, under conditions of pronounced summer stratification, the concentration of populations of these species was noted at the lower boundary of the metalimnion, where these representatives, due to their ability to vertically migrate, acquired advantages in the absence of nutrients in the epilimnion (Darki and Krakhmalnyi, 2019); during the period of autumn homothermy - in the surface layer. The maximum rise in biomass in *C. hirundinella* in summer was up to 2-3 g/m³, in *P. cinctum*, it was about 1 g/m³. In Lake Klyuchik, under conditions of smoothed stratification (the eastern part of the reservoir), it was not possible to note the confinement of dinophyte algae to certain horizons.

The contribution of diatoms to the development of phytoplankton in the studied lakes turned out to be maximum for the gypsum in Lake Klyuchik; their complete dominance was noted (more than 90% of the total number and 50-100% of the biomass) in the cold part of the reservoir and its transition zone. In this part of the lake, the waters of the underground river are unloaded, creating favorable conditions for diatoms sensitive to stratification; they often develop at the bottom. Under conditions of high transparency (up to 8.5 m) and no light limitation, photosynthesis was possible throughout the entire water column, including the bottom zone (Okhapkin et al., 2022a).

Among the weakly mineralized reservoirs in Lake Svyatoye Dedovskoye, the most significant share of diatoms (40-60% of the total biomass indicators) turned out to be during the spring and autumn mixing of waters. In Lake Svetloyar, mixing periods are short (about two weeks), as a result of which extended periods of low temperature (5–15°C) and water turbulence did not form in the reservoir to achieve noticeable abundance and biomass values of Bacillariophyta (Okhapkin et al., 2022b). The insignificant dominant role of diatoms (their share in the average vegetation biomass was 4.64–30.42%) in this reservoir is apparently also associated with a clear division of the water column into oxygenic and anoxygenic components, the removal of silicon, which is part of the shells of Bacillariophyta, from the trophogenic layer into the bottom, and its weak supply from the catchment area. Information about the insignificant coenosis-forming role of diatoms in plankton was also provided for some light-water lakes in the temperate zone of Russia (Gusev, 2007; Korneva, 2015).

Among centric diatoms, high values of frequency (DF) and order (Dt) of dominance were noted for representatives of the genera *Cyclotella* and *Lindavia*, belonging to functional group B, inhabitants of mesotrophic lakes, sensitive to water stratification (Padisák et al., 2009).

The predominance of *Cyclotella* species is typical of karst lakes, both in the temperate zone and in the warm zone, especially during spring and autumn mixing (Danielidis et al., 1996; Petar et al., 2014; Udovič et al., 2017). Among representatives of this genus, the maximum parameters of dominance were noted for *Cyclotella distinguenda* Hustedt (DF = 53.6, Dt = 71.1, pF = 75.4), which dominated only in the plankton of

the gypsum Lake Klyuchik, forming monodominant allogenoses and reaching uniquely high biomass values (more than 100 g/m³). This species is considered rare for the algal flora of the Volga basin (Genkal et al., 2019; Vodeneeva et al., 2020; Okhapkin et al., 2022a), as well as for the rivers of Hungary (Kiss et al., 2012). High values of development of this species in the studied reservoir indicate optimal conditions and, apparently, a complete absence of competition with other representatives of phytoplankton in this combination and the dynamics of environmental factors (high mineralization, favorable light conditions, low temperature background, and lack of thermal stratification).

In the weakly mineralized Lake Svyatoye Dedovskoye, among the species of the genus *Cyclotella*, mainly small-celled forms were observed, and their maximum development occurred in the last phase of spring mixing. The share of these species more often corresponded to 15-20% of the total biomass values. In the summer season, they were inferior to dinoflagellates, and during the period of autumn homothermy, they were inferior to pennate species of diatoms or charophyte algae. In Lake Svetloyar, *Lindavia comta* (Kützing) T.Nakov et al. stood out among the centric diatoms (DF = 14.5, Dt = 29, pF = 50). This species is cosmopolitan and eurythermic; in oligotrophic lakes, it is the dominant of summer plankton; in mesotrophic lakes, it acts as a subdominant in spring (Trifonova, 1990). In Lake Svetloyar, *L. comta* was noted as an accompanying component (10-15% of total indicators, biomass less than 1 g/m³) to the main coenotic complexes of phytoplankton, which may indicate the transitional oligotrophic-mesotrophic status of this reservoir.

Significant indicators of dominance among pennate diatoms were noted for *Asterionella formosa* Hassall (Dt = 29, pF = 50) (Lake Svetloyar) and *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing (Dt = 42.7, pF = 45.2) (Lake Svyatoye Dedovskoye).

It is known that species of the genus *Tabellaria* are included in the codon N, are acidobionts, developing in acidified water bodies (Battarbee et al., 1985; Sirenko and Parshikova, 1993; Vodeneeva, 2006). At the time of the research, the values of the slightly acidic reaction of the environment were also recorded in Lake Svyatoye Dedovskoye. Their presence as coenosis-forming species was noted in plant plankton of acidic reservoirs of Finland (Lepistö and Rosenström, 1998), South Karelia (Nikulina, 1997), Sweden (Wahlstrom and Danilov, 2003), forest lakes and watercourses of the Nizhny Novgorod Southern Trans-Volga region (Vodeneeva, 2006), etc. Among the species of this genus, *T. fenestrata* is one of the characteristic dominants of large oligotrophic lakes (Petrova, 1990). The constant presence of this taxon in the allogenoses of Lake Svyatoye Dedovskoye (share in the total biomass, 15-60%) confirms the oligotrophic status of this reservoir, its noticeable morphometric characteristics, as well as the swamp conditions of the catchment.

Another representative of pennate diatoms, noted as a permanent component of the phytoplankton of Lake Svetloyar, *A. formosa*, is also considered a typical summer dominant of allogenoses of various

types of water bodies (Trifonova, 1990; Petrova, 1990), often found in aquatic ecosystems of the Volga basin (Okhupkin et al., 2022b). The massive development of this species may indicate an intensification of eutrophication processes. In the Svetloyar ecosystem, populations of this species were found in the spring and summer seasons, but their development did not reach the “blooming” stage. This species vegetated throughout the entire water column (the biomass of *A. formosa* varied from 0.15 (at the 7 m depth) to 0.48 g/m³ (at the surface)).

In the highly mineralized Lake Klyuchik, pennate diatoms, mainly benthic species of the genera *Pinnularia* and *Navicula*, were included in the list of dominant taxa but did not have significant values of frequency and order of dominance.

In Lake Svyatoye Dedovskoye, the list of common species with high dominance indicators includes representatives of euglenophyte algae, *Trachelomonas rugulosa* F.Stein, *Trachelomonas volvocina* (Ehrenberg) Ehrenberg, and *Trachelomonas volvocina* var. *subglobosa* Lemmermann (functional group W2), preferring the bottom layers of the water column. The last representative stood out in terms of the order of dominance in this lake (DF = 15.8, Dt = 70.5, pF = 22.4). The development of trachelomonads occurred throughout the growing season (their share varied from 10 to 15%), as well as during the under-ice period, where their contribution could be more than 90%. In the modern period, there is a tendency to a gradual increase in the role of euglena algae in algocenoses in the summer season, which may indicate an increase in the concentration of organic substances in water and an intensification of eutrophication processes.

In lakes Klyuchik and Svyatoye Dedovskoye, among the significant structure-forming phytoflagellates, representatives of cryptophyte algae (*Cryptomonas* spp. - DF = 15.4, Dt = 36.1, pF = 42.5; *Komma caudata* (L.Geitler) D.R.A.Hill - DF = 19.3, Dt = 31.5, pF = 61.3) were also noted. These species, with the ability for mixotrophy and migration, similar to dinophyte and euglena algae, are able to compete with other representatives of phytoplankton for resources. In the plankton of the studied lakes, cryptomonads more often played accompanying roles, and their share in development indicators varied from 7 to 15%.

In Lake Svyatoye Dedovskoye, among other phytoplankton groups, significant indicators of dominance

were also observed for representatives of desmidian algae (division Charophyta): *Staurodesmus incus* var. *ralfsii* (West) Teiling (codon N, continuous or semi-continuous mixed layer of 2–3 m in thickness; shallow lakes where the mean depth is of this order or greater, as well as in the epilimnia of stratified lakes when the mixing criterion is satisfied) – DF = 48.4, Dt = 78.9, pF = 61.3, which reflects the swampy nature of the catchment.

Blue-green algae as dominants and subdominants in biomass were not typical for the phytoplankton of the studied aquatic ecosystems. However, the development of small-celled colonial cyanobacteria (genera *Aphanocapsa*, *Aphanothece*), as dominants in the phytoplankton population, as well as small-celled coccoid forms of green algae (genus *Dactylosphaerium*, *Dictyosphaerium*), was noted for all of the studied lakes. In abnormally hot years (2010) with anticyclonic weather in the lake. In Svetloyar, outbreaks of flowering of diazotrophic cyanobacteria from codon H1 (species sensitive to water mixing) were observed - representatives of the genus *Dolichospermum*, which could form up to 32.9 g/m³ at the peak of development (Okhupkin et al., 2022b). However, in subsequent years, these species disappeared from the algocenoses of the lake.

The method of multivariate analysis of variance (PERMANOVA) of the composition of the dominant phytoplankton species involved in the composition of the abundance and biomass of the studied lakes (according to the Sørensen-Chekanovsky coefficient) showed a statistically significant low degree of their similarity (Table 4), which may indicate the originality of algae cenogenesis in each of the studied lakes due to the influence of a certain combination of factors. Visualization of the obtained data demonstrated a clear division of the studied lakes according to the composition of algocenoses (Fig. 4).

When comparing the composition of functional groups of phytoplankton in the studied lakes by biomass, it also demonstrated a statistically significant low degree of similarity, however, the difference in the composition of functional groups in abundance for lakes Svetloyar and Svyatoye Dedovskoye was less pronounced (Table 5, Fig. 5). There is probably some similarity in the conditions for the formation of phytoplankton in these lakes, namely the high depth and transparency of the waters.

Table 4. Statistical parameters (F – Fisher criterion, p – level significance) when assessing the similarity of the composition of the studied lakes

Permanova				
	Dominants (by abundance)		Dominants (by biomass)	
	F value	P (>F)	F value	P (>F)
Lake	13.49	0,001***	11.91	0,001***
Klyuchik_vs_Svetloyar	8.66	0,001***	9.44	0,001***
Klyuchik_vs_Svyatoye Dedovskoye	17.20	0,001***	13.69	0,001***
Svetloyar_vs_Svyatoye Dedovskoye	15.47	0,001***	12.71	0,001***

Table 5. Statistical parameters (F – Fisher criterion, p – level significance) when the similarity of the Functional Groups (FG) in the studied lakes

	Permanova			
	FG (by abundance)		FG (by biomass)	
Lakes	F value	P (>F)	F value	P (>F)
Klyuchik_vs_Svetloyar	16.43	0,001***	19.88	0,001***
Klyuchik_vs_Svyatoye Dedovskoye	15.53	0,001***	16.83	0,001***
Svetloyar_vs_Svyatoye Dedovskoye	21.71	0,001***	22.93	0,001***
	7.75	0,001***	19.34	0,001***

4. Conclusion

In the composition of the phytoplankton of lakes Klyuchik, Svetloyar and Svyatoye Dedovskoye, 432 species and intraspecific taxa of algae belonging to 8 phyla were identified. Analysis of the algal flora of the studied lakes showed the taxonomic importance of the divisions of Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta, and Euglenophyta, constituting more than 70% of the total species richness. The composition of the dominant species included 114 species of algae (26.38% of the total composition): in Lake Svyatoye Dedovskoye, green algae and diatoms (50%) predominated, in Lake Svetloyar, euglenids predominated (25%), in Lake Klyuchik, diatoms predominated (more than 40%).

The basis of the floristic list among the dominant species of algocenoses in lakes Svetloyar and Svyatoye Dedovskoye were planktonic forms (58-70% of the total list). In Lake Klyuchik, the proportion of planktonic species was 2-2.3 times lower, the proportion of benthic forms increased (up to 20%). Most of the identified species are characterized by a cosmopolitan distribution; representatives of the boreal and northern alpine habitats were found only sporadically.

Among 13 dominants (from 5 divisions) with high values of DF > 10, Dt > 10, and pF > 20, dinoflagellates *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum* (functional group L₀) were noted in all lakes, with maximum development during the period of summer stratification. In the group of diatoms, species of centric diatoms from the genus *Cyclotella* (codon B) predominated

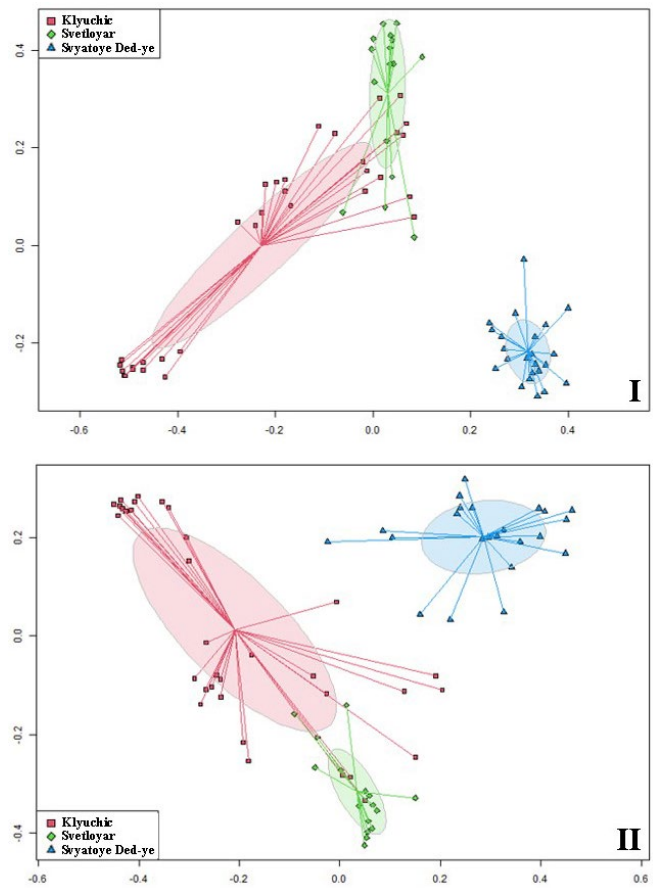


Fig.4. Visualization of the analysis results reflecting the similarity in cenotic (according to abundance – I, and biomass - II) structure of phytoplankton in the studied lakes.

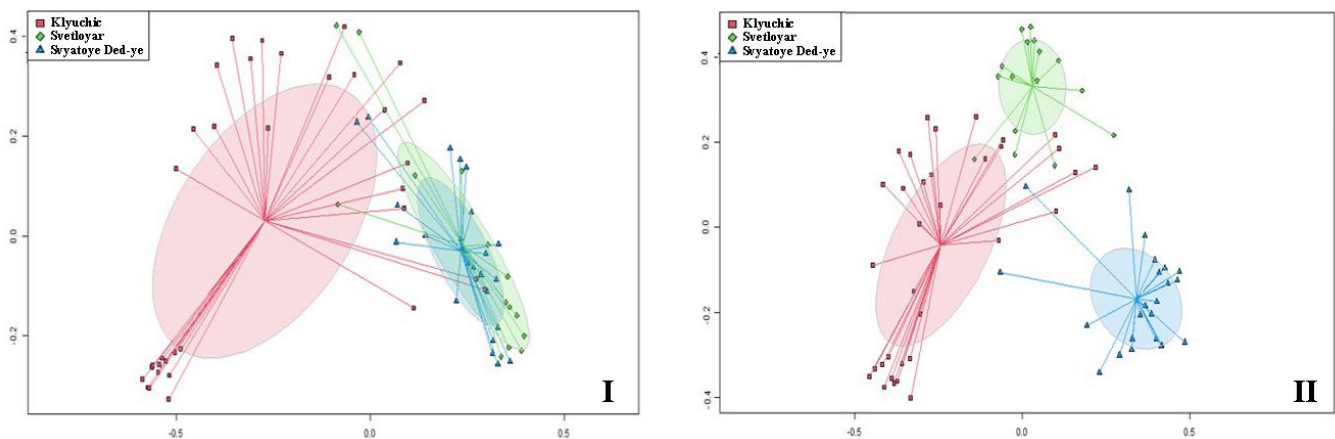


Fig.5. Visualization of the analysis results reflecting the similarity of the functional (according to abundance – I, and biomass - II) composition of the studied lakes

everywhere, reaching maximum development rates under conditions of mixing of waters. The composition of the remaining dominant groups in each reservoir was determined by its limnological features.

Using the method of multivariate analysis of variance (PERMANOVA), a statistically significant ($P < 0.001$) low degree of similarity of the dominant and functional phytoplankton complexes was shown, which may indicate the uniqueness of algae cenogenesis in each of the studied lakes, due to the influence of a certain combination of factors, such as temperature, transparency, pH, and oxygen content.

The obtained data on the frequency of occurrence and indicators of dominance of the identified common species reflect their ecological characteristics as well as the potential for maximum development under certain combinations of factors, which can be used in the system of environmental monitoring of aquatic ecosystems.

Conflict of interests

Authors declare no conflict of interests.

References

- Aberg B., Rodhe W. 1942. Über die Milieufaktoren einiger südschwedischer Seen. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 5: 1.
- Alimov A.F., Mingazova N.M. 2001. Unique ecosystems of brackish-water karst lakes of the Middle Volga. Kazan: Publishing House of Kazan State University. (in Russian)
- Bakanina F.M., Pozharov A.V., Yurtaev A.A. 2003. Landscape zoning of the Nizhny Novgorod region as the basis of rational nature management. In: International Scientific and Industrial Forum "Great Rivers – 2003". N. Novgorod, NNSUACE, pp. 288 – 290. (in Russian)
- Bakanina F.M., Vorotnikov V.P., Lukina E.V. et al. 2001. Lakes of the Nizhny Novgorod region. N. Novgorod: VOOP Publishing House. (in Russian)
- Bakhireva M.V., Astashin A.E. 2015. Lakes of the Pavlovsky district of the Nizhny Novgorod region as an indicator of the geological and geomorphological situation. In: *Voznesenskaya A.G. (Ed.), Geographical science through the prism of modernity. Materials of the VIII Interuniversity scientific and practical conference of students and All-Russian Interuniversity scientific and practical student conference on ethnogeography and ethnography. Nizhny Novgorod*, pp. 28–30. (in Russian)
- Bakka S.V., Kiseleva N.Y. 2009. Specially Protected Natural Areas of the Nizhny Novgorod Region. Nizhny Novgorod: Ministry of Ecology Natural Resources.
- Battarbee R.W., Flower R.J., Stevenson A. et al. 1985. Lake acidification in Galloway: palaeoecological test of competing hypotheses. *Nature* 314(6009): 350-352.
- Bayanov N.G. 2019. Lake Klyuchik is a unique natural object of the Nizhny Novgorod Volga region. In: Bayanov N.G. et al. (Ed.), *Proceedings of the State natural biosphere reserve "Kerzhensky" 9*, N. Novgorod, pp. 65-72. (in Russian)
- Bayanov N.G., Krivdina T.V. 2011. Typology and features of lakes of Nizhny Novgorod trans-Volga Region. *Izvestiya RAN. Seriya geograficheskaya [News of the Russian Academy of Sciences. Geographical series]* 5:85-96. (In Russian)
- Bazhenova O.P. 2017. Phytoplankton and the environmental condition of the lakes of the forest zone of the Omsk Irtysh Land. *Sibirsky ekologichesky zhurnal [Siberian Ecological Journal]* 24(3): 276-286. DOI: [10.15372/Sej20170305](https://doi.org/10.15372/Sej20170305) (in Russian)
- Chalkia E., Zacharias I., Thomatou A.A. et al. 2012. Zooplankton dynamics in a gypsum karst lake and interrelation with the abiotic environment. *Biologia* 67: 151–163.
- Giorca A.M., Momeu L., Battes K.P. 2017. Same karstic substratum, different aquatic communities? Case study: Three water bodies from western Romania. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai Biologia* 62: 67–85.
- Danielidis D.B., Spartinou M., Economou-Amilli A. 1996. Limnological survey of Lake Amvrakia, western Greece. *Hydrobiologia* 318(3): 207–218. DOI: [10.1007/bf00016682](https://doi.org/10.1007/bf00016682)
- Genkal S.I., Okhapkin A.G., Vodeneva E.L. 2019. To the morphology and taxonomy of *Cyclotella distinguenda* (Bacillariophyta). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 53(2): 47–54. DOI: [10.31111/nsnr/2019.532.247](https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.532.247)
- Gorbunin O.S. 2012. Complexes of dominant forms of phytoplankton of various reservoirs. *Algologiya [Algology]* 22(2): 303-305. (in Russian)
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Gürkan S., Stemplinger B., Rockinger A. et al. 2024. Bumps on the back: An unusual morphology in phylogenetically distinct *Peridinium aff. cinctum* (= *Peridinium tuberosum*; Peridinales, Dinophyceae). *Organisms Diversity & Evolution* 24: 1–15. DOI: [10.1007/s13127-023-00635-6](https://doi.org/10.1007/s13127-023-00635-6)
- Gusev E.S. 2007. Features of the structure and functioning of phytoplankton stratified lakes of karst origin of central Russia (Vladimir region). *Cand. Sc. Dissertation*, Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok, Russia. (in Russian)
- Gusev E.S. 2008. Phytoplankton primary production in several karst lakes in central Russia. *Inland Water Biology* 1: 356–361.
- Gusev E.S. 2011. Vertical distribution of phytoplankton in small karst lakes in central Russia. In: *Ist International Conference "Algae: taxonomy, ecology, use in monitoring"*, pp. 160.
- Hedger R.D., Olsen N.R.B., George D.G. et al. 2004. Modelling spatial distributions of *Ceratium hirundinella* and *Microcystis* spp. in a small productive British lake. *Hydrobiologia* 528: 217–227.
- Kasperovičienė J. 2001. The summer phytoplankton structure of some lakes located in Lithuanian protected areas. *Biologija* 47(2): 80-83.
- Kharitonov A.T. 1978. Nature of the Nizhny Novgorod Volga region: history, use, protection. Gorky: Volga-Vyatka Publishing House. (in Russian)
- Kiss K.T., Klee R., Ector L. et al. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution. *Acta Botanica Croatica* 71: 311–363. DOI: [10.2478/v10184-011-0067-0](https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0)
- Kitaev S.P. 2007. *Basics of Limnology for Hydrobiologists and Ichthyologists*. Petrozavodsk: Karelian Science Center Press RAS. (in Russian)
- Kitaev S.P. 1984. Ecological basis of bioproductivity of lakes in different natural zones. Moscow: Nauka. (In Russian)
- Korneva L.G. 2015. *Phytoplankton of the Volga basin reservoirs*. Kostroma: Publishing House of Kostroma. (In Russian)
- Kozlov A.V., Markova D.S., Sokolyuk S.A. et al. 2019. Expertise of the ecological and hydrochemical state of the natural monument – Lake Svetloyar, Nizhny Novgorod region. *Uspekhi sovremennogo estestvoznaniya [Advances of modern natural science]* 6:74-81. (In Russian)
- Kozlov A.V., Tarasov I.A., Dedyk V.E. 2017. Ecological and hydrochemical characteristics of the water area of Lake Klyuchik in the Pavlovsky district of the Nizhny Novgorod

region. *Sovremennye problemy nauki i obrazovaniya* [Current Problems of Sciences and Education] 1: 126–134. (in Russian)

Krevs A., Kucinskiene A. 2011. Vertical distribution of bacteria and intensity of microbiological processes in two stratified gypsum Karst Lakes in Lithuania. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 4: 1–12.

Lepistö L., Rosenström U. 1998. The most typical phytoplankton taxa in four types of boreal lakes. *Hydrobiologia* 369-370: 89-97.

MacDonagh M.E., Casco M.A., Claps M.C. 2005. Colonization of a Neotropical Reservoir (Córdoba, Argentina) by *Ceratium hirundinella* (O.F. Müller) Bergh. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 41: 291–299.

Maksimovich G.A. 1963. Basics of the Karst Studies. Vol.1. Perm: Permskoe knizhnoe izdatelstvo. (in Russian)

Meng F., Li Z., Li L. et al. 2020. Phytoplankton alpha diversity indices response the trophic state variation in hydrologically connected aquatic habitats in the Harbin Section of the Songhua River. *Scientific Reports* 10: 1–13.

Miracle M.R., Vicente E., Pedrós-Alió C. 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified karstic lakes. *Limnetica* 8: 59–77.

Moiseev A.V., Loginov V.V., Moreva O.A. et al. 2019. Current state and environmental-labor characteristics of Bolshoye Svyatoye Lake (Svyatoye Dedovskoye). *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika "Kerzhenskij"* [Proceedings of the state natural biosphere reserve "Kerzhensky"] N. Novgorod: 9: 122-131. (in Russian)

Momeu L., Ciorca A., László O.T. et al. 2015. The karstic lake Iezerul Ighiel (Transylvania, Romania): Its first limnological study. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai Biologia* 2: 39–60.

Naumenko M.A., Guzivaty V.V., Sapelko T.V. 2014. Digital morphometric models of small lakes. *Uchenye zapiski RGGU [Scientific notes of the RSHU]* 34:26. (in Russian)

Nikulina V.N. 1997. Features of phytoplankton communities in light-water acidic and humified lakes of South Karelia. Response of lake ecosystems to changes in biotic and abiotic conditions. *Trudy ZIN RAN [Proceedings of ZIN RAS]* St. Petersburg: 272: 29-47. (in Russian)

Okhapkin A.G., Sharagina E.M., Kulizin P.V. et al. 2022. Phytoplankton Community Structure in Highly-Mineralized Small Gypsum Karst Lake (Russia). *Microorganisms* 10: 386. DOI: [10.3390/microorganisms10020386](https://doi.org/10.3390/microorganisms10020386)

Okhapkin A.G., Startseva N.A. 2003. Composition and ecology of common phytoplankton species in small water bodies of urban areas (diatoms, green and blue-green algae). *Botanicheskij zhurnal [Botanical journal]* 88(9): 84. (In Russian)

Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L., Sharagina E.M. 2022. Composition and structure of phytoplankton of Lake Svetloyar (Russia). *Inland Water Biology* 5: 543-554. DOI: [10.1134/S1995082922050169](https://doi.org/10.1134/S1995082922050169)

Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1–19.

Palagushkina O.V. 2004. Ecology of Phytoplankton of Karst Lakes in the Middle Volga Region. Cand. Sc. Dissertation, Kazan State University, Kazan, Russia. (in Russian)

Petar Ž., Marija G.U., Korajlika K.B. et al. 2014. Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes. *Hydrobiologia* 740: 147–166.

Petrov M.S., Astashin A.E. 2017. The dynamics of water consumption of the largest spring Surin in the Nizhny Novgorod region. In: Vinokurova N.F. (Ed.), *Orphanovskie Readings 2017*, N. Novgorod, pp. 29-32. (in Russian)

Petrova N.A. 1990. Phytoplankton succession during anthropogenic eutrophication of large lakes.

Leningrad: Nauka.

R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. URL: <https://www.r-project.org/>

Regel R.H., Brookes J.D., Ganf G.G. 2004. Vertical migration, entrainment and photosynthesis of the freshwater dinoflagellate *Peridinium cinctum* in a shallow urban lake. *Journal of Plankton Research* 26: 143–157.

Reynolds C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge university press.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417–428.

Ryanzhin S.V. 2002. Size distribution of world lakes and rivers derived from WORLDLAKE database. In: *Proceedings of the 4th International Lake Ladoga Symposium*, 2–6 September 2002, Saint-Petersburg, Russia, pp. 435–441. (in Russian)

Sirenko L.A., Parshikova T.V. 1993. The influence of acidification of the environment on the vital activity of algae. *Algology* 2:3-18.

Snitko L.V., Sergeeva R.M. 2003. Algae of different types of reservoirs in the eastern part of the Southern Urals. Monograph. Miass: Ural Branch of the RAS, Ilmen State Reserve.

Shitikov V.K., Rozenberg G.S., Zinchenko T.D. 2003. Quantitative hydroecology: methods of system identification. Toliatti: IEVB RAS.

Stankovskaya T.P. 2014. On the issue of the integrated use of small lakes. *Vestnik Nizhegorodskoj gosudarstvennoj selskohozyajstvennoy akademii [Bulletin of the Nizhny Novgorod State Agricultural Academy]* 4: 270-274. (in Russian)

Tarasova N.G. 2010. The composition of the algal flora of the plankton of Lake Goluboe (Samara region). *Samarskaya Luka: problemy regionalnoy i globalnoy ekologii [Samarskaya Luka: Problems of Regional and Global Ecology]* 19: 157–161. (in Russian)

Trifonova I.S. 1990. Ecology and Succession of Lake Phytoplankton. Leningrad: Nuka Leningrad department. (in Russian)

Trifonova I.S. 1994. Changes in phytoplankton communities during eutrophication of lakes. Dr. Sc. Dissertation, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia. (In Russian)

Udovič M.G., Cvetkoska A., Žutinić P. et al. 2017. Defining centric diatoms of most relevant phytoplankton functional groups in deep karst lakes. *Hydrobiologia* 788: 169–191. DOI: [10.1007/s10750-016-2996-z](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2996-z)

Udovič M.G., Kulaš A., Šušnjara M. et al. 2022. *Cymbopleura amicula stat nov. et nom. nov.* (Bacillariophyceae) – rare diatom species from a karst river in Croatia. *Phytotaxa* 532(2): 139-151.

Valadez F., Rosiles-González G., Almazán-Becerril A. et al. 2013. Planktonic cyanobacteria of the tropical karstic lake Lagartos from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 61: 971–979.

Vodeneeva E.L. 2006. Dynamics of biomass and dominant species of phytoplankton in the water bodies of the Kerzhensky Nature Reserve. *Trudy Gosudarstvennogo prirodnogo biosfernogo zapovednika "Kerzhenskij"* [Proceedings of the State natural biosphere reserve "Kerzhensky"] N. Novgorod 3: 46-57.

Vodeneeva E.L., Kulizin P.V. 2019. Algae of the Mordovian reserve (Annotated list of species). *Flora and Fauna of Reserves*. Moscow: Joint Directorate of the Mordovia State Nature Reserve and National Park Smolny. (in Russian)

Vodeneeva E.L., Okhapkin A.G., Genkal S.I. et al. 2020. Composition, structure and distribution of the phytoplankton of highly mineralized karst lake. *Inland water biology* 13(4): 576-584. DOI: [10.1134/S19950829220040136](https://doi.org/10.1134/S19950829220040136)

Wahlstrom G., Danilov R.A. 2003. Phytoplankton successions under ice cover in four lakes located in north-eastern Sweden: effects of liming. *Folia Microbiol. (Praha)* 48(3): 379-384.

Zarei Darki B., Krakhmalnyi A.F. 2019. Biotic and Abiotic Factors Affecting the Population Dynamics of *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*, and *Peridiniopsis elpatiewskyi*. *Diversity* 11(8): 137. DOI: [10.3390/d11080137](https://doi.org/10.3390/d11080137)

Доминирующие виды и функциональные комплексы фитопланктона некоторых уникальных карстовых озер бассейна Средней Волги



Шарагина Е.М.^{1,*}, Кулизин П.В.¹, Старцева Н.А.¹, Журова Д.А.^{1,2},
Середнева Я.В.¹, Хедаири Т.¹, Охапкин А.Г.¹, Воденеева Е.Л.¹

¹ ФГАОУ ВО Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, пр. Гагарина, 23, Нижний Новгород, 603950, Россия

² ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Нижегородский филиал, Московское шоссе, 31, Нижний Новгород, 603116, Россия

АННОТАЦИЯ. Дана характеристика состава, эколого-географической и функциональной структуры комплекса доминирующих видов фитопланктона трех разнотипных карстовых озер Нижегородского Поволжья (Ключик, Светлояр, Святое Дедовское). Озеро Ключик – редкий тип гипсовых высокоминерализованных «голубых» озер; уникальный в плане источника питания, роль которого выполняет подземная река с высоким расходом воды, имеет слабо выраженную стратификацию. Озера Святое Дедовское и Светлояр – димиктические, светловодные, слабо-минерализованные гидрокарбонатного класса с нейтральными значениями pH, имеют питание дождевыми водами. Все озера относятся к особо охраняемым природным территориям. Анализ альгофлоры исследованных озер показал таксономическую значимость отделов Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta и Euglenophyta, составляющих более 70% общего видового богатства. Состав доминирующих видов насчитывал 114 таксонов водорослей (26,38% от общего состава): в озере Святое Дедовское преобладали зеленые и диатомовые (50%), в Светлояр – эвглениды (25%), в озере Ключик – диатомеи (более 40%). Среди 13 доминантов (из 5 отделов), имеющих высокие показатели доминирования ($DF > 10$, $Dt > 10$ и $pF > 20$), во всех озерах отмечены динофлагелляты из функциональной группы L0 (*Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*), с максимальным развитием в период летней стратификации. В группе диатомовых во всех водоемах выделялись центрические диатомеи из кодона В (виды рода *Cyclotella*), включая в том числе редкие (*Cyclotella distinguenda*) для бассейна Средней Волги. Высокие показатели развития этой группы (биомасса более 100 г/м³) отмечены в сульфатном водоеме в условиях перемешивания вод. Состав остальных доминирующих групп в каждом водоеме определялся его лимнологическими особенностями. С использованием метода многофакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) показана статистически значимая ($P\text{-value} = 0,001$) низкая степень сходства доминирующих и функциональных комплексов фитопланктона озер, что может свидетельствовать о своеобразии ценогенеза водорослей в каждом из них, обусловленном влиянием определенной комбинации факторов.

Ключевые слова: Доминирующие виды, фитопланктон, биомасса, карстовые озера, бассейн Средней Волги, памятники природы

Для цитирования: Шарагина Е.М., Кулизин П.В., Старцева Н.А., Журова Д.А., Середнева Я.В., Хедаири Т., Охапкин А.Г., Воденеева Е.Л. Доминирующие виды и функциональные комплексы фитопланктона некоторых уникальных карстовых озер бассейна Средней Волги // Limnology and Freshwater Biology. 2024. - № 3. - С. 195-220. DOI: 10.31951/2658-3518-2024-A-3-195

1. Введение

Карстовые озёра, широко распространенные и часто уникальные в ландшафтах разных природных зон водные объекты, характеризуются особен-

ностями морфометрических параметров, специфичностью гидролого-гидрохимического режима вод, что обуславливает своеобразие фаунистического и флористического состава населяющих их гидробионтов (Рянжин, 2002; Ciorca et al., 2017).

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: sharagina@ibbm.unn.ru (Е.М. Шарагина)

Поступила: 09 мая 2024; **Принята:** 18 июня 2024;

Опубликована online: 19 июня 2024

© Автор(ы) 2024. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



Для данного типа озер часто характерны небольшие размеры, относительно высокие показатели глубины, отсутствие выраженной гидродинамики вод и присутствием стратификации (Максимович, 1963; Krevs and Kucinskiene, 2011). При сопоставлении карстовых озер одной природной зоны, находящихся в одинаковых гидроклиматических условиях, обнаруживается неоднородность химического состава их вод, в частности значительный диапазон минерализации водных масс, что вызывает определенный интерес для изучения биоты этих водоемов и факторов, определяющих ее формирование (Ciorca et al., 2017; Chalkia et al., 2012; Алимов и Мингазова, 2001; Палагушкина, 2004; Gusev, 2008).

Наибольшее количество озер карстового происхождения отмечается на территории Восточно-Европейской равнины, на Урале и в Восточной Сибири (Снитко и Сергеева, 2003). Среднее Поволжье в России является зоной классического проявления карста, представленного здесь различными формами, в том числе редчайшим гипсовым карстом (Алимов и Мингазова, 2001). Так, в Нижегородской области существует более трехсот естественных озер ледникового и карстового происхождения, большинство из которых расположены в Правобережье Волги (бассейны рек Ока, Теша, Пьяна и др.), и немногочисленные – в Левобережье (Станковская, 2014). Исследуемые нами озера – Светлояр, Ключик и Святое Дедовское расположены в бассейне Средней Волги и являются памятниками природы регионального и федерального значения (Алимов и Мингазова, 2001).

Фитопланктон, как неотъемлемая часть водных экосистем, играет важную роль в динамике пищевых цепей, потоке энергии и круговороте питательных веществ (Meng et al., 2020). Показано, что таксономический состав фитопланктона карстовых озер, расположенных в умеренных зонах, характеризуется совместным присутствием золотистых водорослей (*Chrysophyceae*), динофлагеллят (*Dinophyceae*) и диатомей (*Bacillariophyta*) (Udovič et al., 2017, Kasperovičienė, 2001), а в некоторых озерах – отмечалось высокое разнообразие зеленых (*Chlorophyta*) водорослей (Палагушкина, 2004) и цианобактерий (*Cyanobacteria*) (Тарасова, 2010). В озерах «теплого пояса» доминирующую роль берут на себя *Chlorophyta* и *Cyanobacteria* (Danielidis et al., 1996; Valadez et al., 2013). Весной высокая турбулентность способствует развитию и размножению диатомовых водорослей; летняя стратификация – вегетации динофлагеллят и криптоноад преимущественно в металимнионе (Danielidis et al., 1996; Miracle et al., 1992). Формирующиеся в карстовых озерах особые сочетания параметров среды способствуют появлению здесь эндемичных (например, на Плитвицких озерах (Udovič et al., 2017; 2022; Petar et al., 2014) или редких видов (в карстовых озерах Греции (Danielidis et al., 1996), Румынии (Momeu et al., 2015) и др.

Состав доминирующих видов фитопланктона в водоемах разного биологического типа во

многом определяет специфику структуры водных планктонных сообществ, функциональные возможности водных экосистем и может отражать трофический статус и качество вод. Функциональные характеристики и сукцессия (сезонная и основная) массовых видов представляют несомненный интерес при изучении состояния экосистемы водного объекта, поскольку именно динамика популяций этих представителей определяет направление изменений количественного развития фитопланктона в целом (Reynolds, 1984; Трифонова, 1990; 1994).

Целью настоящей работы – анализ состава, экологической структуры и ценотической роли доминирующих видов и функциональных комплексов фитопланктона трех разнотипных карстовых озер Среднего Поволжья (Ключик, Светлояр и Святое Дедовское).

2. Материалы и методы

Исследованные карстовые озера расположены в различных типах географических ландшафтов на территории Нижегородской области. Озера Ключик и Святое Дедовское – в зоне хвойно-широколиственных лесов (Правобережье Волги), Приокско-Волжский природный район, где активно развиваются карстовые процессы. Озеро Светлояр расположено в зоне южной тайги (Левобережье Волги), относится к Приветлужскому возвышенному природному району (Харитонычев, 1978; Баканина и др., 2003).

Озеро Ключик расположено в бассейне реки Суринь (правобережного притока Оки второго порядка) (Баканина и др., 2001; Бахирева и Асташин, 2015). Это озеро-воклина, относится к «голубым» озерам из-за цвета его воды. Озеро имеет подземное питание, источник которого расположен в западной его части и разгружается в вклине на глубине 15 м (Козлов и др., 2017). Из-за этого в зимний период озеро не полностью покрывается льдом. Температура воды здесь в течение всего года постоянна и колеблется от +4 до +8 °С. Восточная часть этого озера – обычный карстовый водоем с прогреваемой водой.

Озеро Святое Дедовское относится к бассейну другого правобережного притока Оки – реки Теша. Оно образовалось в результате слияния и заполнения водой нескольких карстовых провалов и является крупнейшим карстовым (карстово-террасным) озером в Нижегородской области (Бакка и Киселева, 2009). Питание водоема осуществляется за счет грунтовых, талых и дождевых вод. (Баканина и др., 2001; Бакка и Киселева, 2009; Моисеев и др., 2019). Водосбор озера Светлояр относится к бассейну реки Люнды. Озеро питается холодными водами родников и имеет постоянный уровень.

По основным морфометрическим показателям озера являются типичными небольшими водоемами лесной зоны. Однако показатели максимальных и средних глубин озер позволяют отнести их к классу водоемов с повышенными и большими глубинами, что объясняется их генезисом (Таблица 1).

Таблица 1. Основные морфометрические характеристики исследованных озер

Параметры / типология водоема (по: Китаев, 2007)	Оз. Ключик*	Оз. Светлояр**	Оз. Святое Дедовское***
Географические координаты	55°58'30"N; 43°19'48"E	55°49'07"N; 45°05'35"E	55°38'45"N; 42°19'01"E
Длина озера (L_{\max} , м)	743.0	472.0	2100.0
Ширина озера (В, м)*: максимальная, V_{\max} средняя, V_{cp}	293.0 167.5	338.0 254.2	1150.0 647.6
Площадь водного зеркала (А, м ²)	124485.0 / малое	120000.0 / малое	1360000.0 / небольшое
Объем водной массы (V, тыс. м ³)	475925 / малое	1150000 / малое	–
Глубина озера (D, м) максимальная, D_{\max} средняя, D_{cp}	13.5 / повышенная 3.8 / малое	32.7 / большая 9.5 / большое	20.0 / большая 8.0 / большое
Длина береговой линии ($l_{\text{о}}$, м) / Изрезанность (развитие) береговой линии ($K = 0.28 * (l_{\text{о}} / \sqrt{A})$)	2377 / 1.9 среднеизрезанное	1328 / 1.04 слабоизрезанное	13100 / 3.1 сильно изрезанное

Примечание:

* По: Петров и Асташин, 2017

** По: Науменко и др., 2014

*** По: Моисеев и др., 2019

Отбор проб фитопланктона озер проводился батометром Рутнера в вегетационный период следующих лет: в оз. Светлояр 2000-2002; 2010-2011; 2020; оз. Ключик 2017, 2020; оз. Святое Дедовское – 2020, 2021. Сетка станций состояла из 3-5 станций в зависимости от лимнологических особенностей озер (Рис. 1). Параллельно со сбором альгологического материала проводились измерения ряда абиотических параметров. Измерение температуры, удельной электропроводности и водородного показателя воды проводили портативным многопараметрическим прибором YSI Pro1030 pH & Conductivity Meter (YSI Incorporated, USA). Измерение прозрачности осуществляли белым диском Секки. Измерение содержания растворенного в воде кислорода проводили прибором ВЗОР Марк-303М (ООО «ВЗОР», Россия). Измерение глубины озера в точках отбора проводили при помощи эхолота Lowrance HOOK2-4x GPS Bullet (Lowrance Electronics, USA). На отдельных станциях также проводился отбор проб воды на гидрохимический анализ. Определение гидрохимических показателей выполнено на базе центра коллективного пользования «Новые материалы и ресурсосберегающие технологии» Научно-исследовательского института химии ННГУ им. Н.И. Лобачевского.

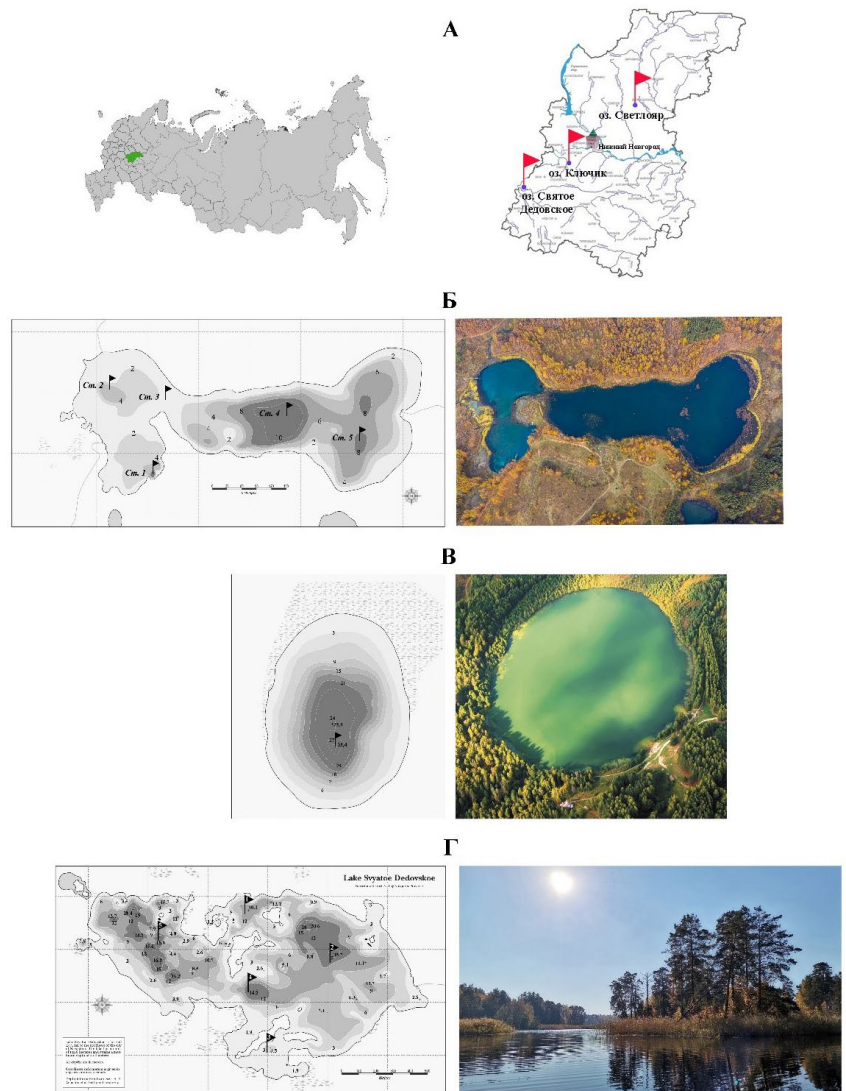


Рис.1. Батиометрические карты исследуемых озер со станциями отбора проб фитопланктона (А – расположение озер на карте Нижегородской области, Б – оз. Ключик (фото Дмитрия Храмовца), В – оз. Светлояр, Г – оз. Святое Дедовское)

Отбирались как интегральные, так и вертикальные пробы (от поверхности до дна через каждый метр). Подробное описание процедуры отбора проб, подготовки их к микроскопированию, подсчета численности и биомассы фитопланктона приведены в наших работах ранее (Okhapkin et al., 2022a; Okhapkin et al., 2022b; Vodeneeva et al., 2020). Идентификацию видовой принадлежности производили при помощи руководств, атласов и определителей, указанных в работе Воденеевой и Кулизина (2019), номенклатура видов проверялась в международной базе данных Algaebase (Guiry and Guiry, 2024). Сведения о географическом распространении большинства видов, их биотопической приуроченности, отношении к солености, рН и органическому загрязнению были взяты из работы Корневой Л.Г. (2015). Принадлежность видов фитопланктона к той или иной функциональной группе оценивалась с использованием классификации Рейнольдса (1984; 2002), с модификациями Падисак (Padisak et al., 2009).

К доминирующим относили виды, вклад которых в общие численность и биомассу составлял не менее 10% (Воденеева, 2006). Для каждого вида-доминанта был произведен учет таких показателей, как частота встречаемости (pF), частота доминирования (DF) и порядок доминирования (Dt) (Горбулин, 2012).

Данные показатели рассчитывались по формулам, приведенным ниже.

При помощи показателя «частоты доминирования» (DF) мы выявили, в скольких пробах от общего количества проб обнаруживалось доминирование конкретных видов:

$$DF = \frac{D}{F} \cdot 100$$

где F — общее число обработанных проб исследуемого водоема, D — число проб, в которых данный вид выступал в качестве доминирующего (биомасса составляла более 10%).

Порядок доминирования (Dt) представлял собой отношение частоты доминирования к частоте встречаемости:

$$Dt = \frac{DF}{pF} \cdot 100$$

где DF — частота доминирования, pF — частота встречаемости, %.

Доминирование видов, имеющих показатели $DF < 10$, $Dt < 10$ и $pF < 20$, носит случайный характер и их рекомендуется исключать из списка доминант (Баженова, 2017).

Сходство состава доминирующих видов исследованных водных объектов было оценено с помощью коэффициента Сёренсена-Чекановского (Шитиков и др., 2003). Для визуализации сходства видового состава доминант исследуемых озер применялся метод непараметрического многофакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA). Статистический анализ производился при использовании свободной программной среды R (R Core team, 2015).

3. Результаты и обсуждение

Основные гидрохимические и гидрофизические параметры озер представлены в Таблице 2. Воды оз. Ключик в период исследований характеризовались относительно высокой минерализацией от 1099 до 1274 мг/л (согласно литературным данным, достигая в отдельные годы 1937 мг/л (Козлов и др., 2017), значения водородного показателя варьировали в пределах 8,2 – 8,4. Воды оз. Ключик – слабосоленоватые сульфатные группы Ca II типа, что полностью соответствует портрету озер-воронок, озер – гидрогеологических окон, у которых нижняя часть озерных котловин развита ниже уровня грунтовых вод, имеющих в основном подземное питание, осуществляющееся через поноры на дне котловины (Okhapkin et al., 2022).

Таблица 2. Основные гидрофизические и гидрохимические параметры вод исследованных озер в летнюю межень

Показатель / типология водоема (по: Китаев, 1984; 2007)	Оз. Ключик 19.08.2020	Оз. Ключик 19.08.2020	Оз. Светлояр 04.08.2020	Оз. Святое Дедовское 31.08.2021
Станция отбора проб	1, пелагиаль, 10 м	5, пелагиаль, 8 м	1, пелагиаль, 15 м	4, пелагиаль, 14 м
Взвешенные вещества, мг/л	< 3	< 3	< 3	10 ± 3
Прозрачность, м ($H_{пр}$)/ класс прозрачности*	6.5 высокий	4.3 высокий	4.2 высокий	2.4 средний
Цветность по Pt-Co*	40.0 мезогумозные	80.0 мезогумозные	10.0 олигогумозные	6.7 ультраолигогумозные
рН	8.2 олиго-щелочные	8.4 олиго-щелочные	6.9 ацидно-нейтральные	6.4 ацидно-нейтральные
Минерализация, мг/л	1274.0 слабо-солончатые	1099.0 слабо-солончатые	127.0 средне-пресные	32.0 очень пресные (олигогалинные)
Ионный состав	сульфатные группы Ca II типа	сульфатные группы Ca II типа	гидрокарбонатные группы Ca(Na), I типа	гидрокарбонатные группы Ca, I типа

Примечание: *Данные: Баянов, 2019; 2011 г.; Козлов и др., 2019; отчет ГосНИОРХ за 2011г.

Воды озера Светлояр относятся к гидрокарбонатному классу группы Са (летом) или Mg (зимой) с незначительной минерализацией и низкой цветностью. Содержание гидрокарбонатов воде в период исследования было незначительным и не превышало 75 мг/л. В озере отмечалось высокое содержание нитритных форм азота, вероятно, связанное с высокой рекреационной нагрузкой на водоем в летние месяцы (Okhar'kin et al., 2022).

Озеро Святое Дедовское – светловодное, имеет очень низкую минерализацию воды, т.к. его питание осуществляется за счёт талых и дождевых вод. По ионному составу вода озера относится к гидрокарбонатному классу, группе Са, 1 типа. Минерализация в течение периода исследований не превышала 37,7 мг/л, а pH изменялся от 6,0 до 7,0, что характеризовало оз. Святое Дедовское как ацидонейтральный водоем. Очевидно, причиной низкой активной реакции среды является заболоченность водосбора озера. Отмечается небольшое количество биогенов в озере.

Озера Светлояр и Святое Дедовское являются типичными водоемами умеренной зоны с димиктическим типом перемешивания вод. В Светлояре летняя температурная стратификация устанавливалась в начале мая и продолжалась до конца сентября. Металимниальный слой здесь начинался летом от глубины 2,0-4,0 м, в начале осени перемещаясь на глубину 6,0 м, позже - на глубине 9,0 м. В озере Святое Дедовское период весеннего перемешивания вод оказался более длительным, устойчивая температурная стратификация здесь наблюдалась с конца июня. В начале лета слой температурного скачка находился на глубине 1-2 м, в июле-августе – смещался на глубину 4-6 м. В отличие от других водоемов озера Ключик имеет своеобразные черты термического режима – в западной достаточно глубокой котловине озера тип циркуляции вод следует считать холодным полимиктическим. Там отсутствует летняя температурная стратификация, что объясняется сильным постоянным притоком холодных вод подземной реки Сурин (Петров и Асташин, 2017). Сглаженная температурная кривая в летние месяцы в восточной части водоема и раннее наступление осенней гомотермии возможно объяснить существованием подводных течений, несущих сюда холодные воды через узкий перешеек из его западной части.

В восточной части оз. Ключик содержание кислорода в поверхностном горизонте колебалось от 9,1 до 13,7 мг O_2 /л, в переходной зоне – 9,8-14,6 мг O_2 /л. Западная часть озера характеризовалась наличием сероводорода и низким содержанием кислорода (3,7 до 12,5 мг O_2 /л, насыщение 30-57%), что, вероятно, обусловлено влиянием подземного потока из вклины. В оз. Светлояр во все годы исследования, весной и в первой половине лета наблюдалось высокое содержание кислорода в столбе воды (от 1,0 до 5,0 м). В летний период в поверхностном горизонте насыщение кислородом варьировало от 108 до 127% (Aberg and Rodhe, 1942). В металимнионе часто наблюдался дефицит кислорода (до 40% насыщения). В начале осеннего

перемешивания в эпилимнионе этот показатель оставался высоким – от 83,0 до 109,0% при смещении эпилимниона до глубины 7-8 м. В озере Святое Дедовское в период гидрологического лета вертикальное распределение кислорода было практически равномерным на всех горизонтах водной толщи и находилось в пределах 6,36-8,3 мг O_2 /л (40-50% насыщения) с максимальными значениями в эпилимнионе до глубины 4 м. В гипolimнионе начиная с глубины 5 м содержание кислорода не менялось и составляло 2,6-3,0 мг O_2 /л. С наступлением осенней гомотермии распределение кислорода по вертикали выравнивалось (8,0-9,3 мг O_2 /л), а насыщение кислородом слоев воды достигало 66,0-82,0%.

В составе фитопланктона исследованных озер выявлено 347 видов (432 видовых и внутривидовых таксонов), принадлежащих к 168 родам, 42 порядкам, 17 классам и 8 отделам (озеро Святое Дедовское – 212 таксонов, Светлояр – 225; Ключик – 275). Сравнительный анализ флористической структуры фитопланктона исследованных озер показал, что во всех водоемах таксономически значимыми являлись отделы Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta, и Euglenophyta которые в совокупности составляли более 70% общего видового богатства. Присутствие данных групп в ядре альгофлоры отмечалось и в ряде других карстовых озер (Udovič et al., 2022; Kasperovičienė, 2001) в виду широкого географического распространения их представителей. Однако пропорциональное соотношение этих групп в составе фитопланктона озер оказалось разным. В альгофлоре гидрокарбонатных слабоминерализованных озер (оз. Светлояр и Святое Дедовское) первое место занимали зеленые водоросли, а в сульфатном оз. Ключик – диатомеи. Отмечалась закономерное возрастание числа видов диатомей с 18,6% до 40% (оз. Ключик), при снижении видового богатства зеленых (с 33,5% до 24,0%) и эвгленовых (с 9,6% до 3,6%) водорослей соответственно. Для оз. Святое Дедовское заметнее других выражено участие харовых водорослей (до 13,2% состава) в сложении таксономического разнообразия.

Как показали исследования некоторых водных экосистем Нижегородской области – рек и озер Керженского заповедника (Воденеева, 2006), водоемов территории г. Нижнего Новгорода (Охалкин и Старцева, 2003), доминирующие виды в фитопланктоне этих водных экосистем могут составлять от 20 до 30% общего перечня. В исследуемых озерах состав доминирующих видов насчитывал 114 видовых и внутривидовых таксонов, или 26,38% от общего состава водорослей. Однако в отдельных озерах их вклад мог быть меньше, составляя от 13 до 20%, что может быть связано с отсутствием более длительных рядов наблюдений.

В озере Святое Дедовское соотношение доминирующих групп в целом совпадало с таковым в общем списке: преобладали зеленые и диатомовые водоросли, в совокупности определяя более 50% общего состав доминант, доля охрофитовых (золотистые) составляла 14%, представители остальных отделов в доминант представлены менее 10%.

В остальных озерных системах соотношение доминирующих таксонов имело свои особенности. Так, фитопланктон озера Ключик существенно отличался как по видовому составу, так и по составу доминантов не только в группе изученных озер, но также и в сравнении с другими карстовыми водоемами лесной и лесостепной ландшафтно-географических зон Европейской России (Гусев, 2011; Палагушкина, 2004). Фитопланктон этого водоема имел выраженный диатомовый характер (Рис. 2) и полное отсутствие в группе доминант по биомассе цианобактерий. Вклад зеленых, охрофитовых, криптофитовых и динофлагеллят составлял 7-10%, эвгленовых и харовых – 2-4%. Диатомовый характер фитопланктона, видимо, являются типичным для гипсовых озер, и также отмечался на примере озера Голубое (Самарская обл.) (Тарасова, 2010).

В оз. Светлояр среди доминант по видовому богатству преобладали эвглениды (за счет разнообразия рода *Trachelomonas*), формируя до 25% общего списка. В более ранний период исследования (начало 2000х) их вклад составлял порядка 20%. Таким образом, в современный период роль данной группы в фитопланктоне озера заметно возросла как в таксономическом, так и ценотическом плане, что может свидетельствовать об усилении процессов эвтрофирования этого водоема на фоне усиления рекреационной нагрузки (Okhar'kin et al., 2022b). На втором месте в группе доминант были представители диатомовых, зеленых и золотистых (*Ochrophyta*) (по 15-17%), цианобактерии и криптонады – на третьем (8-10%).

По биотопической приуроченности среди доминирующих видов альгоценозов в озерах Светлояр и Святое Дедовское преобладали истинно планктонные формы (58-70% общего списка) (Рис. 3). Среди доминант в озере Ключик доля планктонных видов была в 2-2,3 раза ниже, здесь возросла доля бентосных форм (до 20%), что может свидетельствовать о процессах бентификации в этом водоеме. Во всех изученных озерах следует отметить высокую долю видов, способных заселять разные биотопы. Их доля могла составлять от 25 до 50% общего списка доминант.

По географическому распространению основная часть перечня доминирующих видов водорослей была представлена космополитными формами (95-97%), представители бореальных (*Xanthidium antilopaenum* Kützing, *Spondylosium planum* (Wolle) West & G.S.West из десмидиевых) и северо-альпийских (*Pinnularia episcopalis* Cleve из диатомовых) ареалов встречались единично.

По отношению к содержанию ионов натрия и хлора лидировали виды-индифференты (76-95%), доля олигогалобов варьировала от 5% (оз. Святое Дедовское) до 16% (озеро Светлояр). Галофилы, способные обитать в пресноводных или слегка солоновато водных местообитаниях, а также галофобы, не выдерживающие повышенного содержания NaCl в воде были отмечены только в озерах Ключик и Светлояр, составляя 4-5% состава индикаторов галобности. Более половины состава доминант

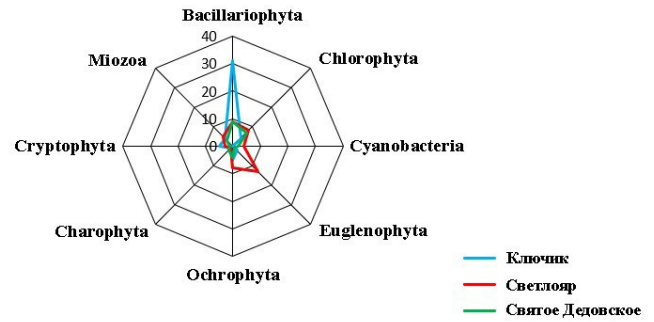


Рис.2. Таксономическое разнообразие доминирующих по биомассе групп фитопланктона карстовых озер

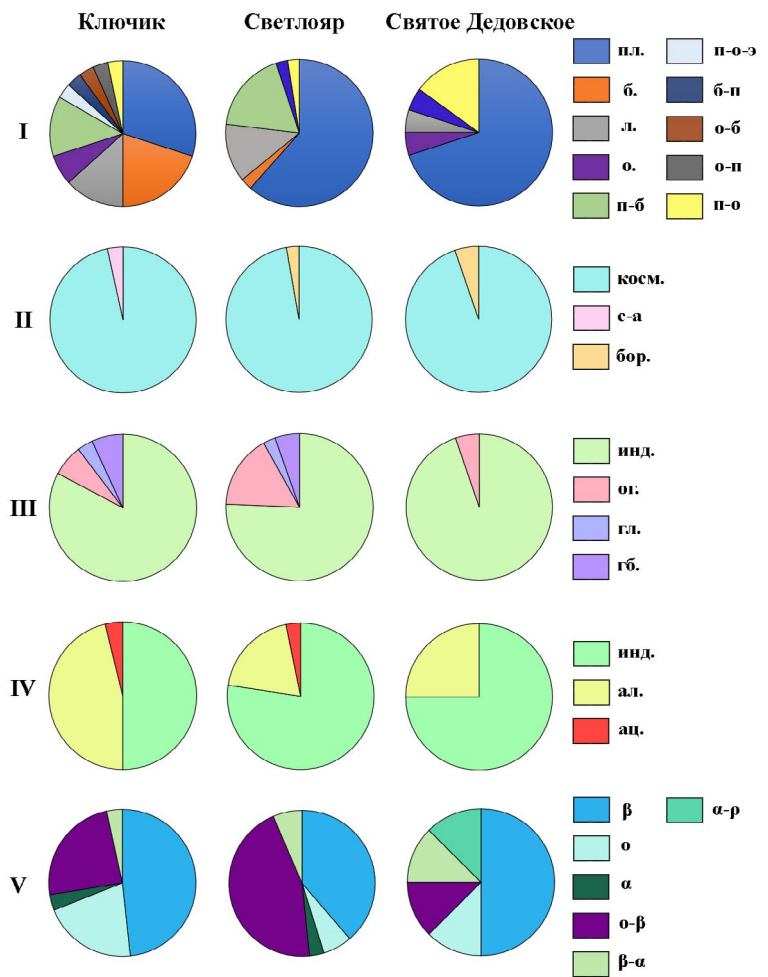


Рис.3. Эколого-географическая характеристика доминирующих видов исследуемых озер (I – местообитание, II – географический элемент флоры, III – галобность, IV – pH среды, V – сапробность).

Примечания:

I – пл. – планктонные, б. – бентосные, л. – литоральные, о. – обростатели, э. – эпibiонты, через дефис – гетеротопные виды;

II – косм. – космополиты, с-а – северо-альпийские, бор. – бореальные;

III – инд. – индифференты, ол. – олигогалобы, гл. – галофилы, гб. – галофобы;

IV – инд. – индифференты, ал. – алкалифилы, ац. – ацидофилы;

V – индикаторы сапробности)

характеризовались индифферентным отношением к рН воды. Виды, предпочитающие щелочные условия в оз. Ключик составили чуть менее половины состава, в оз. Светлояр – 19%, в оз. Святое Дедовское – 25%. Индикаторы кислых вод (*Vacuolaria virescens* Cienkowski, *Aulacoseira distans* (Ehrenberg) Simonsen) были отмечены только в озерах Ключик и Светлояр.

Среди показателей органического загрязнения в оз. Ключик и оз. Святое Дедовское отмечено преобладание индикаторов β - мезосапробного загрязнения. В озере Светлояр наряду с высокой долей β -мезосапробов, заметный вклад отмечен для представителей α - β -мезосапробной зоны. По результатам многолетних исследований для этого водоема показана тенденция к возрастанию представленности в общем видовом составе индикаторов более загрязненных вод β - α , α - β мезосапробных, α -мезосапробных и α -мезо-полисапробных вод (с 9 до 13%,) что может свидетельствовать о возрастании эвтрофирования водоема (Okharkin et al., 2022b).

Для всех доминирующих видов были рассчитаны индексы встречаемости (pF), частоты доминирования (DF) и порядка доминирования (Dt). Из 114 выявленных в составе доминант таксонов, лишь 13 имели высокие показатели $DF > 10$, $Dt > 10$ и $pF > 20$ (Таблица 3). Отмеченные виды принадлежали к 5 группам водорослей – криптофитовые, эвгленовые, харовые, диатомовые и динофитовые, из них лишь среди динофлагеллят были выявлены общие доминирующие таксоны во всех исследованных озерах.

Пресноводные динофлагелляты являются важным компонентом озерного фитопланктона (Трифенова, 1990). Для экологии динофитовых водорослей характерно широкое распространение в водоемах различного трофического статуса, толерантность к низкой освещенности, а также способность к миграциям и миксотрофному типу питания, что позволяет им конкурировать в экстремальных условиях: при дефиците биогенов, закислении, повышенной минерализации воды (Regel et al., 2004). В исследованных озерах максимальный вклад динофитовых в общую биомассы, как правило, отмечался в период летней стратификации и мог составлять до 68-93% суммарных значений (озера Святое Дедовское и Светлояр соответственно). В озере Ключик, имеющему разные по термическому режиму акватории, доминирование динофитовых было заметным лишь в прогреваемой части водоема, возрастая здесь до 50-70% суммарных показателей. Среди представителей этой группы высоким порядком доминирования характеризовались крупноклеточные панцирные перидинии из функциональной группы L_0 – *Ceratium hirundinella* (O.F.Müller) Dujardin ($Dt = 64,5-76,2$) и *Peridinium cinctum* (O.F.Müller) Ehrenberg ($Dt = 77,5-92,74$), из них последний в качестве доминанта отмечался во всех трех озерах. Известно, что *C. hirundinella* – частый доминант летнего планктона большинства озер умеренных широт (Трифенова, 1990; Darki and Krakhmalnyi, 2019), один из наиболее теплолюбивых видов динофлагеллят. Показано, что его вегетация обусловлена усло-

Таблица 3. Доминирующие виды и функциональные группы (ФГ) фитопланктона исследуемых водоемов

Водоем	Таксон	ФГ* (кодон)	D	pF	DF	Dt
Ключик	Bacillariophyta					
	<i>Cyclotella distinguenda</i>	B	59	75.4	53.6	71.1
	<i>Cyclotella</i> sp.	A	15	39.1	13.6	34.8
	Cryptophyta					
	<i>Cryptomonas</i> sp.	Y	17	42.7	15.4	36.1
	Dinophyta					
	<i>Ceratium hirundinella</i>	Lo	19	22.7	17.3	76.2
<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	31	36.4	28.2	77.5	
Светлояр	Bacillariophyta					
	<i>Lindavia comta</i>	B	11	50	14.5	29
	<i>Asterionella formosa</i>	C	11	50	14.5	29
	Dinophyta					
	<i>Ceratium hirundinella</i>	Lo	20	40.8	26.3	64.5
	<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	26	43.4	34.2	78.8
	Eugelenophyta					
	<i>Trachelomonas rugulosa</i>	W2	10	21.0	13.1	62.4
	<i>Trachelomonas volvocina</i>	W2	19	67.1	25	37.2
<i>Trachelomonas volvocina</i> var. <i>subglobosa</i>	W2	12	22.4	15.8	70.5	
Святое Дедовское	Bacillariophyta					
	<i>Cyclotella</i> sp.	A	4	45.2	12.9	28.5
	<i>Tabellaria fenestrata</i>	N	6	45.2	19.3	42.7
	Cryptophyta					
	<i>Komma caudata</i>	X2	6	61.3	19.3	31.5
	Dinophyta					
	<i>Peridinium cinctum</i>	Lo	13	45.2	41.9	92.7
	Charophyta					
<i>Staurodesmus incus</i> var. <i>ralfsii</i>	N	15	61.3	48.4	78.9	

Примечание: * - Наименование кодонов дано согласно функциональной классификации фитопланктона по: Padišak et al., 2009

виями стратификации (Miracle et al., 1992; Darki and Krakhmalnyi, 2019), хотя данный вид может встречаться и в периоды перемешивания (MacDonagh et al., 2005). Максимальные концентрации клеток *C. hirundinella*, как правило, происходят в зоне термоклина (Hedger et al., 2004). Представители вида *P. cinctum* также, как и *C. hirundinella*, имеют широкое распространение в пресноводных местообитаниях как умеренного, так и тропического поясов (часто развиваются в комплексе), способны практически без ограничений приспосабливаться к

окружающим условиям (Gürkan et al., 2004). Было установлено (Regel et al., 2004), что для лучшего фотосинтеза вид должен мигрировать на оптимальную глубину (30% поверхностной освещенности). В вертикальном распределении динофлагеллят в озере Светлояр, в условиях выраженной летней стратификации, концентрирование популяций этих видов отмечалось на нижней границе металимниона, где эти представители благодаря способности к вертикальной миграции приобретали преимущества при дефиците биогенов в эпилимнионе (Darki and Krakhamalnyi, 2019); в период осенней гомотермии – в поверхностном слое. Максимальные подъемы биомассы у *C. hirundinella* летом составляли до 2-3 г/м³, у *P. cinctum* – около 1 г/м³. В озере Ключик, в условиях сглаженной стратификации (восточная часть водоема) приуроченность динофитовых водорослей к определенным горизонтам отметить не удалось.

Вклад диатомовых водорослей в показатели развития фитопланктона исследованных озер оказался максимальным для гипсового озера Ключик, здесь отмечалось их полное господство (более 90% общей численности и 50-100% биомассы) в холодной части водоема и его переходной зоне. В этой части озера разгружаются воды подземной реки, создавая благоприятные условия для чувствительных к стратификации диатомей, часто они развивались у дна. В условиях высокой прозрачности (до 8,5 м) и отсутствия ограничения света фотосинтез был возможен во всей толще воды, в том числе и в придонной зоне (Okharkin et al., 2022a).

Среди слабоминерализованных водоемов в озере Святое Дедовское наиболее заметной доля диатомей (40-60% общих показателей биомассы) оказалась во время весеннего и осеннего перемешивания вод. В озере Светлояр сроки перемешивания скоротечны (примерно две недели), в результате чего в водоеме не формировалось протяженных для достижения заметных численности и биомассы Bacillariophyta периодов пониженной температуры (5–15°C) и турбулентии вод (Okharkin et al., 2022b). Незначительная доминирующая роль диатомей (их доля в средневегетационной биомассе была 4.64–30.42%) в этом водоеме, по всей видимости, также связана с четким разделением водной толщи на кислородную и аноксигенную составляющие, выносом кремния, находящегося в составе панцирей Bacillariophyta, из трофогенного слоя на дно и слабым поступлением его с водосбора. Сведения о незначительной ценозообразующей роли диатомей планктоне приводились и для некоторых светловодных озер умеренной зоны России (Гусев, 2007; Корнева, 2015).

Среди центральных диатомей высокие значения частоты (DF) и порядка (Dt) доминирования отмечались для представителей родов *Cyclotella*, *Lindavia*, принадлежавших к функциональной группе В, обитателей мезотрофных озер, чувствительных к стратификации вод (Padisák et al., 2009).

Преобладание видов *Cyclotella* является характерным для озер карстового типа, как в умеренной

зоне, так и в теплом поясе, особенно во время весеннего и осеннего перемешивания (Danielidis et al., 1996; Petar et al., 2014; Udovič et al., 2017). Среди представителей этого рода максимальные параметры доминирования отмечались для *Cyclotella distinguenda* Hustedt (DF = 53,6, Dt = 71,1, pF = 75,4), которая доминировала только в планктоне гипсового озера Ключик, формируя здесь монодоминантные альгоценозы и достигая уникально высоких значений биомассы (более 100 г/м³). Данный вид рассматривается как редкий для альгофлоры бассейна Волги (Genkal et al., 2019; Vodeneeva et al., 2020; Okharkin et al., 2022a), а также для рек Венгрии (Kiss et al., 2012). Высокие значения развития этого вида в исследуемом водоеме свидетельствуют об оптимальных условиях и, по-видимому, полном отсутствии конкуренции с другими представителями фитопланктона в данном сочетании и динамике экологических факторов (высокая минерализация, благоприятная световой режим, низкий температурный фон и отсутствие термической стратификации).

В слабоминерализованном озере Святое Дедовское среди видов рода *Cyclotella* отмечались в основном мелкоклеточные формы, а их максимальное развитие приходилось на последнюю фазу весеннего перемешивания. Доля этих видов чаще соответствовало 15-20% суммарных значений биомассы. В летний сезон они уступали динофлагеллятам, в период осенней гомотермии – пеннатым видам диатомей или харовым водорослям. В озере Светлояр среди центральных диатомовых выделялась *Lindavia comta* (Kützing) T.Nakov & al. (DF = 14,5, Dt = 29, pF = 50). Этот вид – космополитный и эвритермный, в олиготрофных озерах является доминантом летнего планктона, в мезотрофных – выступает в роли субдоминанта весной (Трифоновна, 1990). В озере Светлояр *L. comta* отмечалась как сопутствующий компонент (10-15% суммарных показателей, биомасса менее 1 г/м³) основным ценотическим комплексам фитопланктона, что может свидетельствовать о переходном олиготрофно-мезотрофном статусе этого водоема.

Значимые показатели доминирования среди пеннатых диатомей отмечались для *Asterionella formosa* Hassal (Dt = 29, pF = 50) (озеро Светлояр) и *Tabellaria fenestrata* (Lyngbye) Kützing (Dt = 42.7, pF = 45.2) (озеро Святое Дедовское).

Известно, что виды рода *Tabellaria*, включенные в кодон N, являются ацидобионтами, развиваясь в закисленных водоемах (Battarbee et al., 1985; Сиренко и Паршикова, 1993; Воденева, 2006), в момент исследований значения слабодиссоциированной реакции среды зафиксированы и в оз. Святое Дедовское. Их присутствие в качестве ценозообразующих видов отмечалось в растительном планктоне кислых водоемов Финляндии (Lepistö and Rosenström, 1998), Южной Карелии (Никулина, 1997), Швеции (Wahlstrom and Danilov, 2003), в лесных озерах и водотоках Нижегородского Южного Заволжья (Воденева, 2006) и др. Среди видов этого рода, *Tabellaria fenestrata*, относится к характерным

доминантам больших олиготрофных озер (Петрова, 1990). Постоянное присутствие этого таксона в альгоценозах озера Святое Дедовское (доля в общей биомассе 15-60%) подтверждает олиготрофный статус этого водоема, его заметные морфометрические характеристики, а также условия заболоченности водосбора.

Другой представитель пеннатных диатомей, отмеченный в качестве постоянно компонента фитопланктона озера Светлояр, *A. formosa*, также рассматривается типичным летним доминантом альгоценозов разнотипных водоемов (Трифенова, 1990; Петрова, 1990), часто встречающегося в водных экосистемах Волжского бассейна (Okharkin et al., 2022b). Массовое развитие этого вида может свидетельствовать об усилении процессов эвтрофирования. В экосистеме Светлояра популяции этого вида встречались в весенний и летний сезон, однако их развитие степени «цветения» не достигало. Данный вид вегетировал по всему столбцу воды (биомасса *A. formosa* варьировала от 0,15 (на глубине 7 м) до 0,48 г/м³ (на поверхности)).

В высокоминерализованном озере Ключик пеннатные диатомовые, в основном бентосные виды родов *Pinnularia*, *Navicula*, входили в перечень доминирующих таксонов, но значимых величин частоты и порядка доминирования не имели.

В озере Святое Дедовское в перечне массовых видов, имеющих высокие показатели доминирования, отмечены представители эвгленовых водорослей – *Trachelomonas rugulosa* F.Stein, *Trachelomonas volvocina* (Ehrenberg) Ehrenberg и *Trachelomonas volvocina* var. *subglobosa* Lemmermann (кодон W2), предпочитающие придонные слои водной толщи. Последний представитель выделялся по показателям порядка доминирования в данном озере (DF=15,8, Dt=70,5, pF=22,4). Развитие трахеломонад происходило в течение всего вегетационного сезона (их доля варьировала от 10-15%), а также в подледный период, где их вклад мог быть более 90%. В современный период отмечается тенденция к постепенному возрастанию роли эвгленовых водорослей в альгоценозах в летний сезон, что может свидетельствовать о возрастании концентрации органических веществ в воде и усилении процессов эвтрофирования.

В озерах Ключик и Святое Дедовское среди значимых структурообразующих фитопланктона также отмечены представители криптофитовых водорослей (*Cryptomonas* spp. – DF=15,4, Dt=36,1,

pF=42,5; *Komma caudata* (L.Geitler) D.R.A.Hill – DF=19,3, Dt=31,5, pF=61,3). Эти виды, имея схожую с динофитовыми и эвгленовыми водорослями способность к миксотрофии и миграциям, способны конкурировать с другими представителями фитопланктона за ресурсы. В планктоне исследуемых озер криптомонады чаще выполняли сопутствующие роли, а их доля в показателях развития варьировала от 7 до 15%.

В озере Святое Дедовское среди других групп фитопланктона значимые показатели доминирования также отмечались для представителей десмидиевых водорослей (отдел Charophyta) – *Staurodesmus incus* var. *ralfsii* (West) Teiling (кодон N, постоянно или временно перемешиваемые слои в 2-3 м толщиной или мелководные озера, где средняя глубина этого же порядка или больше, а также эпилимнион стратифицированных озер) – DF=48,4, Dt=78,9, pF=61,3, что отражает заболоченный характер водосбора.

Синезеленые водоросли как доминанты и субдоминанты по биомассе не были характерны для фитопланктона исследуемых водных экосистем. Однако развитие мелкоячеистых колониальных цианобактерий (роды *Aphanocapsa*, *Aphanothece*), как доминантов численности фитопланктона, также как мелкоячеистых коккоидных форм из зеленых водорослей (роды *Dactylosphaerium*, *Dictyosphaerium*), было отмечено для всех из изученных озер. В аномально жаркие годы (2010 г.) с антициклональным типом погоды в оз. Светлояр отмечались вспышки цветения diaзотрофных цианобактерий из кодона H1 (виды, чувствительные к перемешиванию воды) – представители рода *Dolichospermum*, которые могли формировать на пике развития до 32.9 г/м³ (Okharkin et al., 2022). Однако в последующие годы эти виды выпадали из альгоценозов озера.

Метод многофакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) состава доминирующих видов фитопланктона, участвующих в сложении численности и биомассы исследованных озер (по коэффициенту Сёрнсена-Чекановского), показал статистически значимую низкую степень их сходства (Таблица 4), что может свидетельствовать о своеобразии ценогенеза водорослей в каждом из изученных озер, обусловленном влиянием определенной комбинации факторов. При визуализации полученных данных продемонстрировано четкое разделение исследованных озер по составу альгоценозов (Рис. 4).

Таблица 4. Статистические параметры (F – критерий Фишера, P – уровень значимости) при оценке сходства состава доминирующих видов по численности и биомассе исследованных озер.

	Permanova			
	Доминанты (по численности)		Доминанты (по биомассе)	
	F-критерий	P (>F)	F-критерий	P (>F)
Озеро	13.49	0,001***	11.91	0,001***
Ключик_vs_Светлояр	8.66	0,001***	9.44	0,001***
Ключик_vs_Святое Дедовское	17.20	0,001***	13.69	0,001***
Светлояр_vs_Святое Дедовское	15.47	0,001***	12.71	0,001***

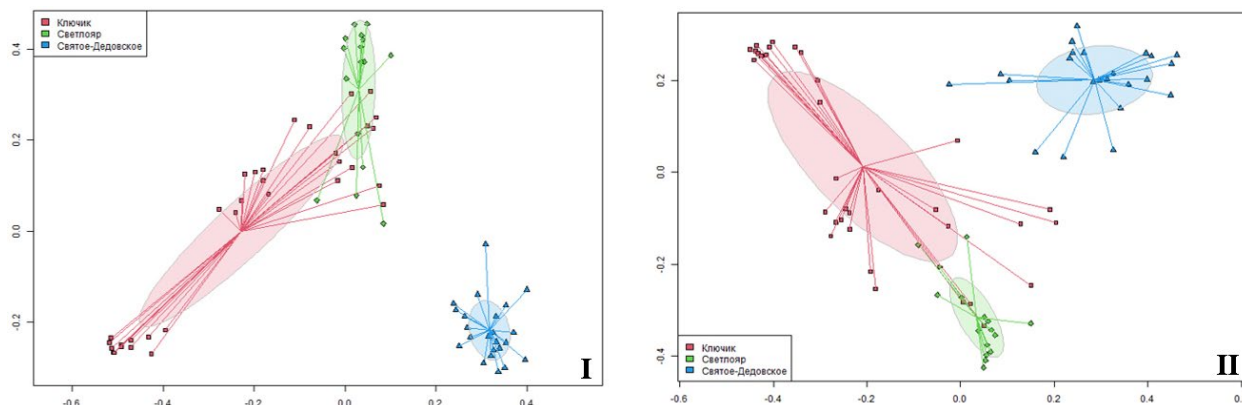


Рис.4. Различия доминирующих комплексов по численности (I) и биомассе (II) фитопланктона исследуемых озер (визуализация по данным многофакторного дисперсионного анализа (Permanova)).

При сравнении состава функциональных групп фитопланктона исследованных озер по биомассе также продемонстрировал статистически значимую низкую степень их сходства (Таблица 5, Рис. 5, II), однако различие состава функциональных групп по численности для озер Светлояр и Святое Дедовское был выражено слабее (Таблица 5, Рис. 5, I). Вероятно, это некоторое сходство определялось условиями формирования фитопланктона данных озер, а именно высокими значениями глубины и прозрачности вод.

4. Заключение

В составе фитопланктона озер Ключик, Светлояр и Святое Дедовское выявлено 432 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, принадлежащих 8 отделам. Анализ альгофлоры исследованных озер показал таксономическую значимость отделов Cyanobacteria, Chlorophyta, Bacillariophyta, Ochrophyta и Euglenophyta, составляющих более 70% от общего видового богатства. Состав доминирующих видов насчитывал 114 видов водорослей (26,38% от общего состава): в озере Святое Дедовское преобладали зеленые и диатомовые (50%) водоросли, в озере Светлояр – эвглениды (25%), в озере Ключик – диатомеи (более 40%).

Основу флористического списка среди доминирующих видов альгоценозов в озерах Светлояр и Святое Дедовское составляли планктонные формы (58-70% общего списка). В озере Ключик доля план-

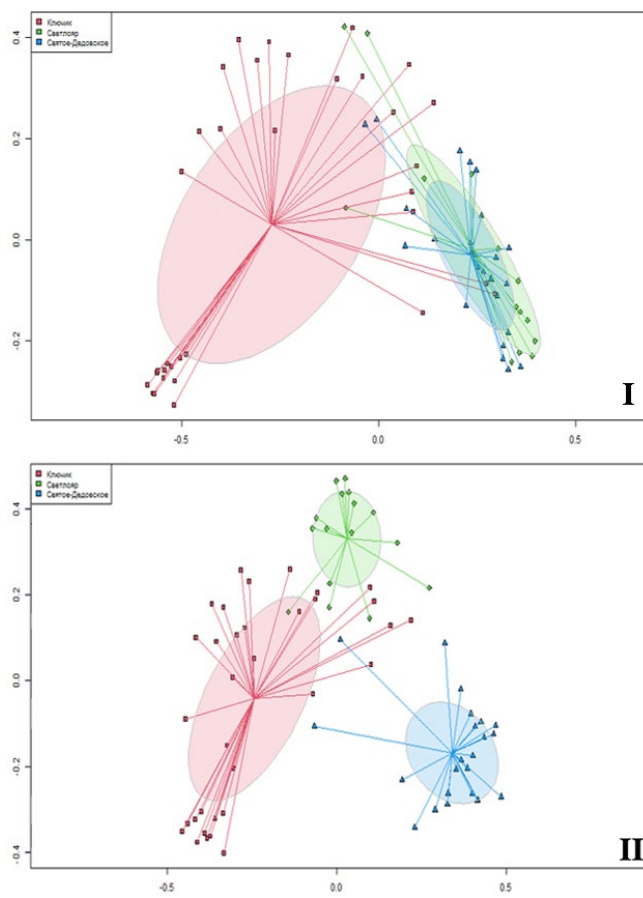


Рис.5. Различия функциональных комплексов по численности (I) и по биомассе (II) фитопланктона исследуемых озер (визуализация по данным многофакторного дисперсионного анализа (Permanova))

Таблица 5. Статистические параметры (F – критерий Фишера, P – уровень значимости) при оценке сходства состава доминирующих и функциональных комплексов исследованных озер.

	Permanova			
	FG (по численности)		FG (по биомассе)	
		P (>F)	F value	P (>F)
Озеро	16.43	0,001***	19.88	0,001***
Ключик_vs_Светлояр	15.53	0,001***	16.83	0,001***
Ключик_vs_Святое Дедовское	21.71	0,001***	22.93	0,001***
Светлояр_vs_Святое Дедовское	7.75	0,001***	19.34	0,001***

ктонных видов была в 2-2,3 раза ниже, здесь возрастала доля бентосных форм (до 20%). Для большинства выявленных видов характерно космополитное распространение, представители бореальных и северо-альпийских ареалов встречались единично.

Среди 13 доминантов (из 5 отделов), имеющих высокие показатели $DF > 10$, $Dt > 10$ и $pF > 20$, во всех озерах отмечены динофлагелляты *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum* (функциональная группа L_0), с максимальным развитием в период летней стратификации. В группе диатомовых везде преобладали виды центральных диатомей из рода *Cyclotella* (кодон В), достигая максимальных показателей развития в условиях перемешивания вод. Состав остальных доминирующих групп в каждом водоеме определялся его лимнологическими особенностями.

С использованием метода многофакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) показана статистически значимая ($P (> F) = 0,001$) низкая степень сходства доминирующих и функциональных комплексов фитопланктона, что может свидетельствовать о своеобразии ценогенеза водорослей в каждом из изученных озер, обусловленном влиянием определенной комбинации факторов, в частности температуры, прозрачности, водородного показателя и содержания кислорода.

Полученные данные по частоте встречаемости и показателям доминирования выявленных массовых видов отражают их экологические особенности, а также потенциальные возможности максимального развития при определенных сочетаниях факторов, что может быть использовано в системе экологического мониторинга водных экосистем.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Алимов А.Ф., Мингазова Н.М. 2001. Уникальные экосистемы солонатоводных карстовых озер Среднего Поволжья. Казань: КГТУ.
- Баженова О.П. 2017. Фитопланктон и экологическое состояние озер лесной зоны Омского Прииртышья. Сибирский экологический журнал 24(3): 276-286. DOI: [10.15372/SEJ20170305](https://doi.org/10.15372/SEJ20170305)
- Баканина Ф.М., Воротников В.П., Лукина Е.В. и др. 2001. Озера Нижегородской области. Н. Новгород: Издание ВООП.
- Баканина Ф.М., Пожаров А.В., Юртаев А.А. 2003. Ландшафтное районирование Нижегородской области как основа рационального природопользования. В: Международный научно-промышленный форум «Великие реки – 2003». Н. Новгород, ННГАСУ, С. 288 – 290.
- Бакка С.В., Киселева Н.Ю. 2009. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Н. Новгород: Минприроды Нижегородской области.
- Бахирева М.В., Асташин А.Е. 2015. Озёра Павловского района Нижегородской области как индикатор геолого-геоморфологической обстановки. Географическая наука сквозь призму современности. В: Вознесенской А.Г. (ред.), Материалы VIII Межвузовской научно-практической конференции студентов и Всероссийской Межвузовской научно-практической студенческой конференции по этногеографии и этнографии. Н. Новгород, С. 28–30.
- Баянов Н.Г., Кривдина Т.В. 2011. Типология и свойства озер Нижегородского Заволжья. Известия РАН. Серия географическая 5:85-96.
- Баянов Н.Г. 2019. Озеро Ключик - уникальный природный объект Нижегородского Поволжья. Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский», Н. Новгород 9: 65-72.
- Воденеева Е.Л. 2006. Динамика биомассы и доминирующие виды фитопланктона в водных объектах заповедника «Керженский». Труды государственного природного биосферного заказника «Керженский», Н. Новгород 3: 46-57.
- Воденеева Е.Л., Кулицин П.В. 2019. Водоросли Мордовского заповедника (Аннотированный список видов). Флора и фауна заповедников. Вып. 134. Москва: Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника имени П.Г. Смидовича и национального парка «Смольный».
- Горбулин О.С. 2012. Комплексы доминантных форм фитопланктона разнотипных водоемов. Альгология 22(2): 303-315.
- Гусев Е.С. 2007. Особенности структуры и функционирования фитопланктона стратифицированных озер карстового происхождения Центральной России (Владимирская область). Дис. канд. биол. наук, РАН, Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, Борок, Россия.
- Гусев Е.С. 2011. Вертикальное распределение фитопланктона в небольших карстовых озерах центральной России. В: Первая международная конференция «Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге», С. 160.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН.
- Китаев С.П. 1984. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. Москва: Наука.
- Корнева Л.Г. 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом.
- Козлов А.В., Тарасов И.А., Дедык В.Е. 2017. Эколого-гидрохимическая характеристика акватории озера «Ключик» Павловского района Нижегородской области. Современные проблемы науки и образования 1: 126.
- Козлов А.В., Маркова Д.С., Соколюк С.А. и др. 2019. Экспертиза эколого-гидрохимического состояния памятника природы – озера Светлояр Нижегородской области. Успехи соврем. естествознания 6:74–81.
- Максимович Г.А. 1963. Основы карстоведения. Том 1. Пермь: Пермское книжное издательство.
- Моисеев А.В., Логинов В.В., Морева О.А. и др. 2019. Современное состояние и эколого-рыбохозяйственная характеристика озера Большое Святое (Святое Дедовское). Труды Государственного природного биосферного заповедника «Керженский» 9: 122-131.
- Науменко М.А., Гузиватый В.В., Сапелко Т.В. 2014. Цифровые морфометрические модели малых озер. Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета 34: 26.
- Никулина В.Н. 1997. Особенности фитопланктонных сообществ светлородно-ацидных и гумифицированных озер Южной Карелии. Реакция озерных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. Труды ЗИН РАН 272: 29-47.

- Охалкин А.Г., Старцева Н.А. 2003. Состав и экология массовых видов фитопланктона малых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли). *Ботанический журнал* 88(9): 84.
- Палагушкина О.В. 2004. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья. Дис. канд. биол. наук, Казанский государственный университет, Казань, Россия.
- Петров М.С., Асташин А.Е. 2017. Динамика расхода воды крупнейшего в Нижегородской области родника Суринь. В: Винокурова Н.Ф. (ред.), Орфановские чтения – 2017, Н. Новгород, С. 29-32.
- Петрова Н.А. 1990. Сукцессия фитопланктона при антропогенном эвтрофировании больших озер. Ленинград: Наука Ленинградское отделение.
- Прошкина-Лавренко А.И. 1953. Диатомовые водоросли – показатели солёности воды. Диатомовый сборник. Л.: Наука 1: 187-205.
- Рянжин С.В. 2002. Распределение озер и рек мира по размерам рассчитанным из базы данных WORLDLAKE. Охрана и рациональное использование водных ресурсов Ладожского озера и других больших озер. В: Труды IV Международного симпозиума по Ладожскому озеру, Санкт-Петербург, С. 435-441.
- Сиренко Л.А., Паршикова Т.В. 1993. Влияние ацидификации среды на жизнедеятельность водорослей. *Альгология* 2: 3-18.
- Снитко Л.В., Сергеева Р.М. 2003. Водоросли разнотипных водоёмов восточной части Южного Урала. Монография. Миасс: Уральское отделение Российской академии наук, Ильменский государственный заповедник.
- Станковская Т.П. 2014. К вопросу комплексного использования малых озер. *Вестник Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии* 4: 270-274.
- Тарасова Н.Г. 2010. Состав альгофлоры планктона озера Голубое (Самарская область). Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии 19(2): 157-161.
- Трифорова И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Отв. ред. Николаев И.Н. Институт озераведения АН СССР. Ленинград: Наука Ленинградское отделение.
- Трифорова И.С. 1994. Изменение фитопланктонных сообществ при эвтрофировании озер. Дис. докт. биол. наук, РАН, Ботанический институт им. В.Л. Комарова, Санкт-Петербург, Россия.
- Харитоньев А.Т. 1978. Природа Нижегородского Поволжья: История, использование, охрана. Горький: Волго-Вятское книжное издательство.
- Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. 2003. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН.
- Aberg B., Rohde W. 1942. Über die Milieufaktoren einiger südschwedischer Seen. *Symbolae Botanicae Upsalienses* 5: 1.
- Battarbee R.W., Flower R.J., Stevenson A. et al. 1985. Lake acidification in Galloway: palaeoecological test of competing hypotheses. *Nature* 314(6009): 350-352.
- Chalkia E., Zacharias I., Thomatou A.A. et al. 2012. Zooplankton dynamics in a gypsum karst lake and interrelation with the abiotic environment. *Biologia* 67: 151-163.
- Ciorca A.M., Momeu L., Battes K.P. 2017. Same karstic substratum, different aquatic communities? Case study: Three water bodies from western Romania. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai Biologia* 62: 67-85.
- Danielidis D.B., Spartinou M., Economou-Amilli A. 1996. Limnological survey of Lake Amvrakia, western Greece. *Hydrobiologia* 318(3): 207-218. DOI: [10.1007/bf00016682](https://doi.org/10.1007/bf00016682)
- Genkal S.I., Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L. 2019. To the morphology and taxonomy of *Cyclotella distinguenda* (Bacillariophyta). *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 53(2): 47-54. DOI: [10.31111/nsnr/2019.532.247](https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.532.247)
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>
- Gürkan S., Stemplinger B., Rockinger A. et al. 2004. Bumps on the back: An unusual morphology in phylogenetically distinct *Peridinium aff. cinctum* (= *Peridinium tuberosum*; Peridinales, Dinophyceae). *Organisms Diversity & Evolution* 24: 1-15. DOI: [10.1007/s13127-023-00635-6](https://doi.org/10.1007/s13127-023-00635-6)
- Gusev E.S. 2008. Phytoplankton primary production in several karst lakes in central Russia. *Inland Water Biology* 1: 356-361.
- Hedger R.D., Olsen N.R.B., George D.G. et al. 2004. Modelling spatial distributions of *Ceratium hirundinella* and *Microcystis* spp. in a small productive British lake. *Hydrobiologia* 528: 217-227.
- Kasperovičienė J. 2001. The summer phytoplankton structure of some lakes located in Lithuanian protected areas. *Biologija* 47(2): 80-83.
- Kiss K.T., Klee R., Ector L. et al. 2012. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution. *Acta Botanica Croatica* 71: 311-363. DOI: [10.2478/v10184-011-0067-0](https://doi.org/10.2478/v10184-011-0067-0)
- Kreus A., Kucinskiene A. 2011. Vertical distribution of bacteria and intensity of microbiological processes in two stratified gypsum Karst Lakes in Lithuania. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 4: 1-12.
- Lepistö L., Rosenström U. 1998. The most typical phytoplankton taxa in four types of boreal lakes. *Hydrobiologia* 369-370: 89-97.
- MacDonagh M.E., Casco M.A., Claps M.C. 2005. Colonization of a Neotropical Reservoir (Córdoba, Argentina) by *Ceratium hirundinella* (O. F. Müller) Bergh. *Annals de Limnologie - International Journal of Limnology* 41: 291-299.
- Meng F., Li Z., Li L. et al. 2020. Phytoplankton alpha diversity indices response the trophic state variation in hydrologically connected aquatic habitats in the Harbin Section of the Songhua River. *Scientific Reports* 10: 1-13.
- Miracle M.R., Vicente E., Pedrós-Alió C. 1992. Biological studies of Spanish meromictic and stratified karstic lakes. *Limnetica* 8: 59-77.
- Momeu L., Ciorca A., László O.T. et al. 2015. The karstic lake Iezerul Ighiel (Transylvania, Romania): Its first limnological study. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai Biologia* 2: 39-60.
- Padisák J., Crossetti L.O., Naselli-Flores L. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1-19.
- Petar Ž., Marija G.U., Koraljka K.B. et al. 2014. Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes. *Hydrobiologia* 740: 147-166.
- Okhapkin A.G., Sharagina E.M., Kulizin P.V. et al. 2022. Phytoplankton Community Structure in Highly-Mineralized Small Gypsum Karst Lake (Russia). *Microorganisms* 10: 386. DOI: [10.3390/microorganisms10020386](https://doi.org/10.3390/microorganisms10020386)
- Okhapkin A.G., Vodeneeva E.L., Sharagina E.M. 2022. Composition and structure of phytoplankton of Lake Svetloyar (Russia). *Inland Water Biology* 5: 543-554. DOI: [10.1134/S1995082922050169](https://doi.org/10.1134/S1995082922050169)
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. URL: <http://www.r-project.org/>
- Regel R.H., Brookes J.D., Ganf G.G. 2004. Vertical migration, entrainment and photosynthesis of the freshwater dinoflagellate *Peridinium cinctum* in a shallow urban lake. *Journal of Plankton Research* 26: 143-157.
- Reynolds C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge: Cambridge university press.

Reynolds C.S., Huszar V., Kruk C. et al. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24(5): 417–428.

Udovič M.G., Cvetkoska A., Žutinić P. et al. 2017. Defining centric diatoms of most relevant phytoplankton functional groups in deep karst lakes. *Hydrobiologia* 788: 169–191. DOI: [10.1007/s10750-016-2996-z](https://doi.org/10.1007/s10750-016-2996-z)

Udovič M.G., Kulaš A., Šušnjara M. et al. 2022. *Cymbopleura amicula* stat. nov. et. nom. nov. (Bacillariophyceae)—a rare diatom species from a karst river in Croatia. *Phytotaxa* 532(2): 139-151. DOI: [10.11646/phytotaxa.532.2.2](https://doi.org/10.11646/phytotaxa.532.2.2)

Valadez F., Rosiles-González G., Almazán-Becerril A. et al. 2013. Planktonic cyanobacteria of the tropical karstic lake Lagartos from the Yucatan Peninsula, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 61: 971–979.

Vodeneeva E.L., Okhapkin A.G., Genkal S.I. et al. 2020. Composition, structure and distribution of the phytoplankton of highly mineralized karst lake. *Inland water biology* 13(4): 576-584. DOI: [10.1134/S1995082920040136](https://doi.org/10.1134/S1995082920040136)

Wahlstrom G., Danilov R.A. 2003. Phytoplankton successions under ice cover in four lakes located in north-eastern Sweden: effects of liming. *Folia Microbiol (Praha)* 48(3): 379-384.

Zarei Darki B., Krakhmalnyi A.F. 2019. Biotic and Abiotic Factors Affecting the Population Dynamics of *Ceratium hirundinella*, *Peridinium cinctum*, and *Peridiniopsis elpatiewskyi*. *Diversity* 11(8): 137. DOI: [10.3390/d11080137](https://doi.org/10.3390/d11080137)