

УДК 574.52

ОЦЕНКА ВАЖНЕЙШИХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ В ФОРМИРОВАНИИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ФИТОПЛАНКТОНА КРУПНЫХ СУБАРКТИЧЕСКИХ РЕК (ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ)¹

© 2019 г. В. А. Габышев^{1,*}, О. И. Габышева¹

¹Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН

Россия 677980 Якутск

*e-mail: v.a.gabyshev@ibpc.ysn.ru

Поступила в редакцию 3.03.2017 г.

После доработки 22.06.2017 г.

Принята к публикации 29.06.2017 г.

На основе анализа массива данных (2000–2011 гг.) по фитопланктону 12 крупных субарктических рек, их гидрохимических, гидрологических и морфометрических параметров и климатических характеристик территорий водосборных бассейнов с применением пошагового дискриминантного анализа и кластеризации наблюдений установлено, что в реках на северо-востоке Сибири формирование пространственной структуры фитопланктона происходит преимущественно под влиянием климата, а не физико-химических свойств воды. Среди показателей развития фитопланктона на наибольшую связь с абиотическими факторами имеет его флористическая структура. Важный фактор среды — продолжительность вегетационного периода.

Ключевые слова: фитопланктон, гамма-разнообразие, пространственная структура, факторы среды, крупные реки, Восточная Сибирь.

DOI: 10.31857/S0321-0596464385-392

ВВЕДЕНИЕ

Исследователями накоплены сведения о разнообразии отдельных групп [12] и сообществ [1, 6, 7, 23] водорослей внутренних водоемов обширных территорий, определены особенности влияния факторов среды на структуру сообществ пресноводных водорослей [14, 17–19]. Однако закономерности ценотической структуры водорослевых сообществ континентальных водоемов по градиенту среды в масштабах гамма-разнообразия еще слабо изучены. Очевидно, что для этого необходимо располагать данными по значительным континентальным области территориям, включающими сведения как по водной биоте, так и по среде ее обитания. Современные исследования в этом направлении проведены на примере водных сообществ Южной Америки [22], борельных озер Европы [15]. Актуальность этих знаний подтверждается возможностью их использо-

вания как для альгоиндикации, так и для оценки глобальных изменений климата [20].

Авторами статьи накоплен значительный массив данных о фитопланктоне крупных рек Восточной Сибири, анализ которого предпринят ранее в трех публикациях [2–4]. Особенности пространственной структуры фитопланктона крупных олиготрофных рек на северо-востоке Сибири исследованы с применением метода главных компонент, факторного анализа и кластеризации данных [4], а также с помощью канонического корреляционного анализа и логит-регрессии [2, 3]. Основные результаты этих исследований свидетельствуют о том, что чем короче безледный период, тем ниже показатели флористических пропорций планктона, меньше средний объем клеток, меньше общее число видов и больше видовое богатство представителей отделов Chlorophyta и Bacillariophyta, меньше общая численность и больше численность Cyanoprokaryota. Доказано, что климатические параметры (количество осадков, индекс динамики местообитаний (Dynamic Habitat Index,

¹ Работа выполнена в рамках госзадания ИБПК СО РАН на 2017–2020 гг. по теме “Фундаментальные и прикладные аспекты изучения разнообразия растительного мира Северной и Центральной Якутии”, рег. номер АААА-А17-117020110056-0.

ДНН)) наиболее тесно связаны с флористической структурой фитопланктона.

Однако, по результатам предыдущих исследований [2–4], ожидаемой регуляторной роли не проявили такие показатели среды, как химический состав воды, ее температура и прозрачность. Представляется необходимым в настоящем исследовании применить к имеющемуся массиву данных метод пошагового дискриминантного анализа. Данный статистический метод позволяет исследовать различие между двумя и более группами объектов по нескольким переменным одновременно. Это позволит точнее определить реакцию высокоширотных речных планктонных водорослевых сообществ на северо-востоке Сибири на изменение условий их обитания и определить важнейшие факторы формирования пространственной структуры фитопланктона. Основная цель настоящей работы заключается в разработке достоверной статистической модели “среда–фитопланктон” в условиях крупных субарктических рек в масштабе гамма-разнообразия.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для публикации послужили пробы фитопланктона, собранные на 12 крупных реках Восточной Сибири, а именно: Лене, Вилюе, Колыме, Алдане, Оленьке, Витиме, Индигирке, Амге, Олекме, Анабаре, Яне и Чаре. Район исследований простирается от 106°53' до 160°58' в.д., от 56°13' до 73°10' с.ш. Планктонные альгологические пробы собраны из поверхностного горизонта воды (0–0.3 м) как в прибрежной зоне, так и по фарватеру, в летнюю межень (июнь–август) в период максимальной вегетации фитопланктона в 2000–2011 гг. Сбор и обработка проб фитопланктона выполнены в соответствии с методами, принятыми в гидробиологии [11]. Фиксирование гидрохимических проб в полевых условиях и их анализ проведены согласно общепринятым методикам [13].

Анализируемый массив данных включает в себя одну качественную дискретную группирующую переменную и 58 количественных переменных, которые сведены в две группы: параметры фитопланктона и окружающей среды; каждая группа разделена на 3 и 5 подгрупп соответственно (табл. 1). В массив включены данные из 303 пунктов наблюдений, в которых отсутствуют пропуски, которые недопустимы при статистической обработке данных.

Группирующая переменная “географическая приуроченность” включает в себя следующее: ЗПБ — реки с заполярным бассейном (Оленек, Анабар); ПреимЗПБ — большая часть бассейна реки севернее Полярного Круга (Яна, Индигирка); ЦентрСиб — реки центральной части региона (Алдан, Амга); ЮжСиб — реки на юге региона (Чара, Олекма, Витим); ШироТн — река протекает в широтном направлении (Вилюй); КрТранз — наиболее крупные транзитные реки, пересекающие все географические пояса и растительные зоны региона (Колыма, Лена).

Группы пунктов наблюдений определены также путем кластеризации по параметрам окружающей среды (табл. 1). Для кластеризации использовалось евклидово расстояние с применением алгоритма Варда [5]. Предварительно была проведена процедура стандартизации данных.

Для флоры планктона исследованных рек построены гиперболы виллисовского распределения родовидовых отношений [24]. Аппроксимация гипербол выполнена в программном пакете TableCurve 2D с применением линейного уравнения вида: $y = ax^b$, где a (константа пересечения) и b (порядок гиперболы) — коэффициенты аппроксимации, включенные в анализ в качестве флористических показателей. Основные флористические пропорции планктона представлены соотношением чисел таксонов разного уровня: отношение числа родов к числу семейств, числа видов к числу семейств и т.д. (табл. 1).

Основные климатические показатели, такие как температура воздуха, количество атмосферных осадков и индекс динамики местообитаний [21], получены из ГИС-портала WorldClim — Global Climate Data [25]. Сведения о продолжительности безледного периода, озерности бассейна, скорости течения и густоте речной сети получены из гидрологических справочников [9, 10]. Данные о глубинах, температуре воды и прозрачности по диску Секки получены во время наблюдений.

Для анализа взаимосвязи между одним качественным признаком и подмножеством количественных переменных использован дискриминантный анализ с пошаговым алгоритмом включения и исключения предикторов [8]. Процедуры статистического анализа выполнялись с помощью программных пакетов SAS 9.3 и STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты кластеризации пунктов наблюдений по признакам из группы предикторов (па-

Таблица 1. Перечень количественных переменных анализируемого массива данных в соответствующих группах и подгруппах

Группа предикторов (параметры окружающей среды)	Группа зависимых переменных (параметры фитопланктона)
Гидрологические	Видовое богатство
Средняя продолжительность отсутствия льда, сут	Число видов Cyanophyta
Скорость течения, м/с	Число видов Dinophyta
Температура воды, °С	Число видов Chrysophyta
Прозрачность воды, м	Число видов Bacillariophyta
Морфометрические	Число видов Euglenophyta
Озерность речного бассейна, %	Число видов Chlorophyta
Густота речной сети, км/км ²	Общее число видов
Глубина реки, м	Показатели количественного развития
Физико-химические показатели вод	Численность Cyanophyta, клеток/л
рН	Численность Dinophyta, клеток/л
O ₂ , мг/л	Численность Chrysophyta, клеток/л
CO ₂ , мг/л	Численность Bacillariophyta, клеток/л
Σ _{солей} , мг/л	Численность Euglenophyta, клеток/л
NH ₄ , мг/л	Численность Chlorophyta, клеток/л
NO ₂ , мг/л	Биомасса Cyanophyta, мг/л
NO ₃ , мг/л	Биомасса Dinophyta, мг/л
PO ₄ , мг/л	Биомасса Chrysophyta, мг/л
P _{общ} , мг/л	Биомасса Bacillariophyta, мг/л
Si, мг/л	Биомасса Euglenophyta, мг/л
БПК ₅ , мг/л	Биомасса Chlorophyta, мг/л
Fe _{общ} , мг/л	Численность общая, клеток/л
Параметры климата	Биомасса общая, мг/л
Среднегодовая температура, °С	Индекс биоразнообразия Шеннона по биомассе
Максимальная температура в летний период, °С	Флористические показатели
Минимальная температура в зимний период, °С	Константа пересечения
Среднегодовые суммы осадков, мм	Порядок гиперболы
Осадки в жаркий квартал, мм	Роды/семейства
Осадки в холодный квартал, мм	Виды/семейства
Индекс динамики местообитаний (DNI)	Подвиды/семейства
Географические координаты	Виды/роды
Высота над уровнем моря, м	Подвиды/роды
Северная широта, град.	
Восточная долгота, град.	

параметры окружающей среды) свидетельствуют о том, что они хорошо географически локализованы (рис. 1). Причем, наблюдения на большинстве исследованных рек отнесены целиком к одному из кластеров, а разделение между кластерами произошло преимущественно у наиболее протяженной транзитной р. Лены. Это объясняется значительным различием условий среды на отдельных ее участках.

Таким образом, определены крупные южный и северный кластеры (рис. 1), а в третий кластер отделились все наблюдения по Анабару, самой северной из исследованных рек. Анализ сред-

них стандартизованных значений параметров окружающей среды показывает (рис. 2), что наблюдения третьего кластера характеризуются самой низкой температурой воды и коротким безледным периодом. Наблюдения первого кластера характеризуются наиболее высокой температурой воздуха (среднегодовая, максимальная летом), а также большими суммами осадков (среднегодовых, в жаркий квартал) и высоким индексом динамики местообитаний. Также следует отметить, что все три кластера хорошо различаются по географической широте, продолжительности периода отсутствия льда и густоте речной сети. Следовательно, наибольшее раз-

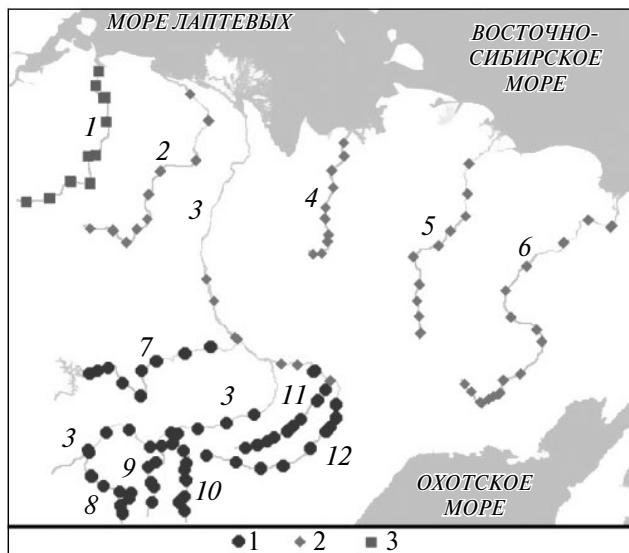


Рис. 1. Картограмма района работ и пункты наблюдений, классифицированные по показателям окружающей среды: 1 – 1-й, 2 – 2-й, 3 – 3-й кластеры. Реки: 1 – Анабар, 2 – Оленек, 3 – Лена, 4 – Яна, 5 – Индигирка, 6 – Колыма, 7 – Вилюй, 8 – Витим, 9 – Чара, 10 – Олекма, 11 – Амга, 12 – Алдан.

личие между кластерами наблюдается по климатическим и гидрологическим параметрам. Более благоприятные условия среды характерны для пунктов наблюдений первого кластера.

Различия между пунктами наблюдений по физико-химическим показателям вод незначительны. Так, большинство пунктов наблюдений

Таблица 2. Квадраты расстояний Махаланобиса групп сравнения градации “Кластеры ОС” (жирный шрифт), значения критерия Фишера (числитель) и уровни значимости для них (знаменатель)

Группы градации	Кластер 1	Кластер 2	Кластер 3
Кластер 1	-	35.18	109.83
Кластер 2	235.62/0.00	-	68.42
Кластер 3	235.12/0.00	143.98/0.00	-

исследуемого массива объединены в 1-м и 2-м кластерах (рис. 1), и на графике (рис. 2) видно, что разброс по переменным из подгруппы “физико-химические показатели вод” для них минимальный. Отмечены отличия лишь для 3-го кластера по рН, растворенному кислороду, сумме солей и нитратному азоту.

На первой стадии дискриминантного анализа в качестве группирующего признака использована градация из трех кластеров наблюдений окружающей среды (далее — Кластеры ОС). Следует рассмотреть квадраты расстояния Махаланобиса — меры, отражающей сходство (близость) и различие групп сравнения (табл. 2). Видно, что максимальное расстояние между центрами групп наблюдается для 1-го и 3-го кластеров. Различие между 2-м и 3-м кластерами меньше, а минимальное различие характерно для 1-го и 2-го кластеров. Значения критерия Фишера, а также достигнутые уровни значимости для

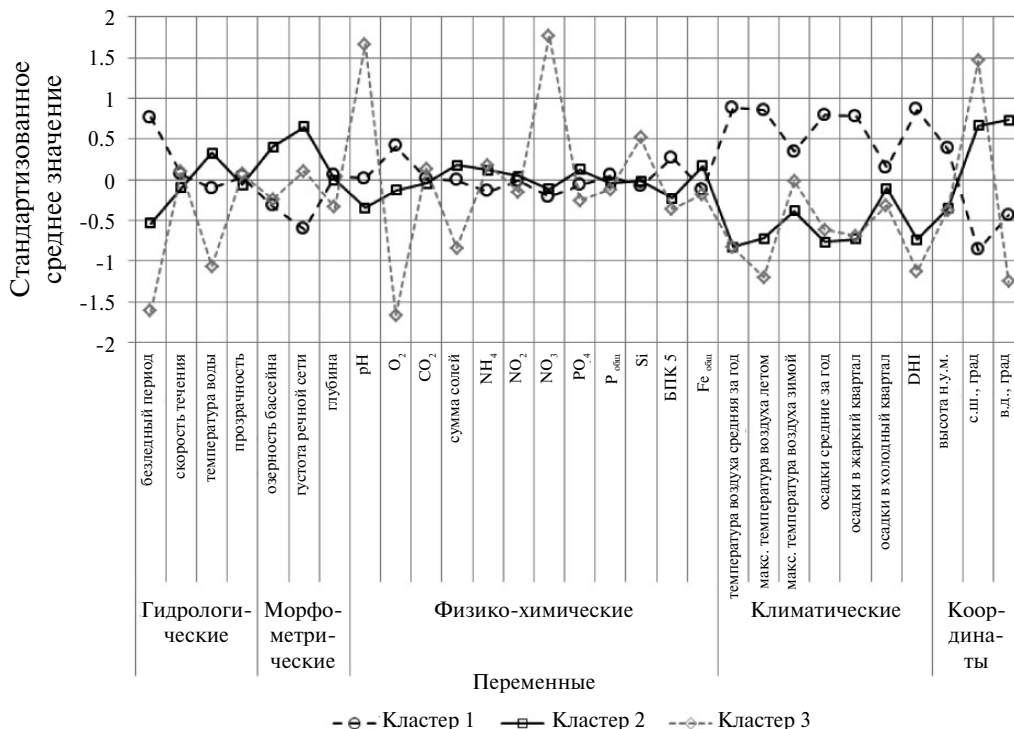


Рис. 2. Средние стандартизованные значения признаков для кластеров, выделенных по показателям окружающей среды.

Таблица 3. Предикторы, вошедшие в модель дискриминантной функции для градации “Кластеры ОС”

Предиктор	Стандартизованные коэффициенты канонических переменных		Уровень значимости (<i>p</i>)
	Ось 1	Ось 2	
Северная широта, град.	-0.92	0.23	0.00
Густота речной сети, км/км ²	-0.67	0.45	0.00
Восточная долгота, град.	-0.24	0.36	0.00
Роды/семейства	0.56	1.14	0.00
O ₂ , мг/л	0.59	0.68	0.00
Температура воды, °C	0.14	0.25	0.00
Индекс динамики местообитаний	0.42	0.05	0.00
Минимальная температура в зимний период	-0.17	-0.65	0.00
Число видов Chrysophyta	0.17	0.40	0.00
Σ _{солей} , мг/л	0.18	0.38	0.00

них (табл. 2) свидетельствуют о статистической достоверности расстояний Махаланобиса.

В табл. 3 представлены признаки, вошедшие в дискриминантные функции в результате пошагового анализа, а также достигнутый уровень значимости для каждого признака. В данной таблице приведены стандартизованные коэффициенты для двух дискриминантных осей. Ранжировав их модуль, можно оценить степень вклада отдельных признаков (предикторов) в дискриминантные функции (оси). Видно, что для первой дискриминантной оси максимальный вес характерен для переменной “с.ш., град.”, а для второй оси — “роды/семейства”.

На рис. 3 приведена диаграмма рассеяния пунктов наблюдений градации “Кластеры ОС” в двух дискриминантных осях. Видно, что все три группы достаточно плотно локализованы. Очевидно также, что самый северный 3-й кластер смещен по отношению к двум другим по обеим осям.

Как отмечено выше, для первой дискриминантной оси максимальный вес характерен для переменной “с.ш., град.”. По этой оси кластеры разделены в соответствии с географическим положением в направлении от самого северного 3-го кластера к самому южному 1-му. Для второй оси максимальный вес имеет флористическое отношение числа родов к числу семейств в исследованных флорах. Характер распределения наблюдений по второй дискриминантной оси свидетельствует о том, что по ней четко выделен только 3-й, самый северный кластер. Первый и второй кластеры разделены хуже и частично перекрываются.

Очевидно, что наибольшим отличием характеризуются самый северный (3-й) и самый южный (1-й) кластеры наблюдений параметров окружающей среды; а наиболее сильный раз-

деляющий их фактор — флористическое отношение роды/семейства, причем наименьший его показатель характерен для самого северного кластера наблюдений.

На второй стадии в дискриминантный анализ в качестве группирующего признака включена градация по географической приуроченности. Заполярные реки характеризуются максимальным отличием от других групп градации (табл. 4). Причем, наибольшее отличие заполярных рек отмечено по отношению к крупным транзитным рекам, а также рекам, протекающим в широтном направлении, и рекам юга региона. Напротив, ближе всего расположены центры групп рек широтного направления и крупных транзитных, а также рек юга и рек центральной части региона.

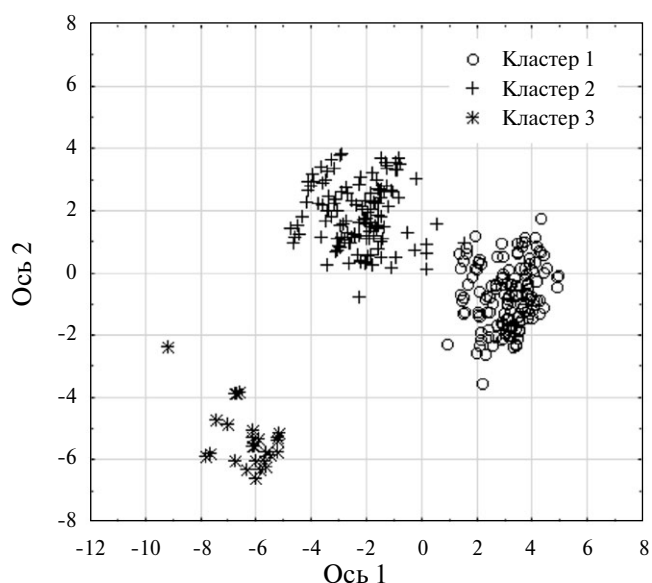
**Рис. 3.** Диаграмма рассеяния наблюдений градации “Кластеры ОС” в двух дискриминантных осях.

Таблица 4. Квадраты расстояний Махаланобиса групп сравнения градации “географическая приуроченность” (жирный шрифт), значения критерия Фишера (числитель) и уровни значимости для них (знаменатель)

Группы градации	ЗПБ	ПреимЗПБ	ЦентрСиб	ЮжСиб	Широтн	КрТранз
ЗПБ	-	150.73	162.59	216.98	217.58	294.98
ПреимЗПБ	642.15/0.00	-	68.80	97.29	45.17	54.73
ЦентрСиб	742.19/0.00	314.04/0.00	-	26.42	77.60	99.68
ЮжСиб	998.06/0.00	447.50/0.00	130.97/0.00	-	95.91	128.10
Широтн	633.62/0.00	131.53/0.00	236.77/0.00	294.14/0.00	-	21.90
КрТранз	1244.51/0.00	230.89/0.00	450.29/0.00	583.03/0.00	63.35/0.00	-

Таблица 5. Предикторы, вошедшие в модель дискриминантной функции для градации “географическая приуроченность”

Предиктор	Стандартизованные коэффициенты канонических переменных		Уровень значимости (<i>p</i>)
	Ось 1	Ось 2	
Среднегодовая температура	-0.73	-1.49	0.00
Виды/семейства	-2.50	0.15	0.00
Восточная долгота, град.	-0.94	0.12	0.00
Минимальная температура в зимний период	0.07	0.98	0.00
Константа пересечения	1.10	0.95	0.00
Порядок гиперболы	1.82	0.18	0.00

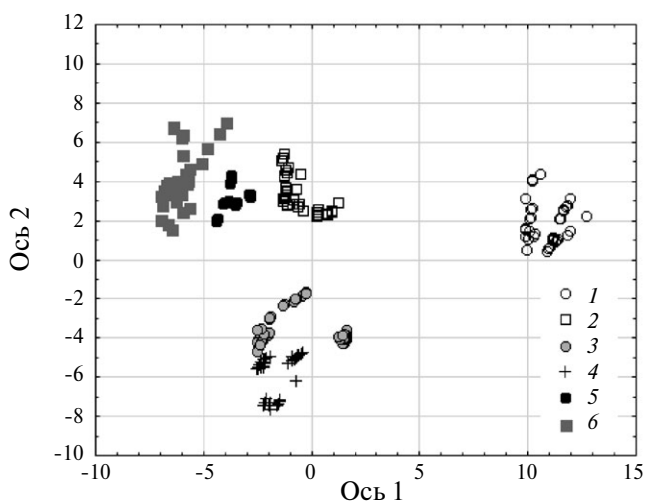
Значения критерия Фишера и достигнутые для него уровни значимости (табл. 4) свидетельствуют о статистической достоверности полученных расстояний между центрами сравниваемых групп.

Как видно из табл. 5, в полученную модель дискриминантной функции вошли показатели флористических пропорций, такие как отношение виды/семейства, константа пересечения и порядок гиперболы. Кроме того, в модель также вошли показатели климата: температура воздуха в среднем за год и минимум в зимний период, и распределение наблюдений по долготе. Уровень значимости по всем предикторам подтверждает их пригодность для анализа. Стандартизованные коэффициенты приведены лишь для двух самых информативных осей.

Видно, что максимальный вклад в первую дискриминантную ось вносит переменная “отношение числа видов к числу семейств”, а во вторую — средняя температура воздуха за год (табл. 5). На диаграмме (рис. 4) видно, что наблюдения в двух дискриминантных осях четко локализованы по исследуемым группам. Близко расположены пункты наблюдений, относящиеся к группам “ЦентрСиб” и “ЮжСиб”, а также трех групп: “КрТранз”, “Широтн” и “ПреимЗПБ”. По первой, “флористической”, оси значительно удалена от прочих группа заполярных рек, и дальше всего по этой оси она удалена от крупных транзитных рек. По второй, “климатической”, оси наблюдения разделены таким образом, что реки юга

и центра региона четко отличаются по среднегодовой температуре от других четырех групп.

Таким образом, с помощью пошагового дискриминантного анализа данных выявлены две определяющие группы переменных, которые следует обозначить как флористические и климатические. Установлено, что наибольшее различие между пунктами наблюдений в построенных моделях отмечено преимущественно по таким флористическим показателям, как отношения роды/семейства и виды/семейства, а также порядок гиперболы и константа пересечения. Значительный вес в полученных моделях дискри-

**Рис. 4.** Диаграмма рассеяния наблюдений градации “географическая приуроченность” в двух дискриминантных осях: 1 — ЗПБ, 2 — ПреимЗПБ, 3 — ЦентрСиб, 4 — ЮжСиб, 5 — Широтн, 6 — КрТранз.

минантной функции принадлежит также таким переменным, как среднегодовая температура воздуха и географическая широта наблюдения.

Результаты прежних исследований авторов статьи также показали большое значение климатических факторов в формировании флористической структуры речного планктона [2, 3]. Выявленная зависимость флористических показателей планктона от температуры воздуха — это неожиданный результат, полученный в настоящей работе, так как, по мнению ряда исследователей, наиболее важные факторы, формирующие флористическую структуру пресноводных сообществ, — температура воды [20] или трофический статус водоемов [18].

Очевидно, что необходимое (хотя и недостаточное) условие действия какого-либо фактора среды на пространственную структуру сообществ водных организмов — наличие градиента по его показателю. Такой градиент среды отсутствует по большинству физико-химических показателей вод, что подтверждается результатами кластерного анализа (рис. 2). На взгляд авторов статьи, ключ для понимания модели “среда–фитопланктон” в масштабах исследованного региона — определенный в настоящем исследовании важный дискриминирующий фактор — переменная “северная широта, град.”. Показано, что с увеличением широты местности наблюдений снижаются основные флористические пропорции, т.е. увеличивается доля монотипичных таксонов. Подобная реакция водорослевых сообществ отмечена С. С. Бариновой и др. [16]. Очевидно, такая реакция способствует их большей устойчивости к возрастающему экологическому прессу в высоких широтах. Но экстремальность условий субарктических экосистем нарастает не только по направлению с юга на север. Путем последовательного применения ряда методов многомерной статистики в настоящем и предыдущих исследованиях [2–4] определены и другие важные переменные (температура воздуха, индекс динамики местообитаний ДНІ, продолжительность периода отсутствия льда на реках), совокупность которых указывает, что лимитирование развития высокоширотных водорослевых сообществ происходит за счет короткого вегетационного периода. Некоторые исследователи [16] пришли к выводу, что короткая продолжительность безледного периода на арктических реках лимитирует доступ солнечной радиации для фотосинтезирующих организмов. Это неверно, так как в зимний период большая часть арктических рек промерзает до дна, функ-

ционирование планктонных сообществ в этот период прекращается. В этих условиях важнейший фактор, влияющий на пространственную структуру планктонных водорослевых сообществ высокоширотных водоемов в масштабе гамма-разнообразия, — именно продолжительность периода вегетации.

ВЫВОДЫ

Построение моделей “среда–фитопланктон” с использованием методов многомерной статистики — актуальный подход к изучению гамма-разнообразия водных экосистем.

Путем последовательного применения ряда методов статистического анализа удалось установить, что в условиях крупных субарктических рек Восточной Сибири именно параметры климата являются теми абиотическими факторами, которые определяют структуру фитопланктона. Комплекс предикторов, вошедших в полученные статистические модели, указывает на важное значение продолжительности вегетационного периода. Из всех показателей развития фитопланктона, включенных в анализируемый массив, флористические переменные наиболее чутко реагируют на изменение условий среды обитания. Результаты настоящего исследования — важны для понимания формирования пространственной структуры речных водорослевых сообществ субарктики.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бондаренко Н.А.* Экология и таксономическое разнообразие планктонных водорослей в озерах горных областей Восточной Сибири. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Борок, 2009. 46 с.
2. *Габышев В.А., Габышева О.И.* Влияние основных абиотических факторов на фитопланктон субарктических рек Восточной Сибири // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2014. № 4 (40). С. 46–55.
3. *Габышев В.А., Габышева О.И.* К изучению структуры фитопланктона рек Восточной Сибири // Изв. Коми НЦ УрО РАН. 2014. Вып. 4(20). С. 18–25.
4. *Габышев В.А., Габышева О.И.* Пространственная структура потамофитопланктона в экстремальных условиях северо-востока Сибири // Биология внутренних вод. 2016. № 1. С. 71–79.
5. *Ким Дж.-О., Мьюллер Ч.У., Клекка У.Р.* Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
6. *Комулайнен С.Ф.* Структура и функционирование фитопланктона в малых реках Восточной Финноскандии. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 50 с.
7. *Корнева Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.

8. Ланг Т.А., Сессик М. Как описывать статистику в медицине. Аннотированное руководство для авторов, редакторов и рецензентов. М.: Практическая медицина, 2011. 480 с.
9. Ресурсы поверхностных вод СССР. Ленско-Индигирский район. Т. 17. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 651 с.
10. Ресурсы поверхностных вод СССР. Северо-Восток. Т. 19. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 602 с.
11. Садчиков А.П. Методы изучения пресноводного фитопланктона: методическое руководство. М., 2003. 157 с.
12. Сафонова Т.А. Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. 192 с.
13. Семенов А.Д. Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977. 540 с.
14. Aboal M., Puig M., Prefasi M. Diatom assemblages in springs in Castellón province (Eastern Spain). *Algological Studies*. 1998. № 90. P. 79–95.
15. Angeler D.G., Drakare S. Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes // *Oecologia*. 2013. V. 172. Is. 4. P. 1191–1202. DOI: 10.1007/s00442-012-2554-y.
16. Barinova S., Klochenko P., Bilous O. Algae as indicators of ecological state of water bodies: methods and perspectives // *Hydrobiol. J.* 2015. V. 51. Is. 4. P. 3–23
17. Barinova S., Nevo E. Climatic and pollution impact on algal diversity of the freshwater ecosystems in Eurasia // *Climate Change and Impacts*. Wyoming, USA: Acad. Publ. org., 2012. P. 16–56.
18. Barinova S., Stenina A. Diatom diversity and ecological variables in the Arctic lakes of the Kostyanoi Nos Cape (Nenetsky Natural Reserve, Russian North) // *Plant Biosystems*. 2013. V. 147. Is. 2. P. 397–410. DOI:10.1080/11263504.2012.749956
19. Cantonati M., Spitale D. The role of environmental variables in structuring epiphytic and epilithic diatom assemblages in springs and streams of the Dolomiti Bellunesi National Park (South-Eastern Alps) // *Fundamental and Applied Limnol.* V. 174. № 2. 2009. P. 117–133.
20. Heino J., Virkkala R., Toivonen H. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions // *Biol. Rev.* 2009. V. 84. Is. 1. P. 39–54. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2008.00060.x
21. Radeloff V.C., Dubinin M., Coops N.C., Allen A.M., Brooks T.M., Clayton M.K., Costa G.C., Graham C.H., Helmers D.P., Ives A.R., Kolesov D., Pidgeon A.M., Rapaicciuolo G., Razenkova E., Suttidate N., Young B.E., Zhu L., Hobi M.L. The Dynamic Habitat Indices (DHIs) from MODIS and global biodiversity // *Remote Sensing of Environ.* 2019. 222. P. 204–214. DOI: 10.1016/j.rse.2018.12.009
22. Schiaffino R.M., Unrein F., Gasol J.M., Massana R., Balague V., Izaguirre I. Bacterial community structure in a latitudinal gradient of lakes: the roles of spatial versus environmental factors // *Freshwater Biol.* 2011. V. 56. Is. 10. P. 1973–1991. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2011.02628.x
23. Vasilyeva I.I., Remigailo P.A., Gabyshev V.A., Ivanova A.P., Kopyrina L.I. The Far North: Plant Biodiversity and Ecology of Yakutia. 2. Flora of Yakutia: Composition and Ecological Structure 2.6. Algae. Dordrecht, Heidelberg, London, New York: Springer, 2010. P. 100–113.
24. Willis J.C. The birth and spread of plants. Geneva: Conservatoire et Jardin botanique de la Ville, 1949. 561 p.
25. WorldClim — Global Climate Data <http://worldclim.org/> (Дата обращения 1.02.2017 г.)

ASSESSMENT OF IMPORTANT ENVIRONMENTAL FACTORS IN FORMATION OF SPATIAL STRUCTURE OF PHYTOPLANKTON IN LARGE SUBARCTIC RIVERS (EASTERN SIBERIA)

© 2019 V. A. Gabyshev^{1,*}, O. I. Gabysheva¹

¹ Institute for Biological Problems of Cryolithozone, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences,
Russia 677980 Yakutsk

*e-mail: v.a.gabyshev@ibpc.ysn.ru

Received: 03.03.2017

Revised version received: 22.06.2017

Accepted: 29.06.2017

On the basis of data-array analysis (2000–2011) of phytoplankton in large subarctic rivers; the rivers' hydrochemical, hydrological, and morphological parameters; and climatic properties of the catchment-basin areas and by using stepwise discriminant analysis and clustering, it was determined that formation of phytoplankton spatial structure is mostly affected by climate rather than by physical-chemical properties of the river waters in northeastern Siberia. Floristic structure of phytoplankton is mostly connected to abiotic factors among phytoplankton-development indicators. The duration of vegetation-growth period is another important environmental factor.

Keywords: phytoplankton, gamma-diversity, spatial structure, environmental factors, major subarctic rivers, East Siberia.

DOI: 10.31857/S0321-0596464385-392