

Гидробиологическое общество при Российской
академии наук (ГБО при РАН)



ФГБОУ ВО «Калининградский государственный
технический университет» (КГТУ)



Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН



Атлантический филиал ФГБНУ «Всероссийского научно-
исследовательского института рыбного хозяйства и
океанографии» (АтлантНИРО)



Научный совет по гидробиологии и ихтиологии РАН

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПЛАНКТОНОЛОГИИ

IV ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ МАТЕРИАЛЫ



**25-30 сентября 2022 г.
г. Светлогорск
(Калининградская область)**

Калининград
2022

УДК 597+592

Актуальные проблемы планктонологии: IV Всероссийская конференция с международным участием: материалы. – Калининград: ФГБОУ ВО «КГТУ», 2022. – 232 с.

В сборнике приведены материалы докладов, заслушанных на конференции. Рассматриваются вопросы, посвященные систематике и идентификации планктонных беспозвоночных и альгофлоры, их видовому разнообразию, особенностям распределения и динамики численности, трофическим связям, роли видов-вселенцев в экосистемах, антропогенному влиянию на популяции и сообщества планктонных организмов, вредоносным цветениям фитопланктона и их последствиям в водных экосистемах.

Работа представляет интерес для гидробиологов, преподавателей вузов, студентов и аспирантов.

ISBN 978-5-94826-624-4

Редакционная коллегия:

Ответственный редактор И. В. Телеш, д. б. н. (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург); С. О. Скарлато, д. б. н. (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург);

Е. Н. Науменко, д.б.н. (Калининградский гос. тех. университет, Калининград)

IV All-Russian conference with international participation "Frontiers in Plankton Research". Conference materials. – Kaliningrad: KSTU, 2022. – 232 P.

The collection contains materials of reports presented at the conference. The research issues of systematics and identification of planktonic invertebrates and algae, their species diversity, peculiarities of distribution and population dynamics, trophic interactions, the role of alien species in ecosystems, anthropogenic impact on populations and communities of planktonic organisms, harmful phytoplankton blooms and their consequences in aquatic ecosystems are considered.

The work is of interest to hydrobiologists, university professors, students and postgraduate students.

Конференция проводится при финансовой поддержке Калининградского отделения Гидробиологического общества при Российской академии наук

ISBN 978-5-94826-624-4

УДК 597+592

- © Гидробиологическое общество при Российской академии наук (ГБО при РАН), 2022
- © ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» (КГТУ), 2022
- © Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, 2022
- © Атлантический филиал ФГБНУ «Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии» (АтлантНИРО), 2022
- © Научный совет по гидробиологии и ихтиологии РАН, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ КОНФЕРЕНЦИИ	7
<i>Абрамова К. И., Любарский Д. С., Токинова Р. П.</i> Изменения в структуре фитопланктона оз. Комсомольского (г. Казань) после дноочистительных работ	9
<i>Аганесова Л. О.</i> Размножение и развитие копепод <i>Arctodiaptomus salinus</i> и <i>Calanipeda aquaedulcis</i> при питании микроводорослями Dinophyceae и Cryptophyceae	11
<i>Александров С. В., Рудинская Л. В.</i> Первичная продукция и концентрация хлорофилла фитопланктона в Вислинском заливе в условиях биоинвазии моллюска	14
<i>Ануфриева Е. В., Лантушенко А. О., Мегер Я. В., Гаджи А. В., Шадрин Н. В.</i> Четыре двупольных вида <i>Artemia</i> (Anostraca) в гиперсоленых озерах Крыма: как объяснить такое высокое разнообразие?	17
<i>Афонина Е. Ю., Ташлыкова Н. А.</i> Планктонные сообщества техногенных водоемов горнопромышленных территорий Юго-Восточного Забайкалья	20
<i>Беляев А. О., Карпов С. А., Тихоненков Д. В.</i> Морфологические особенности новой группы хищных протистов	22
<i>Бердиева М. А., Палий О. С.</i> Поиск маркеров цистообразования у планктонных динофлагеллят, вызывающих опасные цветения в морских экосистемах	24
<i>Березина Н. А., Литвинчук Л. Ф., Шаров А. Н., Чернова Е. Н., Смирнов В. В.</i> Мутуалистические отношения микроцистин-продуцирующих цианобактерий и зоопланктонных организмов в сообществах северных озер	26
<i>Бородина А. С., Джамии М., Беляев А. О., Загумённый Д. Г., Прокина К. И., Бурки Ф., Карпов С. А., Тихоненков Д. В.</i> Экология, филогения и распределение жгутиконосцев телонемид	29
<i>Вежновец В. В.</i> Результаты многолетних наблюдений за состоянием сообществ зоопланктона на озерах Беларуси в условиях изменения климата	32
<i>Витченко Т. В.</i> Сообщество фитопланктона акватории арктических островов ГПЗ «Ненецкий», Печорское море	34
<i>Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Шарагина Е. М., Старцева Н. А., Гаврилко Д. Е., Жихарев В. С., Ерина О. Н., Охалкин А. Г.</i> Видовое и функциональное разнообразие фитопланктона в устьевых участках притоков Чебоксарского водохранилища (Нижегородская область)	39
<i>Воякина Е. Ю., Чернова Е. Н.</i> Цианобактериальные «цветения» в Ладожском озере в районе Валаамского архипелага	42
<i>Гаврилко Д. Е., Золотарева Т. В., Жихарев В. С., Кудрин И. А., Шурганова Г. В.</i> Биоразнообразие и структура сообществ зоопланктона уникальных озёр Нижегородской области	45
<i>Гаврилова Н. А., Довгаль И. В.</i> Модели распространения морских планктонных инфузорий (Ciliophora, Tintinnida)	48
<i>Герасимова Е. А., Филончикова Е. С., Миндолина Ю. В., Катаев В. Я., Балкин А. С.</i> Центрохелидные солнечники (Centriplashelida) в сообществах озерного планктона Западной Сибири	51
<i>Гречухина Л. Г., Любина О. С.</i> Таксономический состав фитопланктона устьевых участков крупных притоков Куйбышевского водохранилища	54
<i>Губанова А. Д., Гарбазей О. А., Ляшко Т. В.</i> Сезонная динамика и межгодовые изменения численности вида-вселенца <i>Pseudodiaptomus marinus</i> в Севастопольской бухте (Черное море)	56
<i>Дегтярева Е. К.</i> Позднее эмбриональное развитие <i>Evadne anonyx</i> (G. O. Sars, 1897) ...	59
<i>Демчук А. С., Полякова Н. В., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л.</i> Сравнение прибрежного и пелагического зоопланктона Кандалакшского залива Белого моря как кормовой базы рыб-планктофагов	60

Дмитриева О. А., Семенова А. С., Казакова Е. Ю., Поддубева Е. А. Структура и динамика планктонных сообществ в заливах Балтийского моря и Правдинском водохранилище в 2017-2021 гг. в период цианобактериальных «цветений» воды	62
Дулепова Е. П. Зоопланктон глубоководных котловин западной части Берингова моря: структурно-функциональные характеристики	65
Евсеева А. А. Состав и структура зоопланктона оз. Язевое (Южный Алтай)	69
Ермолаева Н. И., Феттер Г. В. Динамика зоопланктона высокогорных озер Алтая в условиях воздействия изменений климата	72
Жихарев В. С., Гаврилко Д. Е., Шурганова Г. В. Зоопланктон разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги	74
Загумённый Д. Г., Загумённая О. Н., Тихоненков Д. В. Пресноводные центрохелидные солнечники, тестации и другие амебодные гетеротрофные протисты планктона средней Оби	77
Зинченко Т. Д., Абросимова Э. В., Шитиков В. К. Структура мета-сообщества планктонных и донных организмов в соленых реках Приэльтонья	79
Иванова Д. А., Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Радченко И. Г. Фитопланктон озера Кисло-Сладкое, отделяющегося от Белого моря, летом 2021 г.	82
Казакова Д. М., Полунина Ю. Ю. Особенности структуры и распределения зоопланктона в прибрежной зоне Юго-Восточной Балтики	85
Калинина В. О., Бердиева М. А., Скарлато С. О. Дефицит фосфора – один из факторов, регулирующих клеточный и жизненный цикл динофлагеллят <i>Prorocentrum cordatum</i> (Dinophyceae)	88
Капустин Д. А., Куликовский М. С. Стоматоцисты в таксономии золотистых водорослей	89
Карасева Е. М., Ежова Е. Е. Ихтиопланктон прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики (Балтийская коса, Самбийский полуостров) в летний сезон 2014 г.	91
Касьян В. В. Изменчивость и пространственное распределение личинок крыля <i>Euphausia superba</i> Dana в северо-западной части моря Уэдделла, Антарктика	94
Кирюхин Б. А., Загумённый Д. Г., Беляев А. О., Герасимов Ю. В., Тихоненков Д. В. Метабаркодинговые исследования протистов реки Волга	97
Климова Н. Б. К оценке современного состояния зоопланктона озера Алакуль (Курганская область)	99
Климова Т. Н., Субботин А. А., Вдодович И. В., Подрезова П. С. Ихтиопланктон Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в сентябре-октябре 2020 г. ...	103
Корнева Л. Г. Динамика и распределение миксотрофных фитофлагеллят в крупных равнинных водохранилищах бассейна Волги	107
Коровчинский Н. М. О начальном этапе развития российской зоопланктонологии	110
Кулизин П. В., Воденеева Е. Л., Оханкин А. Г. Пространственное распределение фитопланктона реки Ветлуги (бассейн Чебоксарского водохранилища) в летнюю межень 2018-2019 гг.	113
Ланге Е. К. Влияние теплового загрязнения на показатели фитопланктона в зоне ЛАЭС в Копорской губе (Финский залив, Балтийское море)	115
Лидванов В. В., Краснобородько О. Ю. Распределение и развитие зоопланктона в экосистеме Канарского апвеллинга под влиянием абиотических факторов	119
Лифанчук А. В., Микаэлян А. С., Сергеева А. В., Силкин В. А. Эколого-физиологические характеристики группы <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> в Черном море	122
Лях А. М. АРХИП – архив опубликованных изображений диатомовых водорослей	124
Макаревич П. Р., Водопьянова В. В., Булавина А. С., Ващенко П. С., Иикулова Т. Г. Продуктивность планктонных сообществ прибрежных зон Баренцева моря в весенний период	127

Мельник А. С., Ежова Е. Е., Дмитриева О. А. Пространственное распределение и динамика диатомей <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> и <i>Cerataulina pelagica</i> в осеннем фитопланктоне Юго-Восточной Балтики в 2020-2021 гг.	129
Мельникова Е. Б., Серебрянников А. Н., Мельников А. В. Региональные особенности пространственной изменчивости интенсивности биолюминесценции планктона и концентрации хлорофилла в прибрежных водах Крыма	132
Миндолина Ю. В., Селиванова Е. А., Краснова Е. Д., Воронов Д. А., Игнатенко М. Е., Плотников А. О. Видовое богатство и вертикальное распределение протистов в прибрежном стратифицированном озере Кисло-Сладкое (Кандалакшский залив Белого моря)	135
Мошаров С. А., Мошарова И. В., Микаэлян А. С. Изменчивость соотношения первичной и бактериальной продукции под воздействием гидродинамики Черного моря	137
Мошарова И. В., Копылов А. И., Заботкина Е. А. Влияние гидродинамики Черного моря на трофические взаимодействия гетеротрофных бактерий и планктонных вирусов	140
Науменко Е. Н., Телеш И. В. Амбивалентность планктонных вселенцев: роль <i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891) в прибрежных экосистемах Балтийского моря	144
Никитина С. М., Полунина Ю. Ю. Биологически активные стероидные соединения гидробионтов и водных экосистем	147
Пак Р. А., Архипов А. Г., Симонова Т. А. Таксономический состав и особенности распределения ихтиопланктона в водах Марокко в 2021 г.	150
Палагушкина О. В., Унковская Е. Н. Тенденции в изменении структуры летнего фитопланктона озер лесной зоны Среднего Поволжья на примере озера Раифское (Волжско-Камский заповедник)	154
Подгорный К. А., Дмитриева О. А. Исследование процессов трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря с помощью имитационной математической модели	155
Полунина Ю. Ю., Казакова Д. М. Особенности идентификации видов рода <i>Pseudocalanus</i> в Юго-Восточной Балтике	158
Полякова Н. В., Кучерявый А. В., Звездин А. О., Колотей А. В. Зоопланктон малых рек Ленинградской области	160
Прокопчук И. П. Копеподы как основа кормовой базы и питания сайки Баренцева моря	163
Рауэн Т. В., Муханов В. С. Потребление частиц микропластика гетеротрофной динофлагеллятой <i>Oxvrrhis marina</i> при различных концентрациях организмов	164
Сапожников Ф. В., Калинина О. Ю. Первое исследование фитопланктона в районе Мальвинского течения (Юго-Западная Атлантика)	167
Саушкина Д. Я. Случаи поимок личинок семейства камбаловых (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки в весенний период	170
Сафонов П. Ю., Бердиева М. А., Насонова Е. С., Поздняков И. А. Новый представитель рода <i>Rhizochromulina</i> из Арктики: морфология, ультраструктура и положение на эволюционном древе диктиохофитовых водорослей	173
Сахарова Е. Г., Фенева И. Ю. Влияние рыб на эффективность переноса биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону в эвтрофных условиях: экспериментальное исследование	174
Сиделев С. И., Семенова А. С. Пространственное распределение хлорофилла «а», токсичных цианобактерий и зоопланктона в макрофитной и фитопланктонной частях озера Неро (Ярославская область)	177
Сиротин А. Л., Сиротина М. В. Характеристика зоопланктона рек Кастово и Иваньчиха на территории Мантуровского кластера заповедника «Кологривский лес»	179

Скарлато С. О. Клеточные и молекулярные основы возникновения опасных цветений планктонных динофлагеллят	182
Смирнова В. С. Реакция фитопланктона Онежского озера на потепление климата	185
Смирнова К. А., Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Характеристика сообщества зоопланктона в прибрежных районах Финского залива Балтийского моря в период нереста трёхиглой (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.) и девятииглой (<i>Pungitius pungitius</i> L.) колюшек	191
Смирнова М. М., Ежова Е. Е. Присутствие микроцистинов в литорали западного побережья Куршского залива по данным иммунохроматографического анализа в 2011-2017 гг.	192
Смирнова М. М., Рьльков О. В. Динамика гидрологических показателей и «цветения» фитопланктона в литорали Куршского залива в 2015-2021 гг.	194
Старцева Н. А., Гаврилко Д. Е., Ерина О. Н., Терешина М. А., Жихарев В. С. Экспресс-оценка качества воды устьевого участка р. Казанка (г. Казань) по альгологическим показателям	197
Ташлыкова Н. А., Афонина Е. Ю. Планктонные сообщества минеральных озёр Юго-Восточного Забайкалья	200
Телеш И. В. Вредоносные цветения планктонных динофлагеллят и цианобактерий в прибрежных водах Балтийского моря: экологические и физико-химические предпосылки	202
Тихоненков Д. В., Михайлов К. В., Гаврилюк Р. М. Р., Беляев А. О., Матур В., Карпов С. А., Загумённый Д. Г., Бородина А. С., Прокина К. И., Алешин В. В., Килинг П. Дж. Микробиальные «грызуны» формируют новую супергруппу эукариот	204
Ханайченко А. Н. О состоянии изученности криптомонад в Чёрном море в свете современной таксономии	206
Ханайченко А. Н., Муханов В. С., Аганесова Л. О. Вариабельность характеристик популяций гетеротрофных динофлагеллят <i>Oxvrrhis marina</i> (Dujardin, 1841) при изменении трофических условий	209
Целищева Е. М., Крайнев Е. Ю. Осенний зоопланктон Павловского водохранилища	212
Чурилова Т. Я., Ефимова Т. В., Моисеева Т. В., Скороход Е. Ю. Особенности распределения цианобактерий в Черном море: хроматическая адаптация фитопланктона	214
Шадрин Н. В., Яковенко В. А., Ануфриева Е. А. Всеядные беспозвоночные как интеграторы планктонных и бентосных трофических сетей в мелких гиперсолёных озерах Крыма	215
Шаров А. Н. Подледный фитопланктон и его весеннее развитие в северных озерах	217
Шурганова Г. В., Жихарев В. С., Гаврилко Д. Е. Динамика сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища	219
Щука Т. А., Полунина Ю. Ю. Гребневик-вселенец <i>Mnemiopsis leidyi</i> A. Agassiz 1865 в юго-восточной части Балтийского моря	222
Юрикова Д. А., Савченко А. С., Прудковский А. А. Жизненный цикл монстриллоидных копепод (Copepoda: Monstrilloida) в Белом море	225
Юрчак М. И., Полякова Н. В., Гогорев Р. М., Кучерявый А. В. Фитопланктон трех малых рек Ленинградской области	229
АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ	231

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ КОНФЕРЕНЦИИ

Председатель:

- **Ирина Викторовна Телеш**, доктор биологических наук, член Президиума Центрального совета ГБО при РАН, ЗИН РАН, Санкт-Петербург.

Сопредседатели:

- **Сергей Михайлович Голубков**, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, Президент ГБО при РАН, ЗИН РАН, Санкт-Петербург;
- **Владимир Алексеевич Волкогон**, кандидат экономических наук, ректор КГТУ, Калининград;
- **Константин Викторович Бандурин**, кандидат биологических наук, руководитель Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» (АтлантНИРО), Калининград.

Заместители председателя:

- **Елена Николаевна Науменко**, доктор биологических наук, председатель Калининградского отделения ГБО при РАН, профессор, КГТУ, Калининград;
- **Александр Геральдович Архипов**, доктор биологических наук, заместитель председателя Калининградского отделения ГБО при РАН, научный координатор Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» (АтлантНИРО), Калининград;
- **Наталья Анатольевна Кострикова**, кандидат физико-математических наук, проректор по научной работе КГТУ, Калининград.

Члены организационного комитета:

- **Юрий Юлианович Дгебуадзе**, доктор биологических наук, академик РАН, профессор, член Президиума РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва (*председатель*);
- **Михаил Владимирович Флинт**, доктор биологических наук, академик РАН, профессор, заведующий лабораторией экологии планктона Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Александр Леонидович Верещака**, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор, заведующий лабораторией структуры и динамики планктонных сообществ Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Алексей Алексеевич Котов**, доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва;
- **Сергей Орестович Скарлато**, доктор биологических наук, главный редактор международного журнала PROTISTOLOGY (<https://www.zin.ru/journals/protistology/index.htm>), заведующий лабораторией цитологии одноклеточных организмов Института цитологии РАН, Санкт-Петербург;
- **Рудольф Николаевич Буруковский**, доктор биологических наук, профессор, КГТУ, Калининград;
- **Виталий Павлович Семенченко**, член-корреспондент НАН Беларуси, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск;
- **Александр Витальевич Крылов**, доктор биологических наук, директор Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок;
- **Людмила Генриховна Корнева**, доктор биологических наук, заведующая лабораторией альгологии, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок;
- **Светлана Михайловна Никитина**, доктор биологических наук, профессор, Балтийский федеральный университет им. Иммануила Канта, Калининград;

- **Сергей Вадимович Шибает**, доктор биологических наук, заведующий кафедрой водных биоресурсов и аквакультуры КГТУ, Калининград;
- **Елена Петровна Дулепова**, доктор биологических наук, профессор, ТИНРО-Центр, Владивосток;
- **Елена Евгеньевна Ежова**, кандидат биологических наук, заведующая лабораторией морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Сергей Валерьевич Александров**, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией гидробиологии Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» (АтлантНИРО), Калининград.

Рабочий комитет:

- **Юлия Юрьевна Полунина**, канд. биол. наук, ст. н. с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва (*руководитель*);
- **Андрей Александрович Гусев**, канд. биол. наук, ст. н. с. лаборатории гидробиологии Атлантического филиала ФГБНУ «ВНИРО» (АтлантНИРО), Калининград;
- **Ольга Александровна Дмитриева**, канд. биол. наук, н. с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Низами Эйнал оглы Багиров**, н. с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Анна Юрьевна Шартон**, мл. н. с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Мария Максимовна Смирнова**, мл. н. с. лаборатории морской экологии Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва.

Ответственный секретарь оргкомитета:

- **Дарья Олеговна Гусева**, руководитель студенческого офиса Института рыболовства и аквакультуры КГТУ, Калининград.

ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ФИТОПЛАНКТОНА ОЗ. КОМСОМОЛЬСКОГО (Г. КАЗАНЬ) ПОСЛЕ ДНООЧИСТИТЕЛЬНЫХ РАБОТ

Приводятся результаты исследований по восстановлению экосистемы оз. Комсомольского после проведения в 2019 г. мероприятий по его экологической реабилитации, включающих дноочистительные работы. Анализируются показатели сообществ фитопланктона (таксономический состав, численность и биомасса) и данные дешифровки спутниковых снимков (NDVI).

Ключевые слова: фитопланктон, озеро Комсомольское, дноочистительные работы, NDVI

Городские водоемы, выполняющие важные рекреационные и природно-эстетические функции, нуждаются в контроле за их экологическим состоянием и факторами, оказывающими воздействие на качество их вод. В ряде случаев для восстановления водоемов с нарушенным экологическим благополучием требуется проведение реабилитационных мероприятий. Несмотря на большое разнообразие методов, предлагаемых для реабилитации водоемов, существуют противоречивые мнения по их эффективности [Павлова и др., 2011; Рубцова, Алёмов, 2011; Герасимов, Синицкий, 2015].

Озеро Комсомольское (Комсомольский бассейн) находится в черте города Казани (Татарстан) – одного из крупных центров в Среднем Поволжье. Озеро представляет собой искусственно созданный в конце 50-х годов прошлого века бессточный водоем (площадь водной поверхности 1,73-1,76 га, средняя глубина 2,5 м), уровень воды в котором поддерживается закачиванием подземных вод из водозаборной скважины. По имеющимся в литературе данным, в начале 2000-х годов фитопланктон озера был сформирован преимущественно зелеными водорослями (на 68%), по уровню биомассы сообщества водоем характеризовался как мезотрофный [Экология города Казани, 2005]. За период своего существования озеро приобрело природоохранную ценность, обусловленную вселением редких видов харовых водорослей (*Chara contraria* Br. ex Kütz. и *Chara globularis* Thuill.) и пузырчатки обыкновенной (*Utricularia vulgaris* L.), нуждающейся в постоянном контроле и наблюдении на территории Татарстана [Токинова и др., 2019; Токинова, Сергеев, 2019].

Население использует озеро для купания, отдыха на его берегах и ловли рыбы, для подкормки водоплавающих птиц. Вместе с тем, по санитарно-гигиеническим показателям вода в озере не удовлетворяет нормативам, в донных отложениях, мощность которых на отдельных участках достигала 54 см, имелись превышения фонового содержания тяжелых металлов и нефтепродуктов; в подледный период регулярно отмечались высокие концентрации сероводорода и массовая гибель рыбы [Иванов и др., 2019; Токинова, Сергеев, 2019]. В связи с чем, летом 2019 г. на озере был проведен комплекс мероприятий по экологической реабилитации озера, включающий удаление донных отложений по технологии «Geotube». Дноочистительные работы довольно часто применяются в подобной практике, так как оказывают мощное оздоровительное влияние на экосистему водоема и качество воды. Вместе с тем, механическое воздействие на планктонные и бентосные сообщества может приводить к существенному изменению функционирования экосистемы водоема. Во избежание снижения уровня видового разнообразия и для сохранения популяций редких видов флоры в центральной части озера был оставлен нетронутым участок дна (около 25-30% от площади озера) с зарослями харовых водорослей. В последующий период проводились наблюдения за восстановлением растительных сообществ, прозрачностью и цветом воды, состоянием планктонных сообществ.

Целью данной работы является наблюдение за восстановлением таксономического состава и количественных показателей фитопланктона в оз. Комсомольское после дноочистительных работ. Исследования проведены в вегетационный период 2020-2021 гг. Сбор и обработка материала выполнены в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методами. Для оценки восстановления экосистемы озера по сравнению с предшествующим периодом было проведено дешифрование спутниковых снимков Landsat 7 и Landsat 8 и рассчитан нормализованный вегетационный индекс NDVI [Катаев, Бекеров, 2017].

Как показали результаты исследований, на следующий год после выполненных работ (июнь 2020 г.) в озере отмечено массовое развитие золотистых (95% от общей численности и 40% от общей биомассы, с доминированием *Dinobryon divergens* Imhof) и динофитовых водорослей (40% от общей биомассы, *Parvodinium umbonatum* (Stein) Carty), что обусловило изменение цвета воды на желтовато-коричневый. Общая численность фитопланктона при этом превысила 30 млн кл./л, биомасса составила 5,5 мг/л. Доля сопутствующих отделов планктонных водорослей (криптофитовых, диатомовых и зеленых) не превышала 10% от общей. Количественное развитие фитопланктона соответствовало эвтрофным условиям. Показатели видового разнообразия альгоценоза соответствовали низким значениям – всего встречено 18 видов, индекс Шеннона составил 1,69 бит/экз., индекс Пиелу – 0,53. Согласно индексу сапробности (1,86) водоем относился к β -мезосапробной зоне (умеренно-загрязненные воды).

В тот же период 2021 г. (июнь) в структуре фитопланктона произошли изменения. Его основу составили зеленые (с преобладанием *Crucigenia rectangularis* (Näg.) Gay, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb.) и диатомовые водоросли (*Ulnaria ulna* (Nitzsch) Comp.). Цвет воды восстановил зеленоватый оттенок. Повысились показатели видового разнообразия (42 вида, индекс Шеннона составил 2,39 бит/экз., индекс Пиелу – 0,85). Уровень биомассы фитопланктона соответствовал мезотрофным условиям. Проведение наблюдений за количественными показателями фитопланктона на протяжении всего вегетационного сезона 2021 г. показало, что они изменялись в диапазоне 5,0-25,2 млн кл./л и 1,8-9,1 мг/л. Средне вегетационная численность при этом составила $13,7 \pm 1,5$ млн кл./л, биомасса – $3,7 \pm 0,5$ мг/л. Основу альгоценоза формировали зеленые (49% численности и 15% биомассы от средне сезонных значений) и диатомовые (22% и 45%) водоросли. Доля золотистых водорослей в численности фитопланктона значительно возрастала в мае (52%) и сентябре (59%), но в абсолютных значениях не превышала 11,0 млн кл./л.

Вегетационный индекс NDVI, как показатель количества фотосинтетической активной биомассы, все чаще используется в работах для оценки развития фитопланктона [Zhao, 2003; Gao et al., 2015] и мониторинга процессов эвтрофирования водоемов [Tian et al., 2010]. По данным спутниковых снимков за 2018-2021 гг. в пределах границ оз. Комсомольского наблюдалось варьирование средних значений NDVI от максимального в 2018 г. (0,18) до минимального в 2019 г. (-0,07), обусловленного как снижением уровня воды в озере, так и понижением прозрачности воды из-за взмучивания донных отложений (таблица 1). В последующий период отмечается возрастание значений вегетационного индекса до 0,11, указывающее на постепенное восстановление фотосинтетической активной фитопланктонных сообществ к дореабилитационному уровню.

Таблица 1 – Изменение значений вегетационного индекса (NDVI) в июне 2018-2021 гг.

Показатель	Год наблюдений			
	2018	2019	2020	2021
Среднее значение NDVI	0,18	-0,07	0,08	0,11
Диапазон значений	0,02-0,47	-0,21-0,14	-0,08-0,35	-0,08-0,39

Можно заключить, что значительное восстановление основных структурных и биоиндикационных показателей состояния сообществ фитопланктона наблюдается уже на второй год после проведения дноочистительных мероприятий. Предположительно, этому мог способствовать щадящий подход к проведению реабилитации водоема – применение экологосберегающих технологий по очистке дна и сохранение фрагментов фитоценозов для последующего восстановления гидробиологических сообществ озера.

Библиографические ссылки

Герасимов Ю. Л., Сеницкий А. В. Ракообразные в городском пруду после его чистки // Биоэкологическое краеведение: мировые, российские и региональные проблемы. Матер. 4-й Междунар. научно-практ. конф. Самара, 2015. С. 118-123.

Иванов Д. В., Зиганшин И. И., Валиев В. С., Хасанов Р. Р., Маланин В. В., Марасов А. А., Шамаев Д. Е., Паймикина Э. Е. Характеристика донных отложений озера Комсомольское // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Матер. II Междунар. конф., 2019. С. 93-98.

Катаев М. Ю., Бекеров А. А. Методика обнаружения водных объектов по многоспектральным спутниковым измерениям // Доклады ТУСУРа, 2017. Т. 20, №4. С. 105-108.

Павлова О. А., Афанасьева А. Л., Игнатьева Н. В. Биоиндикация по фитопланктону состояния водоемов Санкт-Петербурга после дноочистительных мероприятий // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем. Сборн. тез. докл. II Междунар. конф. СПб., 2011. С. 121.

Рубцова С. И., Алёмов С. В. Влияние дноочистительных работ на экологическое состояние портовых акваторий // Морской экологический журнал. 2011. №2. С. 81-87.

Токинова Р. П., Любарский Д. С., Буторова Л. Е. Особенности населения макрофитов и фитофильной фауны в озере Комсомольское (г. Казань) в зимний период // Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Матер. II Междунар. конф., 2019. С. 341-345.

Токинова Р. П., Сергеев А. С. О причинах массовой гибели рыбы в озере Комсомольское (г. Казань) // Сборн. трудов X Междунар. конгресса «Чистая вода. Казань» (г. Казань, 17-19 октября 2019 г.). Казань: ООО «Новое знание», 2019. С. 119-122.

Экология города Казани. Казань: «Фэн» АН РТ, 2005. 576 с.

Gao G., Liu H., Gu Y., Jia X. Normalized difference phytoplankton index (NDPI) and spatio-temporal cloud filtering for multitemporal cyanobacteria pollution analysis on Erie Lake in 2014 // 8th Intern. Workshop on the Analysis of Multitemporal Remote Sensing Images. 2015. P. 1-4.

Tian Y. Q., Yu Q., Zimmerman M. J. et al. Differentiating aquatic plant communities in a eutrophic river using hyperspectral and multispectral remote sensing // Freshwater Biology. 2010. Vol. 55, №8. P. 1658-1673.

Zhao D. Application of NDVI to detecting algal bloom in the Bohai Sea of China from AVHRR // Ocean Remote Sensing and Applications. SPIE, 2003. Vol. 4892. P. 241-246.

УДК 595.34-13:582.276

Л. О. Аганесова

(Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
cope-lara@mail.ru

РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ КОПЕПОД

ARCTODIAPTOMUS SALINUS И CALANIPEDA AQUAEDULCIS ПРИ ПИТАНИИ МИКРОВОДОРОСЛЯМИ DINOPHYCEAE И CRYPTOPHYCEAE

В экспериментальных условиях определены продукционные характеристики лабораторных популяций солоноватоводных копепод при кормлении их монокультурами микроводорослей двух разных таксономических групп (Dinophyceae и Cryptophyceae). Значимые показатели высокой выживаемости, минимальной длительности развития и наименьшего количества самцов копепод *Arctodiaptomus salinus* наблюдали при питании *Rhodomonas salina*; высокий уровень абсолютной плодовитости – при питании *Prorocentrum cordatum*, максимальный процент выклева – *Prorocentrum micans*. Достоверно высокий уровень абсолютной плодовитости и наибольший процент выклева *C. aquaedulcis* отмечены при питании *P. cordatum*; высокая выживаемость – *P. cordatum* и *Heterocapsa niei*, минимальная длительность развития – *P. cordatum* и *R. salina*.

Ключевые слова: *Arctodiaptomus salinus*, *Calanipeda aquaedulcis*, копеподы, Dinophyceae, Cryptophyceae, микроводоросли, питание, развитие, выживаемость

Arctodiaptomus salinus (Daday, 1885) – широко распространенный в Европе, Азии и Северной Африке пресноводный и солоноватоводный вид, галобионт, обитающий в солоноватоводных и солёных континентальных водоёмах, населяющий в основном стоячие воды, от малых горных бассейнов до больших солёных озёр [Tolomeyev, 2002]. *Calanipeda aquaedulcis* (Kritsch, 1873) – единственный вид рода *Calanipeda*, относится к солоноватоводному комплексу, согласно [Grindley, 1984], имеет морское происхождение и является промежуточной формой адаптации к пресным водам. В минерализованных водах, например, Средиземноморского бассейна [Samchyshyna, 2008], он конкурирует с эвригалинным палеоарктическим видом копепод *A. salinus*.

Целью наших экспериментов было изучение продукционных характеристик копепод *Arctodiaptomus salinus* и *Calanipeda aquaedulcis* при питании микроводорослями, относящимися к классам Dinophyceae и Cryptophyceae, и различающимися по биохимическому составу.

Эксперименты проводили на лабораторных культурах *A. salinus* и *C. aquaedulcis* при $21 \pm 1,5^\circ\text{C}$, длительность жизненного цикла копепод, выживаемость и плодовитость оценивали при индивидуальном культивировании. В качестве питания использовали микроводоросли Dinophyceae: *Prorocentrum cordatum* ((Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975), *Prorocentrum micans* (Ehrenberg, 1834), *Glenodinium foliaceum* (F. Stein, 1883), *Heterocapsa niei* (Loeblich III) L. C. Morrill & Loeblich III 1981; Cryptophyceae: *Rhodomonas salina* ((Wislouch) D. R. A. Hill & R. Wetherbee, 1989), *Rhodomonas storeatuloformis* IBSS-59 [Khanaychenko et al., 2022]; легко культивируемых в искусственных условиях, находящихся в размерном диапазоне частиц, подходящих для питания копепод на разных стадиях развития. Концентрацию пищи поддерживали *ad libitum* (0,02-0,08 мг·сух. массы·мл⁻¹). Для всех полученных данных были рассчитаны средние арифметические (M), доверительный интервал (CI, 95%), стандартные отклонения, достоверность ($p < 0,05$) различий выборочных средних с помощью t-критерия Стьюдента.

Для *A. salinus* были получены достоверно ($p < 0,05$) отличимые показатели выживаемости на Cryptophyceae (низкая выживаемость до $43 \pm 24\%$ при питании копепод микроводорослями *R. storeatuloformis* и высокая – до $93 \pm 9\%$ – при *R. salina*), в отличие от недостоверных на Dinophyceae. Общая длительность развития, как и отдельно науплианого и копеподитного периодов развития, была достоверно максимальна у копепод *A. salinus* при питании *H. niei* и *R. storeatuloformis* по сравнению с питанием другими видами микроводорослей, относящихся к Dinophyceae и Cryptophyceae.

Для *C. aquaedulcis* достоверный уровень высокой выживаемости отмечен при питании *H. niei* ($92 \pm 9\%$) и *P. cordatum* ($93 \pm 9\%$), в отличие от питания *R. salina* ($65 \pm 16\%$). Общая длительность развития N1–C6, как и длительность копеподитного периода были достоверно наибольшие при питании копепод *C. aquaedulcis* и *H. niei*. Наименьший период науплиального развития, также как и общая длительность развития у *C. aquaedulcis* наблюдались при кормлении *R. salina*.

В целом, чётких отличий соотношения полов у обоих видов копепод не отмечено. Однако достоверно было получено наименьшее количество самцов ($20 \pm 20\%$) *A. salinus* при питании *R. salina*, а наибольшее ($65 \pm 19\%$) – *H. niei*. У другого вида копепод достоверных отличий соотношения полов не обнаружено.

Теоретически, поддержание соотношения полов 1:1 считается стабильной стратегией для популяций диплоидных организмов [Fisher, 1930]. Однако в природных популяциях соотношение полов часто бывает далеко от равновесия, и обнаруживается преобладание как самцов, так и самок, обусловленное сезонными и пространственными изменениями [Sapir et al., 2008]. Согласно гипотезе [Sapir et al., 2008], смещение соотношения полов в сторону самцов может свидетельствовать о неоптимальных условиях окружающей среды: экстремальные температуры и/или высокая солёность, или неадекватная обеспеченность пищей. Вопрос о влиянии факторов на дифференциацию и соотношении полов в популяциях копепод все ещё остаётся не вполне решённым. Не ясен и сам механизм дифференциации пола и факторы, влияющие на соотношение самцов и самок в популяции. Поэтому успешное объяснение этого вопроса требует дополнительных исследований.

У *A. salinus* при питании *R. storeatuloformis* и *H. niei* отмечен достоверно низкий уровень абсолютной плодовитости, тогда как высокий – зафиксирован при питании копепод *P. cordatum*. В то же время питание *P. cordatum* и *H. niei* соответствует достоверно низкому проценту выклева науплиусов у *A. salinus*, хотя питание копепод другим видом Dinophyceae (*P. micans*) обеспечивает максимальный процент – 95%. При питании *A. salinus* Cryptophyceae достоверных различий процента выклева отмечено не было.

Для *C. aquaedulcis* достоверно высокий уровень абсолютной плодовитости отмечен при питании *P. cordatum*. Наименьший процент выклева у *C. aquaedulcis* отмечен на *R. salina*.

Репродуктивные характеристики самок копепод при питании монокультурой микроводорослей могут служить показателями биохимической адекватности кормового объекта пищевым потребностям копепод [Lacoste et al., 2001]. Известно, что каляноидные копеподы имеют ограниченные способности к синтезу незаменимых жирных кислот, а жирнокислотный состав у микроводорослей разных классов значительно варьирует [Zhukova, Aizdaicher, 1995], поэтому с различными микроводорослями в организм копепод поступает разное количество необходимых им для развития компонентов. Микроводоросли *P. cordatum* характеризуются высоким содержанием высоконенасыщенной жирной кислоты ДГК (22:6n-3, докозагексаеновой кислоты) и низким содержанием ЭПК (20:5n-3, эйкозапентаеновой) [Makri et al., 2011]; тогда как *R. salina* – низким содержанием как ЭПК, так и ДГК [Guevara et al., 2011]. Именно содержание и соотношение этих двух ненасыщенных жирных кислот в составе микроводорослей, предположительно, и является одним из основных факторов, оказывающих влияние на репродукционные характеристики каляноидных копепод [Ханайченко, 1999].

Результаты наших исследований показали, что монокультуры микроводорослей *P. cordatum*, *P. micans* и *R. salina* являются оптимальными кормовыми объектами для продуцирования яиц самками *A. salinus*, выживаемости и скорости развития этих копепод на всем протяжении онтогенеза. Монокультуры *R. storeatuloformis* и *H. niei*, по-видимому, не удовлетворяет полностью потребностей данных видов копепод по незаменимым компонентам пищи для роста и развития определённых стадий копепод (наблюдается низкие выживаемость на протяжении всех стадий онтогенеза, абсолютная плодовитость и процент выклева) и поэтому оказываются не подходящими для использования в качестве пищевого объекта при культивировании данного вида.

У *C. aquaedulcis* только при питании монокультурой *P. cordatum* отмечается высокий процент выживаемости на протяжении всех стадий развития от N1 до C6 короткая продолжительность развития и высокий процент выклева. Следовательно, среди представленных Dinophyceae и Cryptophyceae только *P. cordatum* можно отнести к оптимальному кормовому объекту для развития и выживаемости копепод данного вида.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме: «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0)

Библиографические ссылки

Ханайченко А. Н. Влияние микроводорослевой диеты на характеристики воспроизводства копепод // Экология моря. 1999. Вып. 49. С. 56-61.

Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection / Oxford: Clarendon Press, 1930. 365 p.

Grindley J. R. The zoogeography of the Pseudodiaptomidae // Crustaceana. 1984. Suppl. 7. P. 217-228.

Guevara M., Bastardo L., Cortez R., Arredondo-Vega B., Romero L., Gómez P. Pastas de *Rhodomonas salina* (Cryptophyta) como alimento para *Brachionus plicatilis* (Rotifera) // Rev. Biol. Trop. 2011. Vol. 59, iss. 4. P. 1503-1515.

Khanaychenko A. N., Popova O. V., Rylkova O. A., Aleoshin V. V., Aganesova L. O., Saburova M. *Rhodomonas storeatuloformis* sp. nov. (Cryptophyceae, Pyrenomonadaceae), a new cryptomonad from the Black Sea: morphology versus molecular phylogeny // Fottea. 2022. DOI.org/10.5507/fot.2021.019.

Lacoste A., Poulet S. A., Cueff A., Kattner G., Ianora A., Laabir M. New evidence of the copepod maternal food effects on reproduction // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2001. Vol. 259, iss. 1. P. 85-107.

Makri A., Bellou S., Birkou M. et al. Lipid synthesized by micro-algae grown in laboratory and industrial scale bioreactors // Eng. Life Sci. 2011. Vol. 11, iss. 1. P. 52-58.

Samchyshyna L. V. Ecological characteristic of Calanoids (Copepoda, Calanoida) of the Inland Waters of Ukraine // Vestn. Zool. 2008. Vol. 42, iss. 2. P. 32-37.

Sapir Y., Mazer S. J., Holzapfel C. Sex ratio // Jorgensen Encyclopedia of Ecology. 2008. Vol. 4. P. 3243-3248.

Tolomeyev A. P. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) in Lake Shira (Khakasia) // Aquatic Ecol. 2002. Vol. 36, iss. 2. P. 229-234.

Zhukova N. V., Aizdaicher N. A. Fatty acid composition of 15 species of marine microalgae // Phytochemistry. 1995. Vol. 39, iss. 2. P. 351-356.

УДК 574.55

С. В. Александров, Л. В. Рудинская
(Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия)
hydrobio@mail.ru

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И КОНЦЕНТРАЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА ФИТОПЛАНКТОНА В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ В УСЛОВИЯХ БИОИНВАЗИИ МОЛЛЮСКА

По результатам многолетних исследований (2001-2021) прослежено влияние масштабного вселения моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* на биопродуктивность лагунной экосистемы Вислинского залива. Показано, что первичная продукция фитопланктона сохранилась на многолетнем гипертрофном уровне, несмотря на значительное снижение концентрации хлорофилла «а» (обилия фитопланктона).

Ключевые слова: биоинвазия, первичная продукция, хлорофилл, моллюск, трофическое состояние

Вислинский залив – одна из крупнейших лагун Европы, который находится под сильным воздействием природных условий (водообмен с Балтийским морем, речной сток, градиент солености) и антропогенного влияния (судоходство, портовые сооружения и другое). Исследования первичной продукции, лежащей в основе функционирования водных экосистем, позволили отнести Вислинский залив к самым продуктивным водоемам Европы [Александров, 2010]. Вселение новых видов может вести к значительной трансформации водных экосистем, и проведены многочисленные исследования изменения структуры планктонных и донных сообществ, в т.ч. в Вислинском заливе [Науменко и др., 2014]. Однако влияние вселения новых видов зообентоса на первичную продукцию недостаточно изучено, так как требует ежемесячных многолетних наблюдений продуктивности фитопланктона.

Проведен анализ многолетних (2001-2021) ежемесячных с марта-апреля по ноябрь-декабрь исследований первичной продукции, концентрации хлорофилла, структуры и биомассы зообентоса и других гидробиологических, гидрохимических и гидрологических пока-

зателей, полученных в рамках мониторинговых исследований АтлантНИРО. Расположение станций соответствует гидрологическому и гидрохимическому делению и позволяет охватить всю российскую акваторию, в том числе вдоль градиента солености от устья реки Преголя до морского пролива. Многолетние комплексные гидробиологические исследования позволяют дать представление о влиянии вселения и массового развития моллюска-фильтратора на первичную продукцию и эвтрофирование в высокопродуктивной лагунной экосистеме.

Вислинский залив испытывает интенсивную внешнюю биогенную нагрузку с речным стоком и со сточными водами полумиллионной Калининградской агломерации. На протяжении XX века наблюдалось увеличение биогенной нагрузки, и в современный период, несмотря на ввод новых очистных сооружений, концентрации биогенных элементов, в частности фосфора, превышают уровень, вызывающий эвтрофирование водоемов. В летний период концентрация фосфатов 50-100 мкгР/л, а соотношение минеральных форм азота и фосфора меньше 7 [Александров, 2010; Александров, Сташко, 2021]. В Балтийском регионе в последние десятилетия наблюдаются климатические изменения, обуславливающие устойчивый тренд повышения температуры и увеличении числа «теплых лет» в Вислинском заливе. Это в сочетании с повышенной биогенной нагрузкой и рядом других природных факторов, создает условия для «цветения» воды, прежде всего, за счет развития синезеленых водорослей.

Согласно проведенным исследованиям, для всей российской акватории Вислинского залива средняя первичная продукция в 2001-2010 и 2011-2021 гг. (429 и 482 гС·м⁻²·год⁻¹) была в 1,5 раза выше, чем в середине 70-х годов прошлого века (300 гС·м⁻²·год⁻¹). Полученные данные свидетельствуют о значительном эвтрофировании этой лагунной экосистемы за последние несколько десятилетий. Уровень первичной продукции в Вислинском заливе соответствует «гипертрофному» статусу и является одним из наибольших среди других акваторий и водоемов бассейна Балтийского моря.

За мониторинговый период (2001-2021 гг.) ежегодное летнее «цветение» воды наблюдалось до 2010 г. В июле или августе средние для российской акватории залива концентрации хлорофилла «а», отражающие обилие фитопланктона, достигали 70-79 мг/м³.

Период, характеризующийся регулярным «цветением» водорослей, предшествовал вселению североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), который впервые был зарегистрирован в 2010 г. Благоприятные кормовые условия для фильтратора, отсутствие конкурентов за пищу на большей части акватории и сочетание низкой солености, мягкого субстрата позволили этому моллюску к 2011 г. расселиться на обширной акватории Вислинского залива и достичь высокой биомассы [Рудинская, Гусев, 2012]. С 2010 г. по 2011 г. биомасса *R. cuneata* увеличилась с 5 до 305 г/м², его доля в сообществе с 7 до 84%, а общая биомасса зообентоса с 76 до 361 г/м². В последующие годы биомасса моллюска в российской части Вислинского залива возросла до 663 г/м² в 2012 г. и достигла максимума 1606 г/м² в 2015 г., составляя 96-98% общей биомассы зообентоса (рисунок 1).

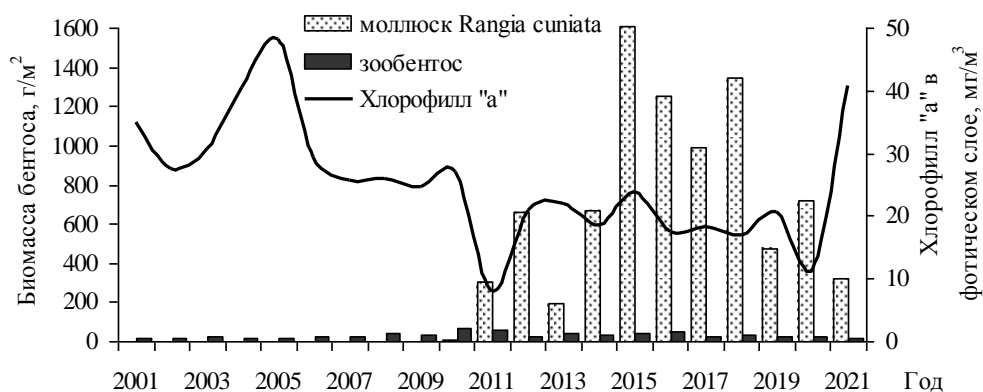


Рисунок 1 – Средняя за безледный период биомасса зообентоса и концентрация хлорофилла «а»

Вселение и массовое развитие моллюска-фильтратора привело к существенной перестройке структуры, обилия и сезонной динамики фитопланктона и существенным образом сказалось на экосистеме Вислинского залива. В 2011 г., когда в заливе впервые наблюдалось очень интенсивное развитие *R. cuneata*, летнее «цветение» водорослей отсутствовало, и на протяжении всего безледного периода был низкий уровень концентрации хлорофилла «а» (4-18 мг/м³), а в средня за год концентрация хлорофилла «а» (8 мг/м³) была на минимальном уровне за весь период мониторинга. В 2012 г. также не наблюдалось характерное для июля-августа «цветение» водорослей, вероятно из-за интенсивного выедания водорослей моллюском-фильтратором. В последующем (2013-2020 гг.) сезонная динамика концентрации хлорофилла (обилия фитопланктона) восстановилась, но на более низком уровне и летом (июль-август) средние для российской акватории концентрации хлорофилла «а» не превышали 40-45 мг/м³.

В целом, после вселения моллюска-фильтратора *R. cuneata* средняя за безледный период концентрация хлорофилла «а» уменьшилась почти в 2 раза (с 32 мг/м³ в 2001-2010 гг. до 18 мг/м³ в 2011-2020 гг.), тогда как биомасса бентоса возросла в 29 раз (с 29 г/м² в 2001-2010 гг. до 856 г/м² в 2011-2020 гг.) (см. рисунок 1). Аналогичное снижение было характерно для биомассы фитопланктона, которая также снизилась в 2,5 раза (с 12,2 г/м³ в 2002-2010 гг. до 4,8 г/м³ в 2011-2019 гг.) [Dmitrieva et al., 2021].

Вселение моллюска-фильтратора оказало положительный эффект на экологическое состояние Вислинского залива. На всей акватории в 2011-2020 гг. качество воды, оцененное по концентрации хлорофилла «а», улучшилось с «плохого» (>30 г/м³) на «допустимый» уровень (12-30 г/м³) по классификации, принятой для вод Балтийского моря.

Анализ данных позволил оценить влияние вселения моллюска-фильтратора на первичную продукцию планктона в Вислинском заливе. Наиболее сильное воздействие наблюдалось в 2011 г., когда впервые отмечено очень интенсивное развитие *R. cuneata*, отсутствовало летнее «цветение» и был минимальный уровень обилия фитопланктона (концентрации хлорофилла). В этих условиях в фитопланктоне произошло резкое увеличение суточных ассимиляционных чисел (САЧ), как показателя скорости фотосинтеза, которые достигали в среднем для акватории в мае и июле 340 и 210 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹, а в среднем за вегетационный период 2011 г. составили 130 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹. До вселения моллюска-фильтратора в 2001-2010 гг. средние за безледный период САЧ были многократно ниже, составляя в среднем 46 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹. Столь высокие величины САЧ уникальны для водных экосистем и свидетельствуют об очень высокой скорости роста водорослей как ответной реакции на их интенсивное выедание моллюском-фильтратором. Благодаря этому, а также увеличению прозрачности воды и толщины фотической зоны в 1,5 раза, первичная продукция под м² в 2011 г. (437 гС·м⁻²·год⁻¹) сохранилась на среднемноголетнем уровне, несмотря на снижение концентрации хлорофилла (обилия фитопланктона) в 4 раза (со среднемноголетней величины 32 до 8 мг/м³). В следующем 2012 г. несмотря на увеличение биомассы моллюска *R. cuneata* в 2 раза (до 663 г/м²), произошла адаптационная перестройка в сезонной динамике обилия и продуктивности фитопланктона: концентрация хлорофилла «а» увеличилась в 2,5 раза, САЧ осталась на высоком уровне (в августе 315, в среднем за год 100 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹), в результате продукция фитопланктона достигла максимальной величины (537 гС·м⁻²·год⁻¹) за весь период исследований с 2001 г. В последующие 2013-2020 гг., биомасса моллюска-фильтратора возрастала, определяя снижение концентрации хлорофилла и биомасса фитопланктона м³ вдвое, но за счет активной фильтрации прозрачность воды увеличилась с 0,6 до 1,0 м в среднем за год, а толщина фотического слоя с 1,6 до 2,7 м. Как следствие, концентрация хлорофилла «а» в фотическом слое сохранилась на уровне до вселения *R. cuneata* (в среднем 51 мг/м³ в 2001-2010 гг. и 45 мг/м³ в 2013-2020 гг.). В результате восстановления уровня хлорофилла «а» в фотическом слое САЧ вновь вернулось к прежнему уровню (в среднем 36 мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹ за 2013-2020 гг.). Как следствие, первичная продукция планкто-

на вновь стала соответствовать и в отдельные годы превышать уровень, характерный для предыдущего десятилетия, отражая гипертрофное состояние водоема.

Значительные изменения в бентосном сообществе отмечены в 2021 г., когда биомасса *R. cuneata* снизилась более чем вдвое и была представлена преимущественно крупными особями. Как следствие этого и одновременно очень интенсивного прогрева вод, в Вислинском заливе впервые с 2011 г. наблюдалось «цветение» вод, которое было вдвое больше, чем максимально отмечалось до вселения моллюска (184 мг/м³ в августе 2021 г.). В результате продукция фитопланктона в 2021 г. была максимальной за весь период наблюдений с 2001 г.

Таким образом, вселение североамериканского двустворчатого моллюска-фильтратора *R. cuneata* в лагунную экосистему Вислинского залива значительно снизило обилие фитопланктона (по концентрации хлорофилла) и улучшило качество воды в 2011-2020 гг. Однако первичная продукция фитопланктона сохранилась на многолетнем гипертрофном уровне. Если глобальное потепление продолжится, можно ожидать продолжения многолетнего увеличения первичной продукции в Вислинском заливе. Снижение активной биоинвазии *R. cuneata*, может приводить к летнему «гиперцветению» синезеленых водорослей и формированию неблагоприятных условий (ухудшение качества вод, дефицит кислорода и другие) в лагунной экосистеме Вислинского залива.

Библиографические ссылки

Александров С. В. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский и Куршский заливы). Калининград: АтлантНИРО, 2010. 228 с.

Александров С. В., Сташко А. В. Пространственное распределение и сезонная динамика биогенных элементов в Вислинском заливе в 2019 году // Известия КГТУ. 2021. №60. С. 11-21.

Науменко Е. Н. Рудинская Л. В., Гусев А. А. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря // Региональная экология. 2014. №1-2 (35). С. 21-28.

Рудинская Л. В., Гусев А. А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G. V. Sowerby, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. 2012. №2. С. 115-128.

Dmitrieva O. A., Semenova A. S., Rudinskaya L. V., Gusev A. A., Podgorny K. A. Dynamics of planktonic communities in the Vistula lagoon before and after the invasion of *Rangia cuneata* (G. V. Sowerby I, 1831) // Invasion of alien species in Holarctic. Borok-VI: sixth international Symposium. Book of abstracts. Kazan: Buk, 2021. P. 60.

УДК 574.5

**Е. В. Ануфриева¹, А. О. Лантушенко², Я. В. Мегер²,
А. В. Гаджи², Н. В. Шадрин¹**

¹Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского
РАН, Севастополь, Россия;

²Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия)
lena_anufrieva@mail.ru

ЧЕТЫРЕ ДВУПОЛЫХ ВИДА ARTEMIA (ANOSTRACA) В ГИПЕРСОЛЕННЫХ ОЗЕРАХ КРЫМА: КАК ОБЪЯСНИТЬ ТАКОЕ ВЫСОКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ?

В гиперсоленых озерах Крыма существует четыре двуполых вида артемий, при этом три вида одновременно найдены в одном из озер, что ранее нигде не отмечали.

Ключевые слова: виды-вселенцы, *Artemia salina*, *Artemia urmiana*, *Artemia monica*, *Artemia sinica*

Artemia spp. (Anostraca) играют ключевую многоаспектную роль в большинстве экосистем гиперсоленых вод по всей планете, исключая Антарктиду [Eimanifar et al., 2014; Shadrin et al., 2019; Sainz-Escudero et al., 2021]. Они часто служат основным источником пищи для огромного количества птиц [Muñoz et al., 2013]. Цисты *Artemia* являются ценнейшим компонентом кормления личинок рыб и коммерческих ракообразных. В настоящее время в мире, наряду с партеногенетическими популяциями, обитает всего 4 вида двуполых артемий: *A. salina* (Linnaeus, 1758), *A. urmiana* Günther, 1890, *A. monica* Verrill, 1869 (синоним *A. franciscana* Kellogg, 1906) и *A. sinica* Cai, 1989 [Sainz-Escudero et al., 2021, 2022]. До последнего времени в Крыму было известно о существовании двух двуполых аборигенных видов (*A. salina* и *A. urmiana*) и партеногенетических популяций разной плоидности [Ануфриева, Шадрин, 2013; Shadrin, Anufrieva, 2017].

Впервые проведен молекулярно-генетический филогенетический анализ с использованием двух генов: ядерного гена 18S rDNA и митохондриального маркера цитохром оксидазы С (CO1). ДНК выделяли из отдельных особей, собранных в различных озерах Крыма. Оценку чистоты полученной геномной ДНК и ее количество делали на нанофотометре Inplen (Германия) с гель-электрофорезом в 1% агарозном геле. ПЦР-реакцию осуществляли с использованием пар праймеров 18d-50 и R58 для 18S последовательности и jgLCO1490 и jgHCO2198 для CO1 гена. Полученные последовательности 18S рРНК и CO1 сравнивали с таковыми в базе данных Национального Центра биотехнологической информации. В программах MEGA X и MrBayes проводили филогенетический анализ [Ronquist, 2012; Kumar, 2018]. В программе Bioedit осуществляли фильтрацию выравнивания перед построением дерева. Параметрическая модель Kimura 2 была определена как наиболее подходящая модель эволюции нуклеотидов [Kimura, 1980]. Реконструкцию филогенетического дерева делали методом максимального правдоподобия Байеса. Достоверность установленной топологии проверяли при помощи bootstrap-анализа (1000 итераций). В качестве внешней группы использовали последовательности AY519840.1 *Streptocephalus proboscideus* для ITS и HQ972028.1 *Daphnia tenebrosa* voucher_BIOUGCAN для CO1.

Проанализированные особи из двуполых популяций образовали клады с видами *A. salina*, *A. urmiana*, *A. sinica* и *A. monica*. В озере Сасык-Сиваш найдены только *A. salina*, в озере Акташское обнаружены представители двух видов – *A. urmiana* и *A. monica*, а в озере Аджиголь – три вида *A. urmiana*, *A. sinica* и *A. monica*. Двуполые особи из озер Аджиголь и Акташское образуют общую кладу с партеногенетическими популяциями. Крымские особи *A. salina* образуют отдельную группу в общей кладе *A. salina*. Полученные времена происхождения и расхождения видов *Artemia* в целом соответствуют полученным ранее [Sainz-Escudero et al., 2021]. Из исследованных в данной работе популяций наибольшее время расхождения соответствует кладе *A. sinica*, далее *A. salina* и позже всех произошло отделение крымской популяции в кладе *A. urmiana*. При этом крымская популяция *A. urmiana*, вероятно, произошла от более старых популяций, что соответствует результатам, полученным ранее [Eimanifar et al., 2015].

A. salina и *A. urmiana* являются аборигенами Крымского полуострова, по крайней мере, существуют здесь очень давно [Ануфриева, Шадрин, 2013]. Американский вид *A. monica*, найденный в озере Аджиголь, считается глобально инвазионным видом, из-за широкого использования его цист в аквакультуре [Vikas et al., 2012; Scalone, Rabet, 2013; Eimanifar et al., 2014]. После попадания вида в новый регион, цисты быстро распространяются птицами на тысячи километров [Хоменко, Шадрин, 2009; Muñoz et al., 2014]. В 1990 г. в небольшом гиперсоленом озере Янышское (Керченский полуостров) проводились эксперименты с использованием приобретенных цист *A. monica* из Большого Солёного озера (США), таким образом, вид, скорей всего, и попал в Крым, а в дальнейшем мог быть легко занесен птицами и в другие крымские озера. Вопрос попадания *A. sinica* в Крым не ясен, их цисты могли быть также занесены человеком, хотя нельзя исключить и дальний занос птицами с востока. Рядом с озером Аджиголь, где найден вид, на расстоянии 2-3 км находится другое озеро Кучук-

Аджиголь (соленость 5-7 г/л). Ранее в нем были найдены 3 вида циклопов из юго-восточной Азии, занесенные птицами [Anufriieva et al., 2014]. Оба озера интенсивно используются водными птицами, совершающими различные миграции. Попав в новый регион, *A. monica* начинает быстро изменяться, приспосабливаясь к условиям нового региона [Kappas et al., 2004; Asem et al., 2019; Thirunavukkarasu et al., 2021]. Быстрой изменчивости и адаптируемости вида в новых условиях способствует то, что у него имеются различные альтернативные паттерны экспрессии генов [De Vos et al., 2021; Lee et al., 2022].

Многочисленные гиперсоленые водоемы Крыма сильно различаются по диапазонам изменчивости солености и по геохимическим особенностям, демонстрируют большую сезонную и межгодовую изменчивость, что может способствовать с одной стороны адаптивной радиации, а с другой – поддержанию видового разнообразия артемий. Можно предположить, что, скорей всего, в Крыму все виды смогут совместно существовать, не вытесняя друг друга полностью. Находка одновременно трех двуполых видов в одном озере, также поддерживает такое предположение.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда, проект №18-16-00001 (для Е. В. Ануфриевой, Н. В. Шадрина), молекулярно-генетическая часть работы выполнена в рамках программы Приоритет-2030 Севастопольского государственного университета (стратегический проект №3), рег. № НИОКТР 121121700318-1 (для А. О. Лантушенко, Я. В. Мегера, А. В. Гаджи)

Библиографические ссылки

Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Гипотеза происхождения *Artemia urmiana* (Anostraca, Crustacea) в Крыму: попытка палеорекострукции. Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «География». 2013. 26(65), №2: 3-8.

Хоменко С. В., Шадрин Н. В. Иранский эндемик артемия урмиана в гиперсоленом озере Кояшское (Крым, Украина): предварительное обоснование заноса птицами. Бранта: Сб. науч. трудов Азово-Черноморской орнитологической станции. 2009. 12: 81-91.

Anufriieva E., Hołyńska M., Shadrin N. Current invasions of Asian Cyclopid species (Copepoda: Cyclopidae) in Crimea, with taxonomical and zoogeographical remarks on the hypersaline and freshwater fauna. Annales Zoologici. 2014. 64(1): 109-130.

Asem A., Eimanifar A., Li W., Wang P. Z., Brooks S. A., Wink M. Phylogeography and population genetic structure of an exotic invasive brine shrimp, *Artemia* Leach, 1819 (Crustacea: Anostraca), in Australia. Australian Journal of Zoology. 2019. 66(6): 307-316.

De Vos S., Rombauts S., Coussement L., Dermauw W., Vuylsteke M., Sorgeloos P., Clegg J. S., Nambu Z., Van Nieuwerburgh F., Norouzitallab P., Van Leeuwen T. The genome of the extremophile *Artemia provides* insight into strategies to cope with extreme environments. BMC Genomics, 2021. 22(1): 1-26.

Eimanifar A., Van Stappen G., Marden B., Wink M. *Artemia* biodiversity in Asia with the focus on the phylogeography of the introduced American species *Artemia franciscana* Kellogg, 1906. Molecular Phylogenetics and Evolution. 2014. 79: 392-403.

Eimanifar A., Van Stappen G., Wink M. Geographical distribution and evolutionary divergence times of Asian populations of the brine shrimp *Artemia* (Crustacea, Anostraca). Zoological Journal of the Linnean Society. 2015. 174(3): 447-445.

Kappas I., Abatzopoulos T. J., Van Hoa N., Sorgeloos P., Beardmore J. A. Genetic and reproductive differentiation of *Artemia franciscana* in a new environment. Marine Biology. 2004. 146(1): 103-117.

Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. Journal of Molecular Evolution. 1980. 16: 111-120.

Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms. Molecular Biology and Evolution. 2018. 35: 1547-1549.

Lee J., Cho B. C., Park J. S. Transcriptomic analysis of brine shrimp *Artemia franciscana* across a wide range of salinities. *Marine Genomics*. 2022. 61: 100919.

Muñoz J., Gómez A., Figuerola J., Amat F., Rico C., Green A. J. Colonization and dispersal patterns of the invasive American brine shrimp *Artemia franciscana* (Branchiopoda: Anostraca) in the Mediterranean region. *Hydrobiologia*. 2014. 726(1): 25-41.

Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J. C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S. E., Sánchez-Gracia A. DnaSP 6: DNA Sequence Polymorphism Analysis of Large Datasets. *Molecular Biology and Evolution*. 2017. 34: 3299-3302.

Sainz-Escudero L., Karen López-Estrada E., Rodríguez-Flores P. C., García-París M. Brine shrimps adrift: historical species turnover in Western Mediterranean *Artemia* (Anostraca). *Biological Invasions*. 2022. 18: 1-22.

Sainz-Escudero L., López-Estrada E. K., Rodríguez-Flores P. C., García-París M. Settling taxonomic and nomenclatural problems in brine shrimps, *Artemia* (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca), by integrating mitogenomics, marker discordances and nomenclature rules. 2021. *PeerJ*. 9: e10865.

Scalone R., Rabet N. Presence of *Artemia franciscana* (Branchiopoda, Anostraca) in France: morphological, genetic, and biometric evidence. *Aquatic Invasions*. 2013. 8(1): 67-76.

Shadrin N. V., Anufriieva E. V. Size polymorphism and fluctuating asymmetry of *Artemia* (Branchiopoda: Anostraca) populations from the Crimea. *Journal of Siberian Federal University Biology*. 2017. 10(1): 114-126.

Shadrin N., Yakovenko V., Anufriieva E. Suppression of *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) populations by predators in the Crimean hypersaline lakes: A review of the evidence. *International Review of Hydrobiology*. 2019. 104(1-2): 5-13.

Thirunavukkarasu S., Gunasagaran K., Natesan M. Genetic variability of *Artemia franciscana* populations from different salterns of southeast coast of India. *Meta Gene*. 2021. 28: 100887.

Vikas P. A., Sajeshkumar N. K., Thomas P. C., Chakraborty K., Vijayan K. K. Aquaculture related invasion of the exotic *Artemia franciscana* and displacement of the autochthonous *Artemia* populations from the hypersaline habitats of India. *Hydrobiologia*. 2012. 684(1): 129-142.

УДК 574.583+574.635+550.42(571.55)

Е. Ю. Афонина, Н. А. Ташлыкова
(Институт природных ресурсов, экологии и криологии
Сибирского отделения РАН, Чита, Россия)
NatTash2005@yandex.ru

ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ТЕХНОГЕННЫХ ВОДОЕМОВ ГОРНОПРОМЫШЛЕННЫХ ТЕРРИТОРИЙ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Объекты исследований – разнообразные озёрные образования, сформировавшиеся при разработке месторождений полезных ископаемых в Восточном Забайкалье. В работе впервые охарактеризовано видовое разнообразие и структура сообществ гидробионтов таких объектов в регионе с аридным климатом.

Ключевые слова: месторождение, техногенные водоемы, фитопланктон, зоопланктон

Одной из основных отраслей экономики Забайкальского края является горнорудная промышленность. Однако техногенные водоемы на территории края остаются малоизученными в плане исследования водных экосистем в условиях антропогенного влияния. Хорошими показателями качества водной среды, в том числе и техногенного характера, традиционно служат гидробионты. Целью настоящей работы является изучение основных характе-

ристик планктонных сообществ водорослей и беспозвоночных. Территория горнопромышленных объектов Юго-Восточного Забайкалья – Шерловогорское олово-полиметаллическое, Спокойнинское вольфрамное, Жипкошинское сурьмяное, Малокулундинское и Орловское редкометалльные месторождения – находится в пределах Онон-Аргунской степи [Солодухина, Помазкова, 2014].

Полевые исследования проводились в июне 2021 г. на водоемах горнопромышленных объектов Шерловогорского (7 водных объектов), Жипкошинского, Орловского (по 2 водоема) и Спокойнинского (1 водоем) месторождений. В районе Малокулундинского месторождения опробовалась р. Малая Кулинда (приток р. Онон) в двух точках и образованный ею подпрудный водоём. Отбор гидробиологических проб осуществлялся в прибрежье (глубина до 0,5 м), а по Шерловогорскому карьере и Орловскому хвостохранилищу и в центральной (глубоководной) части водоемов. Сбор и анализ проб фито- и зоопланктона проводился с использованием стандартных методик [Киселев, 1969; Садчиков, 2003].

Главной отличительной особенностью охваченных исследованиями водных объектов является широкий диапазон значений pH водной среды, определяющий наличие различных по кислотности типов вод [Чечель, Замана, 2009]. В фитопланктоне обследованных водоемов зарегистрировано 75 таксонов рангом ниже рода из 8 отделов (Chlorophyta – 29 таксонов, Bacillariophyta – 25, Cyanobacteria – 5, Chrysophyta – 4, Cryptophyta, Charophyta, Dinophyta и Euglenophyta – по 3 таксона). Наименьшее число таксонов (2) отмечено в Шерловогорском хвостохранилище, наибольшее (52) – в подпрудном озере у пгт. Шерловая Гора. В Шерловогорском рудном карьере водоросли планктона не обнаружены. В составе фитопланктона преобладали зеленые (8-59%) и диатомовые (14-50%) водоросли. Chlorophyta и Bacillariophyta имели наибольший вес в Шерловогорском и Орловском хвостохранилищах, Bacillariophyta – в Спокойнинском хвостохранилище и подпрудном озере (р. Малая Кулинда). Доминирующий комплекс фитопланктона носил преимущественно хлорофитово-диатомовый характер с некоторой долей участия золотистых и криптофитовых водорослей. Численность и биомасса водорослей изменялись в широких пределах, от 1,84 (пруд Шерловогорского месторождения) до 1627,68 тыс. кл./л (Орловское хвостохранилище) и от 0,58 (Шерловогорское хвостохранилище) до 1691,08 мг/м³ (озеро под отвалами рудного карьера) соответственно. Видовое богатство фитопланктона отражает особенности химического состава воды. Оно многократно выше в неагрессивных и нейтрально-слабощелочных водах (pH 7-8,8), чем в водоемах с низким значением pH (pH<5), закисленных рудными дренажными водами. В экосистемах озер под влиянием низких pH и тяжелых металлов происходят снижение видового разнообразия и увеличение вариабельности биомассы фитопланктона [Шаров, 2020]. Альгофлора в кислой среде, являющейся экстремальным местообитанием [Seckbach et al., 2007], характеризуется низким видовым богатством и простой структурой сообщества.

В зоопланктоне отмечено 63 таксона рангом ниже рода, среди них Rotifera – 40 видов и подвидов, Cladocera – 13 видов и Copepoda – 10. Общее количество таксонов изменялось от 2-3 (Жипкошинский карьер и подпрудное озеро – р. Малая Кулинда) до 32 (Орловское хвостохранилище). В пробах, собранных в рудном карьере, хвостохранилище и прудах Шерловогорского месторождения, беспозвоночные планктона не обнаружены. Количественные показатели зоопланктона варьировали в широких пределах. Общая численность изменялась от 5,89 до 601,44 тыс. экз./м³, общая биомасса – от 16,48 до 1447,28 мг/м³. Низкая плотность гидробионтов отмечалась в центральной части Орловского хвостохранилища, наибольшая – в водоеме ниже Орловского хвостохранилища. В кислых водах (pH 3-6) Шерловогорского месторождения, как и в Беловском отстойнике (Кемеровская обл.) [Романов и др., 2011], беспозвоночные не встречались. В зоопланктоне карьерных озер США и Германии (pH 2,3-3,9) [Deneke, 2000] отмечено обитание 5-11 видов зоопланктона. В водоемах при pH≤3 регистрируется 4 вида коловраток, из которых преобладают *Cephalodella hoodi* (Gosse, 1886) и *Elosa worallii* Lord, 1891. Основными обитателями планктона при pH≥3 являются более крупные зоопланктеры – *Brachionus sericus* Rousset, 1907 и кладоцера *Ch. sphaericus*, обилие которых увеличивается при повышении pH [Deneke, 2000].

Работа выполнена в рамках темы РНФ 22-17-00035 «Экология и эволюция водных экосистем в условиях климатических флуктуаций и техногенной нагрузки»

Библиографические ссылки

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 658 с.

Романов Р. Е., Ермолаева Н. Е., Бортникова С. Б. Оценка влияния тяжёлых металлов на планктон в техногенном водоеме // Химия в интересах устойчивого развития. 2011. №19. С. 350-312.

Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.

Солодухина М. А., Помазкова Н. В. Ландшафты Шерловогорского рудного района Забайкальского края // Успехи современного естествознания. 2014. №9. С. 70-78.

Чечель Л. П., Замана Л. В. Основные геохимические типы дренажных вод вольфрамовых месторождений Юго-Восточного Забайкалья // Вестник Томского государственного университета. 2009. №329. С. 271-277.

Шаров А. Н. Фитопланктон холодноводных озерных экосистем под влиянием природных и антропогенных факторов. Дис. ... докт. биол. наук. СПб.: Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН. 2020. 368 с.

Deneke R. Review of rotifers and crustaceans in highly acidic environments of pH values ≤ 3 // Hydrobiologia. 2000. Vol. 433. P. 167-172.

Seckbach J., Chapman D. J., Garbary D. J., Oren A., Reisser W. Algae and cyanobacteria under environmental extremes: final comments // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology / Ed. J. Seckbach. Dordrecht: Springer. 2007. Vol. 11. P. 783-786.

УДК 593.1

А. О. Беляев^{1,2}, С. А. Карпов^{3,4}, Д. В. Тихоненков¹

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия;

²Пензенский государственный университет, Пенза, Россия;

³Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;

⁴Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия)
abelyaev@ibiw.ru

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НОВОЙ ГРУППЫ ХИЩНЫХ ПРОТИСТОВ

Выделены в клональные культуры несколько штаммов ранее неизвестных эукариотрофных протистов, которые представляют собой новую крупную филогенетическую линию эукариот. Проведены детальные морфологические и ультраструктурные исследования данных представителей.

Ключевые слова: жгутиконосцы, морфология, ультраструктура, протисты, экология

Гетеротрофные жгутиконосцы являются обязательным звеном в «микробных петлях», которые обеспечивают эффективные пути преобразования вещества и энергии в водных экосистемах [Azam et al., 1983; Fenchel et al., 1995; Domaizon et al., 2003]. Разные представители этой группы протистов значительно различаются по трофическим предпочтениям (бактериотрофы, альгофаги, детритофаги, осмотрофы, эукариотрофы, эврифаги и т.д.), стратегиям питания, размерам и многим другим экологическим характеристикам [Arndt et al., 2000; Boenigk, Arndt, 2002]. Оценка их разнообразия, особенностей их биологии и экологии чрез-

вычайно важна для более глубокого понимания роли этих организмов в функциональной организации водных экосистем.

Семь штаммом эукариотрофных жгутиконосцев были выделены из географически удаленных морских местообитаний, включая коралловые рифы о. Кюрасао, прибрежные зоны Японского моря, донные отложения Крымского побережья, толщу воды северо-восточной части Тихого океана и Северного Ледовитого океана. Данные протисты представляют собой крошечных (~3 мкм) быстро плавающих жгутиконосцев. Подобная пикофракция эукариот в Мировом океане до сих пор исследована крайне скудно. Филогеномный анализ иллюстрирует положения данных изолятов в качестве новой филогенетической линии самого высокого таксономического ранга, что вызывает, помимо всего прочего, интерес с точки зрения внутриклеточной организации данных простейших, особенностей пищевого поведения и жизненного цикла.

Проведены световые и электронно-микроскопические исследования (СЭМ, ТЭМ). Жгутики выходят из самостоятельных жгутиковых карманов, разделенных валиком и ориентированных в бок. Вентральная бороздка различима лишь при наблюдении за питанием клеток в световой микроскоп и не прослеживается на препаратах СЭМ. Деление продольное. Без наличия цист в жизненном цикле. Питание происходит за счёт контакта с жертвой (например, бодонидой *P. sorokini*) дистальным концом клетки, в месте расположения своеобразного шипа, внутри которого проходит группа стрекательных органелл – трихоцист. Жертва убивается выстрелами трихоцист и поглощается с помощью широко армированной микротрубчовыми лентами вентральной бороздки. При значительной разнице в размерах между хищником и жертвой может произойти своеобразное «откусывание» и поглощение лишь части клетки *P. sorokini*. Такой тип питания, помимо типичного фагоцитоза у большинства эукариотрофных протистов и мезоцитоза у апикомплекса, никогда ранее не был отмечен у одноклеточных организмов.

Клеточные покровы сложны и многослойны. При этом вентральная часть клеток покрыта только плазмалеммой. Дорсальная часть содержит 1-2 слоя альвеолярных пузырьков под клеточной мембраной. Инвагинации плазматической мембраны (микропоры) с «опущением» часто присутствуют между альвеолами. Под альвеолами залегают неравномерно расположенные пузырьки разного размера и формы. По-видимому, они образуются и разрушаются в зависимости от питательной активности клетки, представляя собой депо мембран для образования большой вакуоли вокруг добычи. В клетке с только что поглощенной добычей присутствует единственный альвеолярный слой. Цитоплазматические микротрубочки проходят под клеточными оболочками на равных расстояниях друг от друга. Два обращенных к брюшной стороне жгутика исходят из отдельных жгутиковых карманов над вентральной бороздкой. Жгутиковая переходная зона содержит аксосому с центральными микротрубочками аксонемы, изогнутую поперечную пластинку на уровне поверхности клетки и переходный цилиндр дистальнее поперечной пластинки. Жгутиковые корешки представлены широкими лентами микротрубочек, которые армируют стенки цитофарингиальной вентральной бороздки. Один из них состоит из 10 микротрубочек и покрыт пластинкой со стороны бороздки, цитоплазма которой однородна и характеризуется отсутствием рибосом. Задний жгутик имеет две противоположные продольные складки, что является редким признаком среди эукариот и объединяет изученные виды с малавимоноадидами, а также некоторыми метамонадами и дискобидами. Крупная митохондрия располагается вдоль цитофарингеальной ленты микротрубочек. Она содержит мешковидные кристы с нитевидным включением, что характерно для трубчатых крист некоторых охрофитов (*Chrysophyta*, *Xanthophyta*).

План строения клетки новых микробиальных хищников, по-видимому, очень древний из-за наличия характерных морфологических особенностей неблизкородственных супергрупп эукариот (альвеоляты, страменопилы, малавимоноадиды, метамонады, дискобиды) и, возможно, иллюстрирует анцестральное состояние клеточных структур предка нескольких крупных таксонов. Особенности пищевого поведения хищных жгутиковых протистов требуют дальнейшего изучения, включая исследование питания клетками более крупной жертвы. Данный факт стоит учитывать при построении моделей пищевых цепей в микробиальных сообществах и потоках вещества и энергии морских экосистем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №20-34-70049 и №20-04-00583)

Библиографические ссылки

Arndt H., Dietrich D., Auer B., Cleven E. J., Gräfenhan T., Weitere M., Mylnikov A. P. Functional diversity of heterotrophic flagellates in aquatic ecosystems. In: The Flagellates: Unity, diversity and evolution. (Eds: B. S. C. Leadbeater and J. C. Green). Taylor and Francis, London, New York, 2000. P. 240-268.

Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S., Meyer-Reil L. A. and Thingstad F. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog.* 1983. 10: 257-263.

Boenigk J., Arndt H. Bacterivory by heterotrophic flagellates: community structure and feeding strategies. *Antonie Leeuwenhoek.* 2002. 81: 465-480. DOI.org/10.1023/A:1020509305868.

Domaizon I., Viboud S., Fontvieille D. Taxon-specific and seasonal variations in flagellates grazing on heterotrophic bacteria in the oligotrophic Lake Annecy – importance of mixotrophy. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2003. 46: 317-329. DOI.org/10.1016/S0168-6496(03)00248-4.

Fenchel T., Bernard C., Esteban G., Finlay B. J., Hansen P. J., Iversen N. Microbial diversity and activity in a Danish fjord with anoxic deep water. *Ophelia.* 1995. 43: 45-100. DOI.org/10.1080/00785326.1995.10430576.

УДК 593.162, 574.583, 577.21

М. А. Бердиева, О. С. Палий
(Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)
maria.berd4@yandex.ru

ПОИСК МАРКЕРОВ ЦИСТООБРАЗОВАНИЯ У ПЛАНКТОННЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ, ВЫЗЫВАЮЩИХ ОПАСНЫЕ ЦВЕТЕНИЯ В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

Работа посвящена анализу генов – потенциальных маркеров цистообразования у планктонных динофлагеллят, ответственных за формирование вредоносных цветений.

К л ю ч е в ы е с л о в а : динофлагелляты; жизненный цикл; половой процесс; цветения; цисты

Динофлагелляты – широко распространенная группа преимущественно одноклеточных эукариот (протистов), населяющих водные, в первую очередь, морские экосистемы [Okolodkov, 1999]. Они представляют собой одну из доминирующих групп морского фитопланктона; динофлагелляты – это ключевой компонент пищевых цепей в океане, а также важные поставщики кислорода в атмосферу [Околотков, 2011; Spector, 1984; Saldarriaga, Taylor, 2017]. Массовое размножение многих видов динофлагеллят может приводить к формированию вредоносных «цветений» воды в прибрежных морских акваториях и эстуариях, которые носят название «красные приливы» [Околотков, 2011; Saldarriaga, Taylor, 2017; Gobler, 2020].

Для понимания закономерностей расселения динофлагеллят и развития их цветений решающее значение имеют исследования жизненных циклов этих протистов. Согласно современным представлениям, они обладают сложными стратегиями развития, которые могут включать чередование бесполого и полового размножения с различными вариантами слияния и деления клеток и образование покоящихся стадий (цист) разного типа [Figueroa et al., 2006, 2015, 2021; Tillmann, Hoppenrath, 2013; Bravo, Figueroa, 2014; Salgado et al., 2017; Berdieva et al., 2020]. При этом возможны переходы от планктонных форм к бентосным и наоборот [Bravo, Figueroa, 2014]. Считается, что цветение может быть индуцировано как за счет интенсивного деления вегетативных клеток динофлагеллят, так и вследствие одновре-

менного выхода клеток из покоящегося состояния, т.е. из цист, накапливающихся в донных отложениях [Anderson et al., 2012; Figueroa et al., 2018; Hu et al., 2022]. Последние, в свою очередь, могут формироваться в ходе полового процесса или являются вегетативной стадией. При этом для дальнейшего роста, стабилизации и поддержания цветения наряду с бесполом размножением необходим и определенный уровень частоты полового процесса в популяции, а также, возможно, и образования временных цист [Bravo et al., 2010; Figueroa et al., 2018]. Терминация цветения в некоторых случаях может быть связана с новой волной цистообразования [Garcés et al., 2004; Figueroa et al., 2018].

Поиск молекулярных маркеров цветений обсуждается в настоящее время как перспективное направление исследований [Gong et al., 2017; Espinoza et al., 2021]. При этом в первую очередь необходимо обратить внимание на гены, активность которых ассоциирована с определенными стадиями жизненного цикла динофлагеллят. В этой связи нами было проведено исследование семейства *Mei2*-подобных генов у динофлагеллят, дифференциальная экспрессия которых была выявлена в цистах различного типа у некоторых видов этих жгутиконосцев [Deng et al., 2017; Jang et al., 2019]. С использованием биоинформатических методов и публичных транскриптомных баз данных проанализировано распространение и разнообразие *Mei2*-подобных генов у динофлагеллят, способных к формированию вредоносных цветений, проведено сопоставление полученных результатов со сведениями о жизненных циклах изученных организмов, обсуждены возможности использования данных генов как маркеров цистообразования.

Работа поддержана грантом Российского научного фонда (проект №22-14-00056)

Библиографические ссылки

- Околюков Ю. Б. Dinoflagellata. Протисты: Руководство по зоологии. Ч. 3. СПб-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. С. 7-94.
- Anderson D. M., Cembella A. D., Hallegraeff G. M. Progress in understanding harmful algal blooms: Paradigm shifts and new technologies for research, monitoring, and management. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2012. 4: 143-76.
- Berdieva M., Kalinina V., Lomert E., Knyazev N., Skarlato S. Life cycle stages and evidence of sexual reproduction in the marine dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae, Prorocentrales). *J. Phycol.* 2020. 56: 941-52.
- Bravo I., Figueroa R. Towards an ecological understanding of dinoflagellate cyst functions. *Microorganisms.* 2014. 2: 11-32.
- Bravo I., Isabel Figueroa R., Garcés E., Fraga S., Massanet A. The intricacies of dinoflagellate pellicle cysts: The example of *Alexandrium minutum* cysts from a bloom-recurrent area (Bay of Baiona, NW Spain). *Deep. Res. Part II Top. Stud. Oceanogr.* 2010. 57: 166-74.
- Deng Y., Hu Z., Shang L., Peng Q., Tang Y. Z. Transcriptomic analyses of *Scrippsiella trochoidea* reveals processes regulating encystment and dormancy in the life cycle of a dinoflagellate, with a particular attention to the role of abscisic acid. *Front. Microbiol.* 2017. 8: 1-19.
- Espinoza J., Yarimizu K., Nagai S., Espinoza-González O., Guzman L., Fuenzalida G. New markers for qPCR detection of the dinoflagellate *Alexandrium catenella* in Chile. 2021. DOI.org/10.1101/2021.10.11.463552.
- Figueroa R. I., Bravo I., Garcés E. Multiple routes of sexuality in *Alexandrium taylori* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* 2006. 42: 1028-39.
- Figueroa R. I., Dapena C., Bravo I., Cuadrado A. The hidden sexuality of *Alexandrium minutum*: An example of overlooked sex in dinoflagellates. *PLoS One.* 2015. 10: 1-21.
- Figueroa R. I., Estrada M., Garcés E. Life histories of microalgal species causing harmful blooms: Haploids, diploids and the relevance of benthic stages. *Harmful Algae.* 2018. 73: 44-57.
- Figueroa R. I., Howe-Kerr L. I., Correa A. M. S. Direct evidence of sex and a hypothesis about meiosis in Symbiodiniaceae. *Sci. Rep.* 2021. 11: 1-17.

Garcés E., Bravo I., Vila M., Figueroa R. I., Masó M., Sampedro N. Relationship between vegetative cells and cyst production during *Alexandrium minutum* bloom in Arenys de Mar harbour (NW Mediterranean). J. Plankton Res. 2004. 26: 637-45.

Gobler C. J. Climate Change and Harmful Algal Blooms: Insights and perspective. Harmful Algae. 2020. 91: 101731.

Gong W., Browne J., Hall N., Schruth D., Paerl H., Marchetti A. Molecular insights into a dinoflagellate bloom. ISME J. 2017. 11: 439-52.

Hu Z., Liu Y., Deng Y., Tang Y. Z. The notorious harmful algal blooms-forming dinoflagellate *Prorocentrum donghaiense* produces sexual resting cysts, which widely distribute along the coastal marine sediment of China. Front. Mar. Sci. 2022. 9.

Jang S. H., Jeong H. J., Chon J. K. De novo transcriptome of the newly described phototrophic dinoflagellate *Yihiella yeosuensis*: comparison between vegetative cells and cysts. Mar. Biol. 2019. 166: 1-21.

Okolodkov Y. B. Species range types of recent marine dinoflagellates recorded from the Arctic. Grana. 1999. 38: 162-9.

Saldarriaga J. F., Taylor F. J. R. «Max» 2017. Dinoflagellata. In J. M. Archibald, A. G. B. Simpson, C. H. Slamovits [Eds.] Handbook of the Protists: Second Edition. Springer International Publishing, Cham, 2017. P. 625-78.

Salgado P., Figueroa R. I., Ramilo I., Bravo I. The life history of the toxic marine dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* (Gonyaulacales) in culture. Harmful Algae. 2017. 68: 67-81.

Spector D.L. Dinoflagellates. Academic Press. Inc. Orlando, 1984. 545 p.

Tillmann U., Hoppenrath M. Life cycle of the pseudocolonial dinoflagellate *Polykrikos kofoidii* (Gymnodiniales, Dinoflagellata). J. Phycol. 2013. 49: 298-317.

УДК 574.583:523

*Н. А. Березина¹, Л. Ф. Литвинчук¹,
А. Н. Шаров², Е. Н. Чернова², В. В. Смирнов¹*
(¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;
²Научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН,
Санкт-Петербург, Россия)
nadezhda.berezina@zin.ru

МУТУАЛИСТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ МИКРОЦИСТИН-ПРОДУЦИРУЮЩИХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЗООПЛАНКТОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В СООБЩЕСТВАХ СЕВЕРНЫХ ОЗЕР

В данной работе изучены состав и обилие фитопланктона и зоопланктона, а также их взаимоотношения во время массового развития цианобактерий *Dolichospermum lemmermannii* в двух субарктических олиготрофных озерах: прозрачном глубоком (Кривое) и коричневом мелководном (Круглое). Подтверждается тесная связь между количеством цианобактерий, уровнем продуцирования ими разных форм цианотоксинов и составом сообщества зоопланктона.

Ключевые слова: Цианобактерии, микроводоросли, зоопланктон, состав, трофические связи

В последние два десятилетия во многих исследованиях все больше внимания уделялось изменению климата, особенно потеплению, как основной движущей силе повышения доступности питательных веществ и цветения цианобактерий [Paerl & Huisman, 2009; Hamilton et al., 2016]. Многие виды цианобактерий (до 70% в пресных водах) имеют гены, кодирующие синтез токсинов, и при определенных условиях окружающей среды могут продуциро-

вать и выделять токсины в окружающую среду [Christiansen et al., 2008; Pham, Utsumi, 2018]. Органическое вещество, продуцируемое diaзотрофными цианобактериями, является положительным преимуществом для низкопродуктивных экосистем как важная часть летнего энергетического потока, который может способствовать передаче энергии на более высокие трофические уровни через микробный цикл [Berglund et al., 2007; Березина и др., 2021]. В свою очередь, большое количество цианобактерий может нарушить взаимодействие внутри пищевых сетей и снизить качество пищи для растительноядного зоопланктона [Suikkanen et al., 2021]. Производство вторичных метаболитов, содержащих токсины, видами рода *Dolichospermum* представляет угрозу для крупных пресноводных экосистем мира, таких как оз. Байкал [Бондаренко и др., 2021], оз. Танганьика [Cocquyt et al., 2021] и Великие озера [Sterner et al., 2020]. Описанные токсины, продуцируемые видами рода *Dolichospermum*, можно разделить по химической структуре на три различные группы: циклические пептиды (микроцистины), алкалоиды (анатоксин-а, сакситоксин и цилиндропермопсин) и липополисахариды [Li et al., 2016]. Среди них наиболее изучены микроцистины, МЦ [Sterner et al., 2020]. Цианобактерии *Dolichospermum lemmermannii* – нитевидный азотфиксирующий вид порядка Nostocales, Cyanophyceae. Он распространен в олиготрофных и мезотрофных бореальных озерах [Reynolds et al., 2006; Padisak et al., 2009] и в холодных северных условиях Европы [Skulberg et al., 1994; Willén & Mattsson, 1997]. Летние и осенние вспышки биомасс цианобактерий, формируемые этим видом, отмечены в олиготрофных и мезотрофных озерах Норвегии [Skulberg et al., 1994], Швеции [Willén, 2003], Финляндии [Lepistö et al., 2005], южных Альпах [Salmaso et al., 2015; Capelli et al., 2017] и в гумусовых озерах (Финляндия) при низком отношении N:P [Lepistö et al., 2005]. В последние десятилетия его «цветения» часто отмечались в эвтрофных водохранилищах р. Волги [Сиделев и др., 2015; Чернова и др., 2017; Копылов и др., 2020], как и в озерах северных регионов России [Денисов и др., 2021; Смирнова и др., 2021].

Выделяемые в окружающую среду цианотоксины влияют на качество потомства и на видовой состав зоопланктона [Harke et al., 2016; Курбатова и др., 2021]. Цзян и др. [Jiang et al., 2014, 2017] показали, что присутствие токсичных цианобактерий приводит к структурным сдвигам зоопланктона, к преобладанию мелких видов. Реакции зоопланктона на присутствие цианобактерий разнообразны и, как правило, видоспецифичны, поскольку определяются степенью приспособленности того или иного вида к сосуществованию с цианобактериями [Gilbert, 1996; Ger et al., 2014, 2016]. Например, копеподы способны избирательно питаться нитями и колониями нетоксичных штаммов цианобактерий и избегать штаммы, содержащие токсины [DeMott & Moxter, 1991; Ger et al., 2011]. В отличие от крупных кладоцер (*Daphnia*), более мелкие кладоцеры (*Bosmina*) способны питаться избирательно [Jürgens, 1994; Kerfoot & Kirk, 1991; Kå et al., 2012] и развивать устойчивость к цианотоксинам [Jiang et al., 2014]. Несмотря на широкий интерес, тема взаимовлияния цианобактерий и зоопланктона мало изучена.

Это исследование посвящено изучению состава и численности фитопланктона и зоопланктона во время цветения цианобактерий *D. lemmermannii* в двух малых субарктических олиготрофных озерах: оз. Кривое (66,3435; 33,6375) и оз. Круглое (66,3429; 33,6119). Несмотря на то, что эти озера расположены в одном географическом регионе (Северной Карелии (Россия) в бассейне Белого моря) и климатической зоне, они различаются по морфометрии, минерализации, цветности вод, термическому режиму, доступным питательным веществам и типам пищевых сетей. Мелководное гумусовое озеро характеризуется планктонной пищевой сетью, а прозрачное стратифицированное озеро – очень короткими пищевыми цепями планктона и поступлением энергии преимущественно из донных сообществ [Березина и др., 2018]. Поверхностное скопление цианобактерий *D. lemmermannii* («цветение»), отмечается в обоих озерах с начала 2000-х годов [Хлебович, 2010], несколько раз за лето и осень. Мы предположили, что численность цианобактерий и состав цианотоксинов в этих озерах могут различаться. Мы рассчитывали найти взаимосвязь между потенциальной цианотоксичностью и условиями окружающей среды (температура воды, соотношение доступных питательных веществ, степень гумификации вод и т.д.). Возможно, присутствие токсичных или

нетоксичных штаммов цианобактерий определяет структуру сообществ фито- и зоопланктона и влияет на трофические связи между ними.

Токсичность цианобактерий определяли по наличию цианотоксинов в воде и биомассе сестона. Микроцистины (МЦ LR, RR и другие варианты) были обнаружены в каждом случае визуально фиксируемого «цветения» воды (июль-сентябрь 2019-2020 гг.) в мелководном озере и только однажды (нетоксичные метаболиты МЦ) в глубоком озере. Прогрев всей толщи и более высокое содержание доступного азота, и большая биомасса зоопланктона в мелководном озере по сравнению с глубоким озером могли способствовать выработке токсичных МЦ.

Факторный анализ выявил только один наиболее важный фактор, объясняющий 97% изменчивости всех переменных. Этот фактор объединил шесть взаимосвязанных параметров: максимальную и среднюю температуру воды (0,88; 0,79 факторной нагрузки), доступный азот (0,81), фосфор (0,75) и их соотношение (0,78), обилие микроводорослей (0,75), которые в целом относятся к характеристикам продуктивности озер. Каждый из этих компонентов, в свою очередь, значимо пропорционально скоррелирован с различными показателями сообщества зоопланктона и концентрацией МЦ цианобактерий. Общая численность зоопланктона положительно коррелировала с количеством микроводорослей ($R=0,78$). Численность кладоцер отрицательно связана со всеми формами цианотоксинов ($R=-0,73$), тогда как численность коловраток отрицательно связана ($R=-0,82$) только с концентрацией наиболее токсичного варианта (МЦ LR).

Высокий уровень токсичных МЦ, выявленный в мелководном озере с дистрофическими чертами, обусловил и специфический состав зоопланктона с преобладанием здесь адаптированных к присутствию цианотоксинов растительноядных рачков, веслоногих *Eudiatomus graciloides* и кладоцер *Ceriodaphnia pulchella*. В чистом глубоком озере, где цианотоксичность была низка или отсутствовала во время массового развития *D. lemmermannii*, высокой численности достигали мелкие кладоцеры *Bosmina longirostris* и коловратки *Asplanchna priodonta*.

Коловратка *A. priodonta* известна как всеядный консумент, состав питания которого полностью зависит от структуры планктонного сообщества: она может заглатывать целых коловраток и ракообразных, а также колониальные водоросли, диатомеи, динофлагеллаты и простейших [Kappes et al., 2000; Pocięcha & Wilk-Woźniak, 2008]. В исследованных озерах *A. priodonta* была больше растительноядным потребителем (основа ее питания – микроводоросли), чем хищником. В ее кишечнике во время развития *D. lemmermannii* обнаруживали большое количество живых и разложившихся колоний цианобактерий [Хлебович, 2010]. Частоты встречаемости цианобактерий в рационе *A. priodonta* в озерах Эстонии составляли от 17 до 49% [Oganjan et al., 2013]. У фильтрующей кладоцеры *B. longirostris*, многочисленной в глубоком озере, также отмечено питание цианобактериями. Она относится к избирательным растительноядным консументам, используя фильтрацию для потребления мелких частиц и захват – для крупных [Bleiwass, Stokes, 1985; Kerfoot, Kirk, 1991]. Показано, что во время «цветения» воды до 70% пигментного состава кишечника *Bosmina* spp. состояла из цианобактерий [Agasild et al., 2019].

В мелководном озере с длительными периодами развития МЦ-продуцирующих цианобактерий *D. lemmermannii*, преобладали веслоногие *E. graciloides*. Каланоидные копеподы характерны для зоопланктона олиготрофных озер [Straile, Geller, 1998], особенно при низком содержании биогенных элементов [Rudstam et al., 2015; Straile, 2015]. Высокие концентрации цианобактерий и микроцистинов в воде положительно ($R=0,78$) коррелировали с численностью копепод *E. graciloides*, которые, возможно, были устойчивы к цианотоксинам. В некоторых работах этот вид назван среди видов зоопланктона, наиболее адаптированных к различным видам цианобактерий из-за своей стратегии избирательного питания, в т.ч., способности в зависимости от концентрации добычи переключать режим питания с пассивного питания взвесью на питание из засады [Vanderploeg et al., 1985]. Также, пигментный состав кишечника *E. gracilis* в Чудском озере показал, что он избегает проглатывания цианобактерий [Agasild et al., 2019]. Вместе с тем выедание микропланктона эудиаптомусом может влиять на таксономическую и размерную структуру планктона [Carrick et al., 1991], приводя к кас-

кадным эффектам, таким как увеличение численности цианобактерий и сокращение биомассы мелкого планктона [Kunzmann et al., 2019]. Наличие таких каскадных взаимодействий, по видимому, наблюдается и в исследованных озерах, где выявлены антагонистические отношения между численностью *E. graciloides* и микропланктона (-0,74). В зоопланктоне мелководного озера преобладали не только каланоидные копеподы, но и мелкие кладоцеры *Ceriodaphnia*. Ранее было показано, что сообщество с такой структурой подавляет развитие цианобактерий [Urrutia-Cordero et al., 2015]. Однако последующие наблюдения за поведением цериодафний обнаружили избегание ими цианобактерий при питании. Изотопный анализ подтвердил, что цериодафнии не питались колониальными или нитчатыми формами цианобактерий, предпочитая потреблять частицы <20-100 мкм [Major et al., 2017].

Таким образом, проведенное исследование природных планктонных сообществ в озерах, подверженных периодическому цветению цианобактерий, показало тесные связи между видовым составом и размерной структурой сообществ зоопланктона и фитопланктона. При высоком развитии токсичных штаммов *D. lemmermannii* сообщество зоопланктона состоит в основном из каланоидных веслоногих рачков и мелких цериодафний, которые генетически адаптированы к цианотоксинам и могут использовать различные способы защиты (избирательное питание и пространственное избегание), сводя к минимуму потребление цианобактерий.

УДК 593.1

А. С. Бородина^{1,2}, *М. Джамии*³, *А. О. Беляев*^{1,4}, *Д. Г. Загумённый*¹,
К. И. Прокина^{1,5}, *Ф. Бурки*³, *С. А. Карпов*^{6,7}, *Д. В. Тихоненков*¹
(¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;

²Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия;

³Уппсальский университет, Уппсала, Швеция;

⁴Пензенский государственный университет, Пенза, Россия;

⁵Институт разнообразия, экологии и эволюции жизни,
университет Париж-Сакле, Орсе, Франция;

⁶Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;

⁷Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия)

asborodina@ibiw.ru

ЭКОЛОГИЯ, ФИЛОГЕНИЯ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖГУТИКОНОСЦЕВ ТЕЛОНЕМИД

Telonemia – группа свободноживущих протистов, представители которой обладают уникальным сочетанием морфологических признаков. Поскольку телонемиды являются распространенными компонентами микробиальных сообществ в водных средах, особенности их биологии и экологических предпочтений, наблюдаемые в клональных культурах, а также результаты глобального анализа данных метабаркодинга способствуют более глубокому пониманию организации микробиальных пищевых сетей.

Ключевые слова: Telonemia, молекулярная филогения, экология, пикопланктон, метабаркодинг

Telonemia – группа двухжгутиковых гетеротрофных протистов, которые обитают в морских и пресноводных водоёмах по всему земному шару, и, несмотря на малочисленность, являются важным компонентом в функционировании микробиальных пищевых сетей [Klaveness et al., 2005]. Исследования данной клады имеют ключевое значение в прояснении ранней эволюции крупнейшей супергруппы эукариот SAR [Strassert et al., 2019]. Это обусловлено характерной для представителей Telonemia уникальной комбинацией клеточных структур, которые ранее были обнаружены только по отдельности в разных эукариотических линиях, ввиду чего представители клады могут представлять собой переходную форму меж-

ду глубоко расходящимися группами одноклеточных эукариот [Klaveness et al., 2005; Shalchian-Tabrizi et al., 2006; Yabuki et al., 2013].

Несмотря на то, что только недавно для телонемид нашлось место на эукариотическом дереве [Strassert et al., 2019], они были давно известны: первый вид – *Telonema subtile* (син. *T. subtilis*) – описан более века назад и был выделен из неочищенных культур *Ulva* и красных водорослей из Роскофа и Неаполя [Griessmann, 1913]. После этого был описан еще один вид – *T. antarcticum* – с поверхности морских вод внутреннего Осло-фьорда [Klaveness et al., 2005], который позже был переименован в *Lateronema antarctica* из-за морфологических и 18S рДНК различий с *Telonema* [Cavalier-Smith et al., 2015]. В дополнение к этим двум названным видам, около 100 неописанных линий *Telonemia* были идентифицированы в морском планктоне и пресноводных средах [Bråte et al., 2010]. Нами были описаны новый род и пять новых видов жгутиконосцев телонемид: *Arpakorses versatilis* gen. et sp. nov., *Arpakorses idiomastiga* gen. et sp. nov., *Telonema papanine* sp. nov., *Telonema tenere* sp. nov. и *Telonema rivulare* sp. nov.

Филогения телонемид характеризуется относительно большим разнообразием последовательностей, разделенных на две основные группы, названные TEL 1 и 2 [Bråte et al., 2010]. Наш анализ последовательностей 18S рДНК *Telonemia*, полученных из GenBank с использованием пайплайна EukRef [Edgar et al., 2011], и 6 новых последовательностей, полученных в нашем исследовании, не подтвердили это разделение, а вместо этого показали, что TEL 1 происходит из парафилетического TEL 2. Однако в соответствии с Bråte и др. [Bråte et al., 2010] мы выявили 20 филогенетических кластеров, каждый из которых, возможно, представляет несколько видов. В группу TEL 1 входят 50 природных последовательностей, *Telonema subtile* и все шесть изолированных нами клонов. Один из них соответствует *T. subtile*, в то время как три клона представляют новые виды *Telonema* (*T. papanine* sp. nov., *T. rivulare* sp. nov., *T. tenere* sp. nov.). Мы также описали два клона (P-1 и P-2) как новый род *Arpakorses* gen. nov. внутри *Telonemia* с двумя новыми видами (*A. versatilis* gen. et sp. nov., *A. idiomastiga* gen. et sp. nov.).

Хотя первоначально было установлено, что телонемиды являются исключительно морскими организмами, по результатам работы с природными сиквенсами было обнаружено наличие пресноводных линий [Bråte et al., 2010]. Наш анализ выявил 15 пресноводных OTUs, относящихся к телонемидам, из водных объектов в разных регионах мира (Антарктида, Норвегия, Финляндия, Канада, Япония, Франция). Учитывая, что пресные воды остаются менее изученными в плане метабаркодинговых исследований, чем морские среды обитания, вполне вероятно, что по мере анализа большего количества образцов из пресных водоемов будут обнаружены новые филогенетические линии. Новые виды *T. papanine* sp. nov. и *T. rivulare* sp. nov. являются первыми морфологически идентифицированными представителями пресноводных телонемид. При группировке последовательностей в филогенетические клады не было выявлено никаких биогеографических закономерностей. Как правило, они не соответствуют географическим или климатическим регионам. Однако следует отметить, что большинство известных природных последовательностей и большинство из клонов, выделенных в нашем исследовании, происходят из холодноводных местообитаний обоих полушарий, хотя природные последовательности из тропических регионов (Гавайи, Южно-Китайское море, Карибское море и т.д.) также были обнаружены.

Чтобы лучше понять распределение телонемид в океанах, мы идентифицировали последовательности телонемид в базе данных Tara Oceans. Этот анализ показал, что телонемиды наиболее распространены в пикопланктонной фракции (0,8-5 мкм), и что эта группа присутствует почти во всех океанических регионах, с преобладанием в Юго-Восточной Атлантике. Относительное обилие телонемид варьирует между регионами: наибольшая доля (до 1,3%) приходится на Средиземное море, а также на побережье Калифорнии, в юго-восточной Атлантике, и Мозамбикский пролив (до 1%). Процент телонемид только в пикопланктонной фракции может достигать 2% от общего числа метабаркодов всех одноклеточных эукариот.

В целом, результаты анализа природных сиквенсов показывают, что телонемиды обитают как в морских, так и в пресных водах различных географических зон.

Как микроскопические наблюдения, так и результаты анализа природных сиквенсов показывают, что телонемиды широко распространены [Azovsky et al., 2016; Bråte et al., 2010; Lee, Patterson, 1998]. В определенных случаях они могут быть доминирующим компонентом в сообществах простейших [Klaveness et al., 2005] и регулярно наблюдаются в морских и солоноватых водоемах [Klaveness et al., 2005; Vørs, 1992, 1993]. Скорее всего, *Telonemia* играет значительную экологическую роль как важный потребитель бактерий и микроэукариот. Их способность питаться как другими протистами, так и бактериями следует учитывать при реконструкции микробных сетей как в морских, так и в пресных водах.

Наличие природных последовательностей пресноводных обитателей в различных глубоко расходящихся кладах *Telonemia* и их сложное распределение на филогенетическом древе свидетельствуют о независимых и множественных переходах от морского к пресноводному образу жизни в данной группе протистов. При этом предковые телонемиды, вероятно, были морскими и холодноводными.

Дальнейшее изучение данной группы протистов поможет нам углубиться в понимании микробного разнообразия и функционировании пищевых сетей.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №18-14-00239, <https://rscf.ru/project/18-14-00239/>

Библиографические ссылки

Azovsky A. I., Tikhonenkov D. V., Mazei Y. A. An estimation of the global diversity and distribution of smallest eukaryotes: biogeography of marine benthic heterotrophic flagellates. *Protist*. 2016. 167: 411-424. DOI:10.1016/j.protis.2016.07.001.

Bråte J., Klaveness D., Rygh T., Jakobsen K. S., Shalchian-Tabrizi K. *Telonemia*-specific environmental 18S rDNA PCR reveals unknown diversity and multiple marine-freshwater colonizations. *BMC Microbiol.* 2010. 10(1): 1-9. DOI:10.1186/1471-2180-10-168.

Cavalier-Smith T., Chao E. E., Lewis R. Multiple origins of Heliozoa from flagellate ancestors: new cryptist subphylum Corbihelia, superclass Corbistoma, and monophyly of Haptista, Cryptista, Hacrobia and Chromista. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2015. 93: 331-362. DOI:10.1016/j.ympev.2015.07.004.

Edgar R. C., Haas B. J., Clemente J. C., Quince C., Knight R. UCHIME improves sensitivity and speed of chimera detection. *Bioinform.* 2011. 27(16): 2194-2200. DOI:10.1093/bioinformatics/btr381.

Griessmann K. Über marine flagellaten. *Arch. Protistenkd.* 1913. 32: 1-78.

Klaveness D., Shalchian-Tabrizi K., Thomsen H. A., Eikrem W., Jakobsen K. S. *Telonema antarcticum* sp. nov., a common marine phagotrophic flagellate. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 2005. 55(6): 2595-2604. DOI:10.1099/ijs.0.63652-0.

Lee W. J., Patterson D. J. Diversity and geographic distribution of free-living heterotrophic flagellates-analysis by PRIMER. *Protist* 1998. 149(3): 229-244. DOI: 10.1016/S1434-4610(98)70031-8.

Shalchian-Tabrizi K., Eikrem W., Klaveness D., Vaulot D., Minge M. A., Le Gall F., Romari K., Thronsen J., Botnen A., Massana R., Thomsen H. A., Jakobsen K. S. *Telonemia*, a new protist phylum with affinity to chromist lineages // *Proc. R. Soc. B.* 2006. 273: 1833-1842. DOI: 10.1098/rspb.2006.3515.

Strasser J. F., Jamy M., Mylnikov A. P., Tikhonenkov D. V., Burki F. New phylogenomic analysis of the enigmatic phylum *Telonemia* further resolves the eukaryote tree of life. *Mol. Biol. Evol.* 2019. 36(4): 757-765. DOI:10.1093/molbev/msz012.

Vørs N. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoan from the Tvärminne area, Gulf of Finland, in 1988-1990. *Ophelia*. 1992. 36(1): 1-109. DOI:10.1080/00785326.1992.10429930.

Vørs N. Heterotrophic amoebas, flagellates and heliozoa from Arctic marine waters (North West Territories, Canada and West Greenland). *Polar Biol.* 1993. 13: 113-126. DOI:10.1007/BF00238544.

Yabuki A., Eikrem W., Takishita K., Patterson D. J. Fine structure of *Telonema subtilis* Griessmann, 1913: a flagellate with a unique cytoskeletal structure among eukaryotes // *Protist*. 2013. 164: 556-569. DOI:10.1016/j.protis.2013.04.004.

УДК 574.52

В. В. Вежновец
(Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь)
vezhn47@mail.ru

**РЕЗУЛЬТАТЫ МНОГОЛЕТНИХ НАБЛЮДЕНИЙ
ЗА СОСТОЯНИЕМ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА
НА ОЗЕРАХ БЕЛАРУСИ В УСЛОВИЯХ
ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА**

Проведен анализ способов оценки влияния изменения климата на зоопланктон по многолетним данным для мезотрофных озер. Указано, что изменение вертикальной структуры зоопланктона и численности холодолюбивых видов могут быть использованы для регистрации воздействия повышения температуры.

Ключевые слова: зоопланктон, озера, численность, изменение климата

В анализе многолетних исследований водных экосистем негативные изменения связываются обычно с антропогенной деятельностью человека. Выделение климатического воздействия как отдельного фактора сосредоточено, в основном, на морях Арктики и Антарктики, где особенно ярко регистрируются результаты изменения климата и потепление. В континентальных водоемах особое внимание уделяется самым большим озерам Европы Ладожскому и Онежскому [Голицын и др., 2002; Ladoga and Onego ..., 2009], в Азии Байкалу [Кипрушина, Измestьева, 2009; Пислегина, 2010], в Северной Америке Великим американским озерам [Schindler et al., 1996]. Этим водоемам придается первостепенное значение в связи с тем, что они играют большую роль в экономическом развитии регионов и даже сами являются источником стабилизации или изменения климата.

Оценка влияния потепления на другие более малые континентальные водоемы в настоящее время находится на начальной стадии развития. Внимание к повышению температуры поверхностных вод (тепловому загрязнению) было обращено давно [Мордухай-Болтовской, 1975] в связи с использованием водных объектов в качестве водоемов-охладителей ТЭЦ и АЭС. После констатации фактов повышения средних значений поверхностной температуры за последние три десятилетия даже в самых глубоких озерах Беларуси [Кирвель, 2011; Логинов, 2012], полученные данные для водоемов-охладителей начали экстраполировать на водоемы с естественным температурным режимом [Безносков, Суздалева, 2004]. Из немногочисленных источников по влиянию повышения температуры, как последствия воздействия климатического фактора, стали известны значительные перестройки в экосистемах, изменение трансформации вещества и энергии, снижение качества воды и биоразнообразия [De Stasio et al., 1996].

Биологические последствия изменения температурного режима водоемов, обусловленные потеплением климата, изучаются также путем анализа многолетних данных о состоянии естественных водоемов. Однако, при интерпретации результатов возникают трудности с установлением истинной причины наблюдающихся явлений. Из-за идущих процессов эвтрофирования, сезонных и межгодовых изменений бывает сложно выделить как фактор собственно потепление климата. Кроме того, следует заметить, что для полноценного анализа получаемых данных необходимо иметь достаточно длинный ряд ежегодных наблюдений, охватывающий не только момент воздействия, но и предыдущий и последующий периоды. Имея некоторый опыт многолетних исследований, можно утверждать, что влияние потепления зачастую нивелируется адаптивными возможностями водных экосистем. При этом вели-

чина этих возможностей может превосходить величину воздействия и тогда эффект влияния не проявляется или остается в пределах сезонных или межгодовых изменений. Необходимо также учитывать и меньшую продолжительность ледостава, которая наблюдается в озерах средней полосы и компенсирует летний дефицит кислорода, что способствует выживанию оксифильной фауны.

Наряду с постепенным ростом, когда температура остается в пределах границ толерантности для водных животных, в отдельные годы наблюдается значительное повышение ее в поверхностных слоях воды и достижение критических величин для водных животных средней полосы, что наблюдалось в водоемах Европы в 2010 г., во время «теплой европейской волны» [Barrigopedro et al., 2011]. Как показано нами ранее, опосредованное влияние на зоопланктон в димиктических озерах летом в такие годы может проявляться через активизацию процессов трансформации вещества и энергии в верхних слоях воды, интенсивному потреблению кислорода на окислительные процессы органического вещества в ниже лежащих горизонтах, что приводит к дефициту кислорода, возникновению бескислородных зон и уменьшению жизненного пространства для глубоководных пелагических видов зоопланктона и рыб [Vezhnovets, 2018]. При этом, наиболее уязвимыми являются представители холодолюбивого комплекса, которые обитают в гиполимнионе и для которых существенно уменьшается пространство для нормальной жизнедеятельности или выживания за счет высокой температуры в эпилимнионе и дефицита кислорода в нижележащих слоях воды.

Важным при регистрации изменений климата может быть анализ изменения вертикальной структуры как всего сообщества, например, зоопланктона, так и отдельных его популяций. Регистрируемые вертикальные перемещения и уход из зон с неблагоприятными условиями может рассматриваться как адаптивные перемещения для выживания под влиянием климатических изменений. Анализ вертикальной структуры при многолетних наблюдениях в димиктических озерах Беларуси показал ее постоянство в межгодовом аспекте при постоянстве условий среды, таких как температура и содержание растворенного кислорода. Изменения при повышении температуры схожи в эвтрофированием и проявляются через снижение концентрации кислорода в металимнионе и гиполимнионе. Однако, что касается зоопланктона, вместо ожидаемого роста численности в большинстве наблюдаемых озер идет ее понижение, что возможно объяснить только с позиций бентификации, возможной причиной которой является колонизация озер чужеродным моллюском *Dreissena polymorpha* Pallas. Достоверно под влиянием потепления отмечено лишь снижение численности холодолюбивого реликтового вида *Limnocalanus macrurus* Sars [Vezhnovets, 2018].

Таким образом, одним из надёжных методов определения влияния потепления в естественных водоемах следует считать многолетние ряды наблюдения за пространственной структурой биоты водоема или наиболее уязвимой, чувствительной к потеплению ее части. При прямом или опосредованном влиянии потепления наблюдаются перестройки пространственного расположения в экосистемах озер, которые более четко регистрируются в отдельные, наиболее теплые годы. Последствия могут проявляться не только в этот год, но и после воздействия теплового фактора с лаг-эффектом в последующие годы наблюдений. Это особенно актуально для стратифицированных мезотрофных озер, где значительную долю гидробионтов могут составлять холодноводные, часто реликтовые виды, для которых наблюдаемые изменения могут оказаться критическими для выживания.

Работа выполнена с поддержкой грантом БРФФИ №Б21АРМ-006

Библиографические ссылки

Безносков В. Н., Суздалева А. Л. Возможные изменения водной биоты в период глобального потепления климата // Водные ресурсы. 2004. Т. 31, №4. С. 498-503.

Голицын Г. С., Ефимова Л. К., Мохов И. И. и др. Изменения температуры и осадков в бассейне Ладожского озера по расчетам климатической модели общей циркуляции в XIX-XXI вв. // Известия РГО. 2002. Т. 134. Вып. 6. С. 36-47.

Кипрушина К. Н., Измestьева Л. Р. Многолетняя и сезонная динамика зоопланктона открытой части Южного Байкала // Вестник Томского гос. ун-та. 2009. №328. С. 191-195.

Кирвель П. И. Рост температуры воды в озерах Беларуси в условиях изменения климата // Сахаровские чтения 2011 г.: экологические проблемы XXI века: матер. 11-й Междунар. науч. конф. (Минск, 19-20 мая 2011 г.). Минск, 2011. С. 451.

Логинов В. Ф. Радиационные факторы и доказательная база изменений климата. Минск: Бел. наука, 2012. 265 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Тр. ИБВВ АН СССР. 1975. Вып. 27 (30). С. 7-69.

Пислегина Е.В. Многолетняя (1981-2007 гг.) динамика зоопланктона в пелагиали Южного Байкала // Известия Иркутского гос. университета, сер. «Биология. Экология», 2010. Т. 3, №3. С. 92-94.

Barriopedro D., Fischer E. M., Luterbacher J., Trigo R. M., García-Herrera R. The hot summer of 2010: redrawing the temperature record map of Europe // Science (New York, N.Y.). 2011. 332(6026): 220-4.

De Stasio B. T., Hit D. K., Kleinhans J. M. et al. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton (Bart T. De Stasio Jr., David K. Hill, Julie M. Kleinhans, Nathan P. Nibbelink, John J. Magnuson) // Limnol. Oceanogr. 1996. Vol. 41, №5. P. 1136-1149. DOI.org/10.4319/lo.1996.41.5.1136.

Ladoga and Onego – Great European Lakes: Observation and Modeling. Rukhovets L. A., Filatov N. N. (Eds.). Springer-Praxis Publishing. Chichester, UK. 2009. 320 p.

Mayer C. M. et al. Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. Quagga and Zebra mussels. Biology, impact and control / ed. by T. F. Nalepa, D. W. Schloesser. 2nd ed. London-N. Y., 2014. Chapter 36. P. 575-585.

Schindler D. W. The effects of climatic warming on the properties of boreal lakes and streams at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario / D. Schindler, S. Bayley, B. Parker, K. Beaty, D. Cruikshank, E. Fee, E. U. Schindler, M. Stainton // Limnol. Oceanogr. 1996. Vol. 41, №5. P. 1004-1017. DOI:10.4319/LO.1996.41.5.1004.

Vezhnovets V. V. Change of *Limnocalanus macrurus* (Copepoda, Calanoida) Population State under High Summer Temperature // Hydrobiological Journal. 2018. Vol. 54, №3. P. 24-35.

УДК 574.583

Т. В. Витченко
(Центр морских исследований МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)
t.vitchenko@marine-rc.info

СООБЩЕСТВО ФИТОПЛАНКТОНА АКВАТОРИИ АРКТИЧЕСКИХ ОСТРОВОВ ГПЗ «НЕНЕЦКИЙ», ПЕЧОРСКОЕ МОРЕ

Представлены результаты исследования особенностей развития фитопланктона Печорского моря в районе расположения арктических островов государственного природного заповедника «Ненецкий», с 2015 по 2021 г.

Ключевые слова: фитопланктон, видовой состав, численность, биомасса, Печорское море

Арктические острова юго-восточной части Баренцева моря (Печорское море) – Матвеев, Голец, Долгий, Большой Зеленец и Малый Зеленец входят в состав государственного природного заповедника «Ненецкий». В районе островов сосредоточены постоянные и сезонные местообитания большого количества особо охраняемых арктических видов животных. Водные массы обогащены кислородом и биогенными веществами в течение всего веге-

тационного периода, глубины не превышают 20 м, благодаря чему в акватории между островами Долгий и Вайгач формируются благоприятные условия для развития планктонных альгоценозов, роль которых в создании первичной продуктивности района недооценивается [Экосистемы, биоресурсы ..., 1996]. В последние годы антропогенное влияние на район усиливается за счет воздействия транзитного грузового судоходства, осуществляемого по Северному Морскому Пути, проведения морских геологических изысканий, круглогодичной эксплуатации стационарного морского отгрузочного терминала «Варандей» и морской ледостойкой платформы Приразломная, а также работами на лицензионных участках Медынско-Варандейский и Западно-Матвеевский. Исследование и сохранение биологического разнообразия в российской Арктике становится приоритетным научным направлением. Цель настоящей работы – изучение особенностей развития и распределения микрофитопланктона в районе заповедных арктических островов под влиянием природно-климатических и антропогенных факторов.

Материалом послужили сборы планктонных проб, проводимые в июле-августе в период с 2015 по 2021 г. в рамках научных исследований ЦМИ МГУ им. М. В. Ломоносова. Наблюдения проводились ежегодно на 7 станциях в районе арктических островов в Печорском море – Матвеев (69°28'с.ш., 58°32'в.д.), Голец (69°22'50''с.ш., 58°40'в.д.), Долгий (69°16'с.ш., 59°00'в.д.), Большой (69°00'с.ш., 59°32'в.д.) и Малый (69°02'с.ш., 59°26'в.д.) (рисунок 1).



Рисунок 1 – Схема расположения планктонных станций в районе арктических островов ГПЗ «Ненецкий», Печорское море (2015-2021 гг.)

Всего проанализировано 98 проб микрофитопланктона. Пробы морской воды объемом 1000 мл отбирали при помощи батометра с двух горизонтов – поверхностного и придонного, концентрировали при помощи метода мягкой обратной фильтрации, через лавсановые мембранные фильтры с диаметром пор 0,95 мкм и консервировали раствором люголя [Современные методы ..., 1983]. Камеральная обработка проб фитопланктона проводилась в соответствии с методиками, принятыми в морской гидробиологии [Руководство ..., 1980, 1983; Суханова, 1983; Современные методы ..., 1983; Федоров, 1979]. Исследование фитопланктона проводилось с помощью световых микроскопов с фазово-контрастным устройством: Olympus CX 43 и Leica DM

2500. Для видовой идентификации микроводорослей использовали определители [Диатомовый анализ, 1949, 1950; Косинская, 1948; Диатомовые водоросли ..., 1992, 2002; Коновалова, Селина, 2010; Identifying ..., 1997] и интернет-ресурсы [<http://www.nordicmicroalgae.org/>; <http://www.marinespecies.org/>]. Названия видов приводятся с учётом современных номенклатурных ревизий [Guiry, Guiry, 2021] в соответствии с международными базами данных World Register of Marine Species (WoRMS), AlgaeBase (WoRMS, 2021; AlgaeBase, 2021). Численность фитопланктона определяли путем подсчета клеток в счетных камерах Нажотта (Hirschmann) (объем 0,05 см³) и Фукса-Розенталя (МикроМед) (0,0032 см³) в трех повторностях для каждой пробы. Расчет биомасс микроводорослей производили по клеточному объему методом геометрического подобия фигур [Hillebrand et al., 1999]. Объем клеток вычисляли по линейным размерам клеток, измеренных с помощью окуляр-микрометра.

В составе фитопланктона прибрежной зоны арктических островов ГПЗ «Ненецкий» идентифицировано 111 таксонов видového ранга. Мелкие жгутиковые, идентификация которых была затруднена, учитывались по размерным группам в диапазоне 2-12 мкм. Доля диатомовых водорослей (Bacillariophyceae) составила 61% (70 видов), динофлагеллят (Dinophyta) – 22% (25 видов), зеленых (Chlorophyta) – 5% (6 видов), доля других таксономических групп была незначительна и не превышала 3% (рисунок 2).

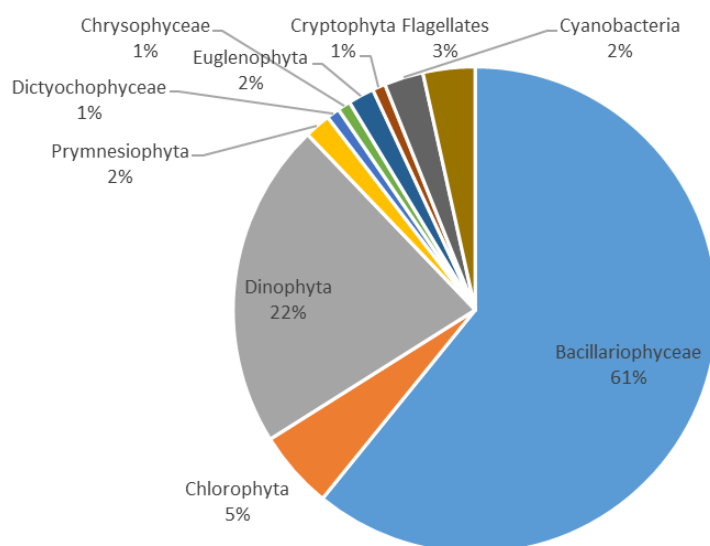


Рисунок 2 – Таксономическая структура фитопланктона в районе арктических островов ГПЗ «Ненецкий», Печорское море (2015-2021 гг.)

Были выделены виды, ежегодно встречаемые летом и формирующие характерный для района исследования сезонный комплекс микроводорослей. Диатомовые водоросли *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve, *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve и *Thalassiosira nordenskioldii* Cleve отмечены в пробах во все годы. Среди динофлагеллят постоянно встречались *Dinophysis norvegica* Claparede et Lachman, *Gyrodinium fusiforme* Kofoid et Swezy, *Heterocapsa triquetra* (Ehrenberg) Stein, *Protoperdinium brevipes* (Paulsen) Balech и *Protoperdinium depressum* (Bailey). Повсеместно в сообществе отмечались криптофитовая водоросль *Leucocryptos marina* (Braarud) Butcher и мелкие неидентифицированные жгутиковые разных размерных групп.

Общее количество видов варьировалось от 38 до 60 видов, но их процентное соотношение сохранялось, преобладали диатомовые водоросли, второе место занимали динофлагелляты. Количество видов по станциям в разные годы изменялось в пределах от 21 до 57, наибольшее количество видов отмечалось в районе островов Большой Зеленец и Малый Зеленец, наименьшее – у о. Матвеев. Наиболее разнообразно фитопланктон был представлен в 2019 г., всего в его составе отмечено 60 видов, максимальное их количество – 57 видов, зафиксировано у островов Зеленцов, минимальное общее количество видов отмечено в 2021 г. – 38, наименьшим видовым разнообразием характеризовалось сообщество фитопланктона у берегов о. Матвеев – 21 вид.

Общая численность фитопланктона изменялась в разные годы от 53,60 до 164,74 млн кл./м³. Максимальные значения отмечались в 2020 г., минимальные – в 2017 г. (рисунок 3). Значения общей биомассы фитопланктона лежали в пределах от 148,52 до 556,02 мг/м³. Максимальные значения отмечались в 2019 г. у берегов островов Зеленцов, минимальные в 2016 г. – у о. Матвеев (рисунок 4).

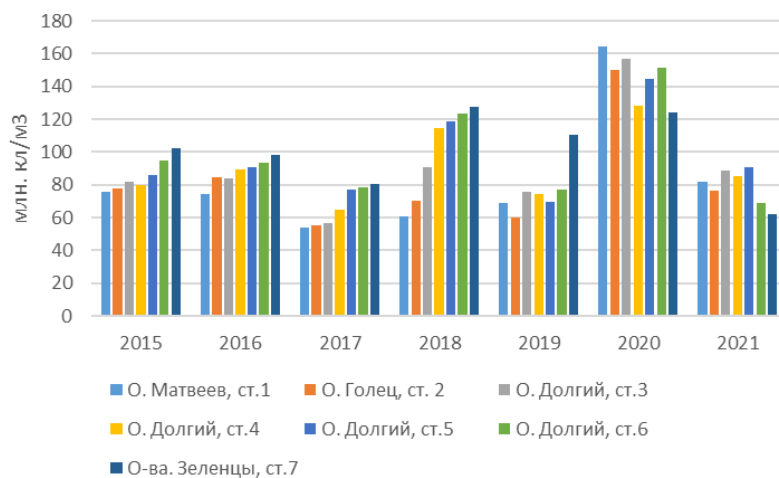


Рисунок 3 – Численность фитопланктона (млн кл./м³) в районе арктических островов ГПЗ «Ненецкий», Печорское море (2015-2021 гг.).

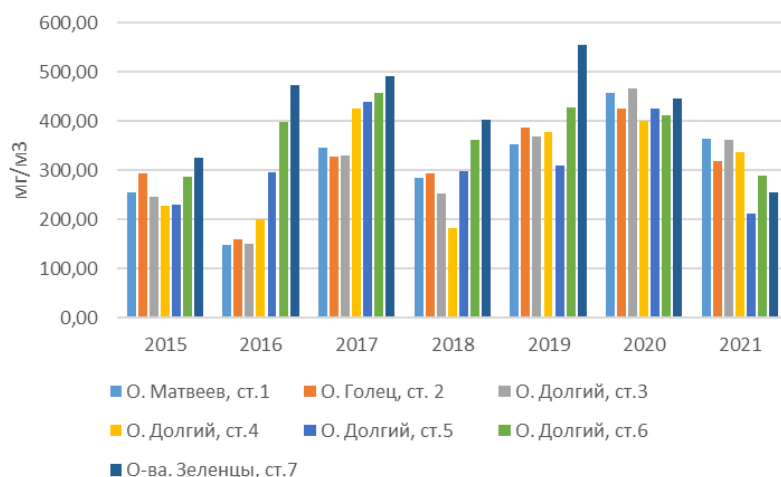


Рисунок 4 – Биомасса фитопланктона (мг/м³) в районе арктических островов ГПЗ «Ненецкий», Печорское море (2015-2021 гг.).

Диатомовые *Chaetoceros lacinosus* Schütt и *Chaetoceros borealis* Bailey, формирующие летние биомассы центрального района Печорского моря, доминировали по биомассе в фитопланктоне островов в июле 2021 г. Типичные представители восточного района, расположенного между островами ГПЗ «Ненецкий» и о. Вайгач – диатомеи *Paralia sulcata* (Ehrenberg) Cleve., *Rhizosolenia hebetata* Bailey, *Rhizosolenia setigera* Bright. и динофлагеллята *Protopteridinium depressum* Bailey преобладали в альгоценозе в июле 2019-2021 гг. В отдельные годы в фитопланктоне отмечены представители пресноводной флоры. К ним относились диатомовые *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen и *Aulacoseira islandica* (O. Müll.) Simonsen, которые преобладали по численности и биомассе в 2019 и 2020 гг., а также зеленые (*Monoraphidium convolutum* (Corda) Komárková-Legnerová, *Pandorina morum* (O. F. Müller) Bory, *Pediastrum duplex* Meyen, *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson) и сине-зеленые

водоросли (*Phormidium chlorinum* (Kützinger ex Gomont 1892) Umezaki and Watanabe, *Planktolyngbya limnetica* (Lemmerm.) Komárk.-Legn. & Cronberg) вероятно проникающие в сообщество из юго-восточного района, испытывающего выраженное влияние пресного стока из Печорской губы.

Учитывая относительно слабое антропогенное влияние на район исследуемых арктических островов, развитие фитопланктона в большей степени определяется естественными условиями окружающей среды. В составе сообщества постепенно происходит замещение диатомового комплекса динофитовым и мелкими автотрофными жгутиковыми, хотя диатомовые автотрофы по-прежнему формируют основу сообщества. В летний период количественные и качественные характеристики фитопланктона равномерно распределены по вертикали ввиду мелководности района и хорошей перемешанности водных масс. Показатели численности и биомассы фитопланктона исследованной акватории соответствуют современной схеме сезонной динамики количественных показателей пелагических альгоценозов юго-восточной части Баренцева моря. Анализ таксономического состава фитопланктона показал, что в доминирующий комплекс в разные годы входят виды, характерные для трех районов, на границе которых они расположены, согласно схеме районирования Печорского моря по качественному составу и количественным показателям развития пелагических альгоценозов [Ларионов, 2016]. Фитопланктон в районе расположения арктических островов в период исследований характеризуется выраженной межгодовой вариабельностью количественных показателей, эти различия связаны с изменчивостью гидролого-гидрохимических характеристик среды. В то же время выделенный постоянный летний таксономический комплекс микроводорослей может служить фоновой характеристикой для оценки состояния фитоценоза в районе исследования.

Библиографические ссылки

Диатомовый анализ. Л.: Госгеолиздат, 1949-1950. Кн. 1. 1949. 273 с.; Кн. 2. 1949. 283 с.; Кн. 3. 1950. 398 с.

Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные / Под ред. И. В. Макаровой. Л.: Наука, 1992. Т. 2. Вып. 2. 125 с.

Коновалова Г. В., Селина М. С. Динофитовые водоросли (Dinophyta). Владивосток: Дальнаука. 2010. 362 с.

Косинская Е. К. Определитель морских синезеленых водорослей / Л.: Акад. наук СССР, 1948. 279 с.

Ларионов В. В. Особенности годового цикла развития сообществ фитопланктона в различных районах Печорского моря. Междунар. научно-практич. конф. «Современные эколого-биологические и химические исследования, техника и технология производств». Мурманск, 2016. С. 196-202.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений / Под ред. А. В. Цыбань. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 192 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. 280 с.

Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 97-105.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Моск. университет, 1979. 168 с.

Экосистемы, биоресурсы и антропогенное загрязнение Печорского моря / Г. Г. Матишов, С. Г. Денисенко, Г. А. Тарасов и др. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. 161 с.

Guiry M. D. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. URL: <http://www.algaebase.org/2021>.

Hillebrand H., Dürselen C. D., Kirschtel D., Pollinger U., Zohary T. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae J. Phycol. 1999. 35 (2): 403-424.

Identifying Marine Phytoplankton / Ed. by R. T. Carmelo. 1997.

Integrated Taxonomic Information System ITIS // Международная интегрированная таксономическая информационная система. URL: <https://it.is.gov/>.

The Nordic microalgae and aquatic protozoa website // Swedish Meteorological and Hydrological Institute (SMHI), Swedish Biodiversity Data Infrastructure (SBDI). URL: <http://www.nordicmicroalgae.org/2021>.

World Register of Marine Species // WoRMS. Международный регистр морских видов. Website and databases developed and hosted by Flanders Marine Institute. URL: <http://www.marinespecies.org/index.php>.

УДК 574.583(28):581

*Е. Л. Воденеева^{1,2}, П. В. Кулизин¹, Е. М. Шарагина¹, Н. А. Старцева¹,
Д. Е. Гаврилко¹, В. С. Жихарев¹, О. Н. Ерина³, А. Г. Оханкин¹*

(¹Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия;

²Нижегородский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Нижний Новгород, Россия;

³Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)

vodeneeva@mail.ru

**ВИДОВОЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ
ФИТОПЛАНКТОНА В УСТЬЕВЫХ УЧАСТКАХ ПРИТОКОВ
ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА
(НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

В работе приводятся данные о таксономическом разнообразии и функциональных группах фитопланктона в устьевых областях левобережных волжских притоков (реки Ветлуга и Керженец).

Ключевые слова: фитопланктон, функциональные группы, устье, Чебоксарское водохранилище

Биологическое разнообразие (таксономическое, типологическое) представляет собой потенциал самоорганизации экосистемы, который обеспечивает ее устойчивость к различным природным и антропогенным воздействиям, в связи с чем, его изучение является неотъемлемой частью в современных исследованиях структурной организации наземных и водных сообществ [Корнева, 2010]. В настоящее время наряду с таксономическим анализом растительных планктонных сообществ широко применяют функциональную классификацию фитопланктона, разработанную на основании физиологических, морфологических и экологических признаков видов, сходных по толерантности к определенному фактору или группе факторов и способных преобладать в определенном водоеме [Кулизин и др., 2020; Bogics et al., 2007; Padisak et al., 2009 и другие]. Данная классификация позволяет получить дополнительную информацию о функционировании водных экосистем и представляет собой важный инструмент для их мониторинга и управления.

Цель работы – определить таксономический состав и функциональные группы фитопланктона в левобережных притоках Чебоксарского водохранилища и выявить особенности их распределения в устьевых участках водотоков.

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона, собранные в устьях левобережных притоков Ветлуги и Керженца, выполненных в рамках экспедиции Плавучий университет в июле 2019 г. Пробы отбирались батиметрическим способом с десяти станций, установленных на расстоянии один км друг от друга. Отбор и обработку проб производили в

соответствии с методическими рекомендациями Института биологии внутренних вод РАН. Перечень руководств, который использовали при идентификации видового состава, указывался ранее [Воденеева, Кулизин, 2019]. Выделение функциональных и морфофункциональных групп фитопланктона проводили по работам [Borics et al., 2007; Padisak et al., 2009].

Исследуемые реки относятся к водотокам равнинного типа, преимущественно со снеговым питанием. По длине русла (р. Ветлуга – 899 км, р. Керженец – 290 км) и площади водосборного бассейна (39400 км² и 6140 км² соответственно) они относятся к категориям больших (Ветлуга) и средних (Керженец) рек. Особенности левобережных волжских притоков являются низкая минерализация, слабокислая реакция и повышенные значения цветности. В период исследования устьевые участки этих рек характеризовались нейтрально-щелочными водами (средние значения рН в р. Ветлуге составляли 8,7, в р. Керженец – 7,9). По величинам общей суммы ионов водотоки характеризовались как среднеминерализованные и относились к гидрокарбонатному типу кальциевой группы (гидрокарбонаты в устье р. Ветлуги составили 109,4 мг/л, р. Керженец – 69,8 мг/л). Концентрации биогенных элементов, главным образом, общего азота (0,53 мг/л в устье р. Ветлуге и 0,63 мг/л в р. Керженец) и общего фосфора (0,049 мг/л и 0,056 мг/л соответственно), а также хлорофилла а (7,98 мкг/л и 12,9 мкг/л) соответствовали уровню эвтрофных вод.

В период исследования таксономическое разнообразие фитопланктона в устьевых участках исследованных рек было сформировано представителями семи систематических групп водорослей, причем в р. Ветлуге было зарегистрировано 168 видовых и внутривидовых таксонов, в р. Керженец – 117. Перечень ведущих отделов водорослей в обоих водотоках был схожим и характеризовался преобладанием зеленых (45-46% общего таксономического разнообразия соответственно) и диатомовых (17-24%) водорослей. Значительная доля видового богатства также принадлежала отделам Cyanobacteria (по 11%) и Ochrophyta (11% и 8% соответственно), вклад других отделов в общее видовое богатство альгофлоры был менее заметным, составляя для отдельных групп менее 10%. В керженских водах родовой спектр альгофлоры определяли: *Desmodesmus*, *Stephanodiscus* и *Monoraphidium*, в р. Ветлуге – *Desmodesmus*, *Trachelomonas*, *Navicula*.

Биомасса фитопланктона в период исследований на отдельных станциях варьировала от 0,82 до 9,39 г/м³ в р. Керженец и от 0,5 до 4,11 г/м³ в р. Ветлуге, а ее основной фон в обоих водотоках определялся развитием диатомовых водорослей. Так, в доминирующих комплексах фитопланктона устья р. Ветлуги с конца 80-х годов прошлого века и по настоящий период со встречаемостью 90-100% выделялись два вида колониальных центрических диатомей – *Aulacoseira granulata* (Ehrenb.) Simonsen и *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) E. Y. Haw., которые выступали компонентами альгоценозов как в среднем течении водотока, так и в его устьевой области. В сроки наблюдений по мере постепенного смешивания ветлужских и волжских вод показано возрастание показателей развития фитопланктона за счет увеличения доли цианобактерий (до 57% от общей биомассы), криптофитовых (до 21%) и динофитовых (до 14%) водорослей при сохранении господствующего положения центрических диатомей. Среди других представителей фитопланктона, входящих в состав доминирующих комплексов в р. Ветлуге, высокая встречаемость отмечалась для *Stephanodiscus hantzschii* Grunow, *Gymnodinium* sp. и *Komma caudata* (Geitler) D. R. A. Hill, однако их частота доминирования не превышала 20 [Воденеева и др., 2020].

Устьевой район р. Керженец еще с конца 80-х годов прошлого века отличался более высокими величинами количественного развития фитопланктона (средневегетационные значения биомассы составляли 1,57 г/м³, при максимальных значениях 11,3 г/м³), в сравнении со средним течением реки и преобладанием наряду с планктонными диатомовыми водорослями представителей цианобактерий (до 1,1 г/м³). В современный период, развитие фитопланктона в данном участке реки определялось диатомовыми водорослями (до 60-80% общей биомассы), а также криптофитовыми (до 41%), динофитовыми (до 21%) и цианобактериями (до 13,4%). На большинстве станций регистрировались полидоминантные альгоценозы, с высокими показателями доминирования для *S. hantzschii*, причем ценотическая роль данного вида в сообществах фитопланктона по мере возрастания влияния волжских вод снижалась (с 30% общих значений биомассы до 1%). Другие представители ценозообразующих комплексов (*Stephanodiscus neoastraea* Hek. et B. Hickel, *Gymnodinium* sp., *Fragilaria* sp., *K. caudata*,

Unruhdinium kevei [Grigorszky et F. Vasas] Gottschling) р. Керженец несмотря на высокую встречаемость характеризовались низкими показателями доминирования, что может свидетельствовать о слабой конкурентной способности этих представителей за общие ресурсы в данный момент [Воденеева и др., 2020]. Отмеченный ранее как инвазивный компонент альгоценозов р. Керженец *U. kevei* [Воденеева и др., 2016] своих максимальных абсолютных и относительных значений биомассы (0,72 г/м³ и 10% соответственно) достигал в устьевой области реки, где развивался совместно с другими представителями фитофлагеллят (*Cryptomonas* sp., *K. caudata*). *Melosira varians* С. Agardh, как характерный доминант среднего течения р. Керженец и других левобережных притоков р. Волги, в составе доминирующего комплекса в устьевом участке была отмечена только на одной станции.

Согласно функциональной классификации в фитопланктоне изученных рек было выявлено 24 функциональные группы фитопланктона (в р. Ветлуге – 22, в р. Керженец – 23), среди которых постоянными и ведущими компонентами выступали группы Т_б, Р, D, В, С. В устьевом участке р. Ветлуги на большинстве станций в летний сезон 2019 г. доминировали кодоны Р (*A. granulata*), В (*A. subarctica*, *Cyclotella* spp., *Stephanodiscus* spp.), L₀ (*Gymnodinium* sp., *Peridinium* sp.) и Y (крупноклеточные *Cryptomonas* sp.), представители которых предпочитают условия стагнации водной толщи, богатой питательными веществами, формирующихся, при зарегулировании речного стока. При смешении ветлужских и волжских водных масс в числе доминирующих функциональных групп появлялись кодоны Н₁ (*Dolichospermum* spp., предпочитающие эвтрофные, мелководные участки), при доминировании представителей эвтрофного комплекса диатомей из кодонов Р, D, Т_б, а также фитофлагеллят лимнического комплекса (группы W₂, L₀). В устьевой области р. Керженец функциональное разнообразие фитопланктона в отличие от р. Ветлуги отличалось перечнем функциональных групп. В качестве доминирующих кодонов выступали группы D, В, С, реже Р. Также, как и в р. Ветлуге, отмечалось возрастание роли группы Н₁ в зоне непосредственного контакта с волжскими водами (ст. 10), за счет развития видов рода *Dolichospermum* spp. и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs, при участии кодона М (*Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.), а также групп L₀ (*Gymnodinium* sp., *U. kevei*) и Y (*Cryptomonas ovata* Ehrenb.).

Таким образом, таксономический состав альгофлоры в устьевых участках притоков характеризовался как зелено-диатомовый с высоким участием синезеленых водорослей. Функциональное разнообразие альгоценозов определяли представители более 20 групп фитопланктона, среди которых преобладали чувствительные к стагнации представители диатомей из кодонов (Т_б, Р, D, В, С), предпочитающие мезотрофно-эвтрофные водоемы. По мере приближения к смешению водных масс возрастала роль лимнического комплекса, сформированного либо цианобактериями, либо представителями фитофлагеллят, в т.ч. и инвазивными видами.

Работа выполнена в рамках реализации Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» ННГУ (№ темы Н-477-99_2021-2023 и при поддержке РГО (грант №17/2021-Р «Экспедиция Плавающий университет Волжского бассейна»)

Библиографические ссылки

Воденеева Е. Л., Кулизин П. В. Водоросли Мордовского заповедника (аннотированный список видов). Объединенная дирекция Мордовского государственного природного заповедника им. П. Г. Смидовича и национального парка «Смольный». М., 2019. 62 с.

Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Охупкин А. Г. О развитии инвазивного вида *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) в среднем течении р. Керженец (Нижегородская область). Труды ГПБЗ «Керженский». Нижний Новгород, 2016. Т. 8. С. 68-75.

Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Шарагина Е. М., Охупкин А. Г. Доминирующие комплексы фитопланктона в устьевых участках притоков Чебоксарского водохранилища в летний сезон 2019 года // Труды 5-й всерос. науч. конф. «Проблемы экологии волжского бас-

сейна («Волга-2020»)), Нижний Новгород: Волжский государственный университет водного транспорта, 2020. С. 2. URL: <http://вф-река-море.рф/>.

Корнева Л. Г. Изменение разнообразия фитопланктона в водоемах волжского бассейна // Биология внутренних вод. 2010. №4. С. 31-38.

Кулицин П. В., Воденеева Е. Л., Охапкин А. Г. Опыт использования функциональной классификации фитопланктона для оценки качества воды некоторых левобережных притоков р. Волги (бассейн Чебоксарского водохранилища) // Принципы экологии. 2020. 2: 48-59. DOI: 10.15393/j1.art.2020.9582.

Borics G., Várbíró G., Grigorszky I., Krasznai E., Szabó S., Kiss K. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2007. Vol. 161. (3-4): 465-486.

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

УДК 574.5, 543, 504.064

Е. Ю. Воякина, Е. Н. Чернова
(Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН –
Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия)
katerina.voyakina@gmail.com

ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫЕ «ЦВЕТЕНИЯ» В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ В РАЙОНЕ ВАЛААМСКОГО АРХИПЕЛАГА

В работе обсуждается вредоносное «цветение» цианобактерий в прибрежной зоне Ладожского озера в районе Валаамского архипелага. В период максимального прогрева воды в планктоне доминировали *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralf et Born et Flah., *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. & Kom. и виды рода *Dolichospermum*. В августе 2021 г. концентрация внутриклеточных токсинов цианобактерий была максимальной (7,71 мкг/л).

Ключевые слова: фитопланктон, цианобактерии, цианотоксины, «цветение» воды, Ладожское озеро, хлорофилл-а, хромато-масс-спектрометрия

Вредоносное «цветение» водорослей (ВЦВ), вызванное возрастающим с каждым годом поступлением в водоемы биогенных веществ, а также с климатическими изменениями, признано одной из актуальных проблем современного мира. Активная вегетация цианобактерий часто сопровождается выделением и накоплением в водной среде биологически активных веществ и токсинов, представляющих опасность для жизни и здоровья человека и животных. В настоящее время «цветут» практически все водоёмы Северо-Запада России. «Цветет» Ладожское озеро, которое служит источником водоснабжения г. Санкт-Петербурга, активная вегетация цианобактерий наблюдается в Балтийском море [Водоросли, вызывающие «цветение» ..., 2006]. В последнее десятилетие это явление постоянно наблюдается и в прибрежной зоне Ладожского озера в районе Валаамского архипелага.

Работа проводилась на Валаамском архипелаге, чья уникальная экосистема давно привлекает ученых различных специальностей. Валаамский архипелаг, расположен в северо-восточной части Ладожского озера на расстоянии около 40 км от г. Сортавала. Архипелаг включает острова Валаам, Скитский, Предтеченский, Емельяновский и еще около 50 малых островов. Общая площадь архипелага 36 км². В соответствии с лимническим районированием Ладожского озера район расположения Валаамского архипелага входит в ультрапрофундальную зону [Гусаков, Тержевик, 1992]. Основные черты термического и гидрохимического режимов прибрежной зоны Валаамского архипелага сходны с процессами, идущими в глубоководной части Ладожского озера [Гусаков, Тержевик, 1992; Воронков, Скакальский, Зуба-

рева, 1978; Ладожское озеро ..., 2000]. В районе южного и западного берега прибрежная зона выражена крайне слабо, глубина у берега под отвесными скалами составляет 15-30 м. В северной и восточной части побережья прибрежная мелководная зона тянется на несколько километров. Под мелководной зоной подразумевается участок акватории с глубинами менее 15 м [Гусаков, Тержевик, 1992].

В работе использован материал, собранный с июня по сентябрь в 1998-2021 гг. на 11-17 станциях прибрежной зоны Ладожского озера в районе Валаамского архипелага. Интегральные пробы фитопланктона отбирали батометром через 0,5-1,0 м в зависимости от глубины станции, фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным методом, клетки водорослей и цианобактерий просчитывали в камере Нажотта [Руководство ..., 1983]. Параллельно отбору проб проводили исследования основных лимнологических параметров. Определение гидрохимических параметров, в т.ч. биогенных элементов, проводили общепринятыми методами [Алекин, Семенов, Скопинцев, 1973]. Для определения профиля цианобактериальных токсинов и их количественного определения использовали метод высокоэффективной жидкостной хроматографии – масс-спектрометрии высокого разрешения (ВЭЖХ-МС-ВР) (LTQ OrbiTrap («Finnigan»), ESI +). Были определены концентрации внутриклеточных и внеклеточных цианотоксинов [Chernova, Sidelev et al., 2019].

В целом прибрежная зона Ладожского озера в районе Валаамского архипелага характеризуется благоприятным кислородным режимом, высокие значения электропроводности, максимальные значения прозрачности. Для этой части системы характерно минимальные значения цветности (34-38° по Pt-Co шкале) и мутности (6-7 мг/л), низкое содержание железа – 0,02-0,04 мг/л, по величине активной реакции среды показатели колеблются на уровне 7,1-8,8 [Воякина, 2009].

В прибрежной зоне Валаамского архипелага было отмечено 183 таксона водорослей и цианобактерий рангом ниже рода. По видовому богатству преобладали зеленые (29% общего числа), цианобактерии (19%) и диатомовые (18%) водоросли. В целом альгофлора различных участков акватории была очень разнородна [Воякина, 2009, 2013].

Сезонная динамика фитопланктона в исследованных участках обычно совпадает с таковой в глубоководном районе Ладожского озера. В весенний и раннелетний период отмечается максимальная вегетация диатомовых водорослей, затем по мере прогрева воды в планктон начинают доминировать виды золотистых, криптофитовых, динофитовых водорослей и цианобактерий. Часто именно в период максимального прогрева воды отмечается пик в ходе сезонной динамики показателей обилия фитопланктона. В осенний период вновь начинают активно развиваться диатомеи. Максимальные среднемноголетние значения биомассы фитопланктона характерны для Монастырской бухты (9,9 мг/л), минимальные – для участка в заливе Крестовый (3,7 мг/л) [Воякина, 2013].

Во все годы исследования в период максимального прогрева воды по показателям обилия на большинстве станций доминировали различные виды цианобактерий, на их долю приходилось более 50% от общей биомассы. На станциях, расположенных на открытых или более глубоких участках побережья наряду с ними отмечалось массовое развитие криптофитовых водорослей, а в закрытых мелководных заливах преобладали зеленые (хлорококковые) водоросли. Межгодовые различия в структуре планктона связаны, прежде всего, с особенностями температурной стратификации и характеристиками ветрового режима. В годы со штилевыми условиями различия между станциями были наиболее существенны. Чаще всего в состав видов-доминант входили *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfsex Bornet et Flahaut (1886), *Dolichospermum spiroides* (Kleb.) Wacklin et al. (2009), *Limnothrix planctonica* (Wolos) Meffert 1988, *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. & Kom. (1988), *Woronichinia compacta* (Lemm.) Komárek & Hindák (1988). Из криптофитовых чаще всего встречались виды рода *Cryptomonas* (*C. erosa* Ehr. (1832), *C. ovata* Ehr. (1838), *C. rostrata* Skuja (1948)), *Komma caudata* (Geitler) Hill (1991), из отдела зеленых водорослей – *Chlamydomonas* spp., *Coenococcus planctonicus* Korsh. (1953), *Botryococcus braunii* Kütz. (1849). Максимальные средние значения численности и биомассы фитопланктона были отмечены для различных станций в Дивной бухте (южное побережье), минимальные – в заливе Крестовый (западное побережье). В разные годы

структура фитопланктона в исследованной акватории варьировала значительно. По средним многолетним значениям биомассы фитопланктона выделяются 2003 г. с минимальными значениями (среднее значение 0,97 мг/л) и 2001 г. с максимальными значениями (11,93 мг/л) [Воякина, 2013; Современное состояние ..., 2021].

Несмотря на то, что в период максимального прогрева воды в прибрежной зоне Валаамского архипелага обычно доминируют потенциально токсичные виды цианобактерий, до последнего времени цианотоксины обнаружить не удавалось. Это было связано, прежде всего, с неблагоприятными погодными условиями: невысокими летними температурами и активным ветровым перемешиванием, в результате которого пятна «цветения» быстро разрушались. В последние годы средняя температура поверхности воды была 16,3°C.

В 2020-2021 гг. концентрация хлорофилла-а по акватории в районе Валаамского архипелага варьировала значительно – от 1,64 мкг/л на южном побережье до 7,54 мкг/л на северном, среднее за два года значение было 3,69 мкг/л.

В 2021 г. в заливе Крестовый два раза наблюдалось формирование пятен «цветения» цианобактерий (в начале июля и во второй половине августа). В начале июля в планктоне доминировал только один вид цианобактерий – *Dolichospermum sigmoideum* (Nygaard) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek. Численность была 145,6 млн кл./л, биомасса – 9,53 мг/л. В августе показатели обилия были выше (численность – 614,0 млн кл./л, биомасса – 58,37 мг/л). Доминировали *Aphanizomenon flos-aquae* и виды рода *Dolichospermum*. Концентрация хлорофилла-а в июле составила 60,61 мкг/л, в августе – 989,1 мкг/л.

Максимальное суммарное содержание внутриклеточных токсинов (7,71 мкг/л) было зарегистрировано в пятне «цветения» в августе. Значительно больший вклад вносили деметилированные варианты микроцистинов, составляя 92% от суммарного содержания токсинов. MC-LR был детектировано на уровне (0,18 мкг/л). В то же время в образце из «пятна цветения», отобранного в первой декаде июля токсинов детектировано не было.

Таким образом, впервые получена информация о содержании цианотоксинов в биомассе цианобактерий в прибрежной зоне ладожского озера в районе Валаамского архипелага.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы НИЦЭБ РАН – СПб ФИЦ РАН «Идентификация новых и малоизученных природных и антропогенных экотоксикантов окружающей среды, исследование механизмов их трансформации и воздействия на биоту» FFZF-2022-0012

Библиографические ссылки

Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 210 с.

Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. М.: КМК, 2006. 367 с.

Воронков Н. П., Скакальский Б. Г., Зубарева В. И. Основные черты формирования химического состава вод Ладожского озера: Сб. науч. тр. / Л.: ГГИ, 1978. Вып. 249. С. 5-47.

Воякина Е. Ю. Межгодовая динамика структурных показателей фитопланктона различных участков прибрежной зоны Ладожского озера в районе Валаамского архипелага / Рыбохозяйственное исследование больших озер Северо-Запада европейской части России: Сб. науч. тр. ФГНУ «ГосНИОРХ». СПб., 2009. Вып. 334. С. 62-74.

Воякина Е. Ю. Структурно-функциональные параметры фитопланктона прибрежной зоны ладожского озера в районе Валаамского архипелага в период максимального прогрева воды // Тез. XXIX Междунар. конф. «Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера» (27-29 марта 2013 г., г. Мурманск, Россия).

Гусаков Б. Л., Тержевик А. Ю. Лимническое районирование и особенности озерных процессов в лимнических зонах // Ладожское озеро – критерии состояния экосистемы. СПб., 1992. С. 21-27.

Ладожское озеро. Мониторинг, исследование современного состояния и проблемы управления Ладожским озером и другими большими озерами / Отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2000. 490 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 239 с.

Современное состояние и проблемы антропогенной трансформации экосистемы Ладожского озера в условиях изменяющегося климата / Коллективная монография. М.: РАН, 2021. 637 с.

Chernova E., Sidelev S., Russkikh Ia., Voyakina E., Zhakovskaya Z. First observation of microcystin- and anatoxin-a-producing cyanobacteria in the easternmost part of the Gulf of Finland (the Baltic Sea) // Toxicon. 2019. Vol. 157. P. 18-24.

УДК 574.583

*Д. Е. Гаврилко, Т. В. Золотарева, В. С. Жихарев,
И. А. Кудрин, Г. В. Шурганова*

*(Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
dima_gavrilko@mail.ru*

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА УНИКАЛЬНЫХ ОЗЁР НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Проанализирован видовой состав и структура сообществ зоопланктона озёр-памятников природы Нижегородской области. Выявлены редкие виды ветвистоусых и веслоногих ракообразных.

Ключевые слова: биоразнообразие, зоопланктон, видовая структура, уникальные озёра, Нижегородская область

В последние десятилетия усиливающееся антропогенное воздействие на экосистемы привело к значительному снижению биоразнообразия. Экологические последствия утраты биоразнообразия стали центральной проблемой в экологии [Loreau et al., 2001; Cardinale et al., 2012]. Водоёмы особо охраняемых территорий, являющиеся эталонами ненарушенных биогеоценозов, выполняют важную функцию по сохранению биоразнообразия и представляют собой идеальные объекты для оценки изменений в сообществах гидробионтов [Воденеева и др., 2020]. К таким водоёмам относится ряд озёр-памятников природы Нижегородской области с уникальными гидрологическими и гидрохимическими условиями. Слабое антропогенное воздействие и специфические абиотические условия в озёрах приводят к формированию благоприятной среды для развития редких видов зоопланктона. В тоже время эти уникальные водоёмы, как и многие другие, подвержены риску биологических инвазий, что может привести к перестройкам в структуре зоопланктонных сообществ.

Целью нашей работы была характеристика состава и структуры сообществ зоопланктона озёр-памятников природы Нижегородской области.

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, отобранные в летний период 2019-2021 гг. на 6 озёрах Нижегородской области: памятнике природы Федерального значения озеро Светлояр, памятниках природы регионального значения озёрах Ключик, Большое Святое (Святое Дедовское), Нестияр, Пустынное (Пустое) и Жаренское. Пробы зоопланктона отбирали в пелагиали и литорали озёр согласно общепринятым в гидробиологии методам [Методические рекомендации ..., 1982]. Параллельно с отбором проб были выполнены измерения глубины, прозрачности, процента проективного покрытия растениями биотопа. Измерения температуры, рН и электропроводности воды проводили с использованием мультипараметрического зонда YSI Pro 1030. Концентрацию растворенного кислорода в воде измеряли при помощи анализатора растворенного кислорода МАРК 302Э. Пробы зоопланктона

классифицировали с помощью кластерного анализа на основе сходства видовой структуры, в качестве меры сходства использовали косинус угла между векторами проб в многомерном пространстве численностей видов [Шурганова, 2007; Якимов и др., 2016].

Озеро Светлояр – димиктический водоём с выраженными гидрологическими сезонами года. Воды озера обладают низкой минерализацией, нейтральной реакцией среды и высокой прозрачностью [Баянов, Макеев, 2008]. Озеро Светлояр является одним из самых глубоких (максимальная глубина 32,7 м) озёр в Нижегородской области.

Карстовое оз. Ключик относится к солонатово-водным малым (площадь 11 га) озёрам. Уникальность озера определяется характером питания, которое осуществляется водами подземной р. Суринь, сменой цвета воды от голубого в западной части до зеленоватого в центральной и восточной котловинах [Воденеева и др., 2020; Баянов, 2019].

Озеро Большое Святое (Святое Дедовское) считается одним из самых крупных карстовых озёр Нижегородской области (площадь 136 га). Озеро неправильной формы, образовано в результате слияния 5 карстовых провалов. Особенностью озера является наличие 12 островов общей площадью 13,6 га и двух крупных заливов. Воды озера имеют низкую минерализацию, нейтральную-слабокислую реакцию и высокую прозрачность [Моисеев и др., 2019].

Озеро Жаренское – малое озеро (площадь 13,6 га) эолового происхождения с низкой минерализацией воды. Оно окружено верховым болотом. Около уреза воды болота постепенно переходит в озерную сплавину, образованную сфагновыми мхами [Бакка, Киселева, 2008].

Озеро Пустынное (Пустое) – малое озеро ледникового происхождения, расположенное в массиве болот в охранной зоне Керженского заповедника. Воды озера характеризуются повышенным содержанием гуминовых веществ, что приводит к высокой цветности, низкой прозрачности и pH [Баянов, Юлова, 2002].

Озеро Нестиар представляет собой малое озеро (площадь 30 га) эолового происхождения. На юго-востоке из озера вытекает ручей, относящийся к бассейну р. Люнды. Северо-восточные склоны берега высокие, остальные низкие и пологие, заболоченные [Бакка, Киселева, 2008]. В озере интенсивно протекает процесс эвтрофирования, что приводит к «цветению» воды за счёт массового развития цианобактерий рода *Microcystis*.

В зоопланктоне исследованных озёр выявлено 155 видов, из них 86 принадлежит коловраткам (Rotifera), 45 видов – ветвистоусым ракообразным (Cladocera), 24 вида – веслоногим ракообразным (Copepoda). Все озера обладали своеобразным видовым составом и структурой зоопланктоценозов, сформированными под действием ведущих факторов среды.

На основе многомерного векторного анализа в оз. Ключик были выделены сообщества зоопланктона, приуроченные к определенным зонам озёра. Зоопланктоценоз западной части озера, подверженной действию подземной реки, характеризовался обедненным видовым составом с низким количественным развитием и преобладанием науплиальных стадий веслоногих рачков. В отличие от него, зоопланктоценоз восточной части озера характеризовался повышенной численностью, биомассой и доминированием ветвистоусого рачка *Daphnia (Daphnia) cucullata* Sars, 1862. Сообщества зоопланктона зарослей высших водных растений отличались от пелагических сообществ более высоким видовым богатством за счёт присутствия фитофильных видов коловраток и ракообразных. В пелагиали озера отмечены индикаторы чистых вод – коловратки рода *Notholca* и *Ascomorpha saltans* Bartsch, 1870.

Зоопланктоценоз пелагиали оз. Большое Святое характеризовался невысоким видовым богатством и количественным развитием с преобладанием науплиальных стадий веслоногих рачков и коловратки *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879). В озере обнаружен ветвистоусый рачок *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855, занесённый в Красную книгу Нижегородской области. В отличие от пелагического сообщества, зарослевые зоопланктоценозы обладали уникальным набором редких видов ветвистоусых ракообразных – *Anchistropus emarginatus* Sars, 1862, *Biapertura sibirica* (Sinev, Karabanov et Kotov, 2020), *Ophryoxus gracilis* Sars, 1862, *Streblocerus serricaudatus* (Fischer, 1849). В зарослях макрофитов также был найден индикатор чистых вод – коловратка *Ascomorpha ovalis* (Bergendal, 1892).

В зоопланктоне пелагиали оз. Светлояр доминировали холодолюбивые коловратки *K. longispina* и *Conochilus unicornis* Rousset, 1892. Однако в озере обнаружена южная теплолюбивая коловратка *Hexarthra mira* (Hudson, 1871). Её появление в планктоне свидетельствует о возрастании эвтрофирования озера. В зарослевых зоопланктоценозах в число доминантов входили науплиальные стадии веслоногих рачков и ветвистоусый рачок *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862.

Зоопланктоценоз пелагиали оз. Жаренское отличался по структуре от сообществ зоопланктона других низкоминерализованных озёр. Здесь в число доминантов входили веслоногий рачок *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888), ветвистоусый рачок *Daphnia (Daphnia) longispina* O. F. Müller, 1785 и трансконтинентальный вид-вселенец коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousset, 1908). В озере также обнаружен краснокнижный рачок *H. gibberum*. В зарослях макрофитов озера найдены редкие ветвистоусые ракообразные *B. sibirica*, *S. serricaudatus* и ледниковый реликт *Ovalona karelica* (Stenroos, 1897).

Зоопланктон пелагиали кислого озера Пустынного (рН 4,42-4,68) характеризовался бедным видовым составом с доминированием ветвистоусых ракообразных *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), *H. gibberum* и краснокнижного веслоногого рачка *Heterocope saliens* (Lilljeborg, 1862). Зарослевые сообщества обладали большим видовым богатством с преобладанием фитофильного ветвистоусого рачка *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776). Здесь были обнаружены типичные обитатели кислых вод – коловратки *Keratella serrulata* (Ehrenberg, 1838), *Lecane acus* (Harring, 1913), *L. brachydactyla* (Stenroos, 1898), ветвистоусый рачок *S. serricaudatus*.

Озеро Нестияр существенно отличалось от остальных озёр по составу зоопланктона. Только здесь отмечены индикаторы эвтрофных и загрязнённых вод – коловратки рода *Brachionus*: *B. angularis* Gosse, 1851, *B. diversicornis* (Daday, 1883), *B. forficula* Wierzejski, 1891, *B. quadridentatus* Hermann, 1783. Абсолютным доминантом в пелагическом сообществе был *B. forficula*. В зарослевых зоопланктоценозах в число доминирующих видов входила коловратка *Euchlanis dilatata luksiana* Hauer, 1832. Высокая доля брахионид в зоопланктоне свидетельствует об усиленных процессах эвтрофирования озера.

На основе проведенных исследований выявлено, что в уникальных по гидрологическим и гидрохимическим условиям озёрах Нижегородской области формируются специфические сообщества зоопланктона. Большое количество находок редких видов демонстрирует огромную значимость экосистем изученных озёр для сохранения биоразнообразия.

Работа выполнена в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритеты 2030» (проект №Н-477-99_2021-2023)

Библиографические ссылки

Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень // Нижний Новгород, 2008. 560 с.

Баянов Н. Г., Макеев И. С. Межсезонная динамика массовых видов метазойного планктона // Труды ФГБУ «Государственный заповедник «Керженский». 2016. Т. 8. С. 39-67.

Баянов Н. Г. Озеро Ключик – уникальный природный объект Нижегородского Поволжья // Труды ФГБУ «Государственный заповедник «Керженский». 2019. Т. 9. С. 65-72.

Баянов Н. Г., Юлова Г. А. К вопросу о происхождении и современном экологическом состоянии некоторых озёр Нижегородского Заволжья // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. Серия: Биология. 2001. №1. С. 91-102.

Воденеева Е. Л., Охупкин А. Г., Генкал С. И., Кулизин П. В., Шарагина Е. М., Скамейкина К. О. Состав, структура и распределение фитопланктона высокоминерализованного карстового озера // Биология внутренних вод. 2020. №6. С. 573-582.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах // Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва, 1982. 33 с.

Моисеев А. В., Логинов В. В., Морева О. А., Кривдина Т. В., Фролова Е. А., Тюфтин А. В., Бугров А. В., Баянов Н. Г., Воденеева Е. Л. Современное состояние и эколого-рыбохозяйственная характеристика озера Большое Святое (Святое Дедовское) // Труды ФГБУ «Государственный заповедник «Керженский». 2019. Т. 9. С. 122-131.

Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.16. – Нижний Новгород, 2007. 48 с.

Якимов В. Н., Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Кудрин И. А., Ильин М. Ю. Методы сравнительной оценки результатов кластерного анализа структуры гидробиоценозов (на примере зоопланктона реки Линда Нижегородской области) // Биология внутренних вод. 2016. №2. С. 94-103.

Cardinale B. J., Duffy J. E., Gonzalez A. et al. Biodiversity loss and its impact on humanity // Nature. 2012. Vol. 486. P. 59-67.

Loreau M., Naeem S., Inchausti P. et al. Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges // Science. 2001. Vol. 294. P. 804-808.

УДК 574.9

Н. А. Гаврилова, И. В. Довгаль

*(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
krinelly@gmail.com; dovgal-1954@mail.ru*

МОДЕЛИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ИНФУЗОРИЙ (CILIOPHORA, TINTINNIDA)

В работе анализируется распространение 692 видов тинтиннид в разных акваториях Мирового океана. Показано, что оно является масштабнo-зависимым и в больших пространственно-временномa масштабах соответствует модели умеренного эндемизма, а в более мелких масштабах – убиквитарной модели.

К л ю ч е в ы е с л о в а: инфузории, планктон, распространение, модель, биогеография

В настоящее время преобладают две альтернативные модели распространения микроскопических организмов. Согласно убиквитарной модели считается, что одноклеточные организмы являются космополитами и их распространение лимитируется только факторами среды [Azovsky et al., 2016, 2020; Dolan, 2005; Fontaneto, 2011; Fenchel, Finlay, 2004; O'Maley, 2008]. Согласно модели умеренной эндемичности распространение микроскопических видов определяется географическими факторами, к ним применимы те же подходы, что и по отношению к многоклеточным, только уровень эндемизма у одноклеточных ниже [Azovsky et al., 2016, 2020; Dolan, 2005; Foissner, 2006, 2008; Fontaneto, 2011].

Вопросы распространения раковинных планктонных инфузoрий (Tintinnida) также неоднократно обсуждались в литературе. Рассматривалось широтное распределение надвидовых таксонов [Dolan, Pierce, 2013]. При этом Дж. Долан [Dolan, 2005] указывал, на существование крупномасштабных моделей распространения Tintinnida и связывал их видообразование с рассматриваемыми масштабами времени и пространства.

Нами [Gavrilova, Dovgal, 2018] было показано, что тинтинниды (617 видов) объединены в два видовых комплекса, в один из которых попадают инфузории из Черного и Азовского морей, тогда как в другой – цилиаты из Антарктики, Атлантики, Тихого океана, Средиземного моря и Аравийского моря. При этом видовой комплекс морей Арктики был обособлен. По нашему мнению [Gavrilova, Dovgal, 2018], это связано с тем, что 22 вида тинтиннид из 89 обитающих в Арктике, являются эндемиками этого региона.

С другой стороны, изучение распространения тинтинид Черного и Азовского моря [Гаврилова, Довгаль, 2019] позволило выделить видовые комплексы этих цилиат, которые также объединяются по толерантности видов к температуре и солености. Эндемики Черного и Азовского морей неизвестны и в данном случае речь может идти о соответствии распространения инфузорий убиквитарной модели.

Как отмечали А. И. Кафанов и В. А. Кудряшов [Кафанов, Кудряшов 2000] применимость той или иной модели распространения зависит от использованного пространственно-временного масштаба, при этом проявляются либо хронологические, либо биогеографические закономерности (экологическая и географическая хронология). На наш взгляд, убиквитарная модель распространения соответствует экологической хронологии, тогда как модель умеренного эндемизма – географической.

Удобным объектом для проверки данного предположения являются раковинные планктонные инфузории (*Tintinnida*). Эти цилиаты в массе обитают в морском планктоне, при этом в их жизненном цикле имеется стадия бентосной цисты, что лимитирует их распространение небольшими глубинами, данный таксон, в основном, представлен неритическими видами. Это позволяет ограничиться анализом горизонтального распределения тинтинид, не касаясь их распределения по вертикали, в зависимости от глубины.

Нами по литературным [Cordeiro, Sassi, 1997; Dolan, 2006; Dolan et al., 2014, 2016; Dibyendu et al., 2016; Kchaou et al., 2009; Kršinić, 2018; Matsuno et al., 2014; Mayen-Estrada et al., 2019; Nakamachi et al., 1998; Sanchez, 2020; Sitran et al., 2007, 2009; Umani et al., 2010 и др.] и собственным данным были проанализированы видовые списки тинтинид (692 вида) собранных в 45 пунктах в Тихом, Индийском, Атлантическом, Северном Ледовитом океанах, а также данные по распространению раковинных планктонных инфузорий в разных акваториях Черного и Азовского морей.

По результатам кластерного и n-MDS анализов тинтиниды объединились в два видовых комплекса, в один из которых включены виды из Арктики, Антарктики, Северной Атлантики, Северной Пацифики и Азовского моря. Второй комплекс включает цилиат из Индийского, Тихого и Атлантического океанов, Черного и Средиземного морей.

Известно, что в расположении крупных пелагических зон хорошо прослеживается их широтная ориентация. В морской биогеографии рассматривают следующие широтные зоны пелагиали (с севера на юг): Арктическая, Бореальная, Северная субтропическая, Тропическая, Южная субтропическая, Антарктическая [Кафанов, Кудряшов, 2000].

По нашему мнению, первый из упомянутых кластеров объединяет, в основном, виды, характерные для Арктической и Антарктической зон. Как уже отмечалось, в Арктической зоне отмечено 22 эндемичных вида, а в Антарктической – 67 видов, что обеспечивает своеобразие соответствующих видовых комплексов. В свою очередь, для Азовского моря характерна пониженная соленость, в нем довольно много пресноводных видов, что и обусловило его кластеризацию с видами из холодных вод.

В то же время известно относительно небольшое число теплолюбивых видов тинтинид, например, *Eutintinnus pinguis* или *Xystonellopsis dicymatica*, причем только последний указан как эндемик Тропической зоны [Dolan, 2005].

В данном пространственно-временном масштабе характер распространения тинтинид соответствует географической хронологии. Его специфику определяет наличие эндемичных холодолюбивых видов, приуроченных к зонам, климатические условия в которых относительно стабильны и существуют продолжительное время, достаточное для видообразования.

В акваториях меньших масштабов видовые комплексы тинтинид связаны с комбинациями факторов среды, таких как температура и соленость, эндемичные виды здесь также неизвестны, а видовые комплексы изменчивы, в них постоянно меняются доминирующие виды [Гаврилова, Довгаль, 2019], т.е. они имеют эфемерный характер.

Таким образом, распространение морских тинтинид является масштабно-зависимым. При его рассмотрении в больших пространственно-временном масштабах, оно соответствует модели умеренного эндемизма, в более мелких масштабах – убиквитарной модели. Это

дает основание рассматривать распространение Tintinnida в рамках универсальной масштабно-зависимой модели.

Библиографические ссылки

Гаврилова Н. А., Довгаль И. В. Раковинные планктонные инфузории (Ciliophora, Tintinnida) Черного и Азовского морей / Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН. Севастополь: ФИЦ ИнБЮМ, 2019. 176 с.

Кафанов А. И., Кудряшов В. А. Морская биогеография: Учебное пособие. М.: Наука, 2000. 176 с.

Azovsky A. I., Tikhonenkov D. V., Mazei Y. A. An estimation of the global diversity and distribution of the smallest eukaryotes: Biogeography of marine benthic heterotrophic flagellates. *Protist*. 2016. 167(5): 411-424.

Azovsky A. I., Chertoprud E. S., Garlitska L. A., Mazei Y. A., Tikhonenkov D. V. Does size really matter in biogeography? Patterns and drivers of global distribution of marine micro- and meiofauna. *Journal of Biogeography*. 2020. 47(5): 1180-1192.

Cordeiro T. A., Sassi R. Tintinnina (Ciliophora, Protista) of the North Sea during the spring of 1986. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 1997. 51: 155-172.

Dibyendu Rakshit, Santosh K. Sarkar, Kamala K. Satpathy, Palani Sankar Ganesh, Nallamuthu Godhantaraman, Jayanta K. Biswas Diversity and Distribution of Microzooplankton Tintinnid (Ciliata: Protozoa) in the Core Region of Indian Sundarban Wetland. *Clean – Soil, Air, Water*. 2016. 44 (9999): 1-9.

Dolan J. R. An introduction to the biogeography of aquatic microbes. *Aquatic Microbial Ecology*. 2005. 41: 39-48.

Dolan J. R. Comparing taxonomic and morphological biodiversity of tintinnids (planktonic ciliates) of New Caledonia. *Limnol. Oceanogr*. 2006. 51(2): 950-958.

Dolan J. R., Pierce R. W. Diversity and distributions of tintinnid ciliates. In: *The biology and Ecology of Tintinnid Ciliates: Models for Marine Plankton* / J. R. Dolan, S. Agatha, D. W. Coats, D. J. S. Montagnes, D. K. Stocker (Eds). Oxford, UK: Wiley-Blackwell, 2013. 214-243.

Dolan J. R., Yang E. J., Kim T.W., Kang S. Microzooplankton in a Warming Arctic: A Comparison of Tintinnids and Radiolarians from Summer 2011 and 2012 in the Chukchi Sea. *Acta Protozool*. 2014. 53: 101-113.

Dolan J. R., Pierce R. W., Yang E. J. Tintinnid ciliates of the marine microzooplankton in Arctic Seas: a compilation and analysis of species records. *Polar Biology*. 2016. 40(6): 1247-1260.

Kršinić F. Fauna of tintinnids (Tintinnida, Ciliata) during an Arctic-Antarctic cruise, with the S/V «Croatian Tern.» *Zootaxa*. 2018. 4399 (3): 301-314.

Fenchel T., Finlay B. J. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. *Bio Science*. 2004. 54: 777-784.

Foissner W. Biogeography and dispersal of micro-organisms: A review emphasizing protists. *Acta Protozoologica*. 2006. 45: 111-136.

Foissner W. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodivers. Conserv.*, 2008. 17: 235-242.

Fontaneto D. (Ed.). *Biogeography of Microscopic Organisms: Is Everything Small Everywhere?* Cambridge: Cambridge University Press, 2011. 365 p.

Gavrilova N., Dovgal I. Impact of the water temperature and salinity on the tintinnid ciliates (Ciliophora, Tintinnida) distribution. In: *Özcan G., Tarkan A. S., Özcan T. (Eds.). Proceeding Book, International Marine & Freshwater Sciences Symposium, 18-21 October 2018, Kemer-Antalya / Turkey*, 2018. P. 178-182.

Kchaou N., Elloumi J., Drira Z., Hamza A., Ayadi H., Bouain A., Aleya L. Distribution of ciliates in relation to environmental factors along the coastline of the Gulf of Gabes, Tunisia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2009. 83: 414-424.

Matsuno K., Ichinomiya M., Yamaguchi A., Imai I., Kikuchi T. Horizontal distribution of microprotist community structure in the western Arctic Ocean during late summer and early fall of 2010. *Polar Biol.*, 2014. 37: 1185-1195.

Mayen-Estrada R., Olvera-Bautista F., Reyes-Santos M., Duran-Ramires C. A., Medina-Duran J. H. Tintinnids (Ciliophora: Tintinnida) from Mexico: a checklist. *Biologia*, Springer, Published online: 11 October, 2019. DOI.org/10.2478/s11756-019-00354-4.

Nakamachi M., Iwasaki N. List of tintinnids (Protozoa, Ciliata) in Uranouchi Inlet, Kochi, Japan. *Bulletin of Marine and Fisheries*, Kochi University, 1998. 18: 65-76.

O'Malley M. A. 'Everything is everywhere: but the environment selects': Ubiquitous distribution and ecological determinism in microbial biogeography. *Stud. Hist. Philos. Biol. Biomed. Sci.* 2008. 39: 314-325.

Sanchez D. R. Tintinnids (Tintinnida: Ciliophora) from Colombia: An annotated distributional checklist. *Zootaxa*. 2020. 4894 (3): 329-340.

Sitran R., Bergamasco A., Decemrini F., Guglielmo L. Temporal succession of tintinnids in the northern Ionian Sea, Central Mediterranean. *Journal of Plankton Research*. 2007. 29 (6): 495-508.

Sitran R., Bergamasko A., Decemrini F., Guglielmo L. Microzooplankton (tintinnid ciliates) diversity: coastal community structure and driving mechanisms in the southern Tyrrhenian Sea (Western Mediterranean). *Journal of Plankton Research*. 2009. 31 (2): 153-170.

Umani S. F., Monti M., Minutoli R., Guglielmo L. Recent advances in the Mediterranean researches on zooplankton: from spatial-temporal patterns of distribution to processes oriented studies. *Advances in Oceanology and Limnology*. 2010. 1 (2): 295-356.

УДК 593.13

*Е. А. Герасимова^{1,2}, Е. С. Филончикова², Ю. В. Миндолина²,
В. Я. Катаев², А. С. Балкин²*
*(¹Тюменский государственный университет,
лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, Россия;
²Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза
Уральское отделение РАН, Оренбург, Россия)
ea-ermolenko@yandex.ru*

ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ (CENTRIPLASHELIDA) В СООБЩЕСТВАХ ОЗЕРНОГО ПЛАНКТОНА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Методом высокопроизводительного секвенирования изучено генетическое разнообразие и богатство центрохелидных солнечников в сообществах озерного планктона Западной Сибири. Полученные данные демонстрируют преобладание ASV солнечников в озерном планктоне и указывают на несостоятельность гипотезы о «несущественности планктонной фазы» в жизни солнечников.

Ключевые слова: солнечники, планктон, бентос, высокопроизводительное секвенирование, Западная Сибирь

Центрохелидные солнечники (Centroplasthelida Febvre-Chevalier and Febvre 1984) – свободноживущие хищные одноклеточные амебоидные протисты без жгутиков, относящиеся к хакробиям. Солнечники характеризуются всесветным распространением, присутствуют в бентосе, планктоне и перифитоне морских и пресноводных экосистем и являются неотъемлемым звеном пищевых цепей в водных экосистемах, выполняя роль консументов высшего порядка.

Многие авторы в течение очень долгих лет рассматривали солнечников как планктонный компонент водных экосистем, сформировавшихся в процессе адаптации к планктонному образу жизни. Однако наблюдения Микрюкова демонстрируют регулярные находки центрохелид в поверхностных слоях детрита, придонном планктоне, либо в смывах с водных макрофитов [Микрюков, 1994]. Интерстициальное пространство между частичками песка, гравия или внутри приповерхностного слоя седиментов аккумулирует богатый запас адсорбированной органики, бактерий, диатомовых, мелких гетеротрофных жгутиконосцев, инфузорий и других организмов, вследствие этого, центрохелидные солнечники прижились в условиях микробентоса [Микрюков, 2002]. Классическая сводка Фенчела [Fenchel, 1988] также полностью игнорирует присутствие солнечников в морском планктоне и их значение в сложившихся в нем трофических цепях. В то же время Арндт [Arndt, 1993] отмечает важную роль солнечников как консументов высшего порядка в трофических цепях озерного протозоопланктона. Исследования, проведенные Микрюковым, показали, что солнечники, как и большинство сидячих и малоподвижных организмов в периоды их максимальной численности поднимаются в планктон с целью расселения, а основную часть жизни проводят в бентосе. Данная точка зрения подтверждена на примере исследования биологии солнечника *Acanthocystis wiasemskii*, проведенного Остроумовым [Остроумов, 1917]. Он фиксировал встречаемость данного вида в морском планктоне Карадагской бухты Черного моря с июня до середины июля, а вне пределов этого периода ему не удалось обнаружить данный организм, что он связывал с изменением температуры воды. Наблюдения Микрюкова подтвердили находки Остроумова в планктоне Карадагской бухты в указанный период, обнаружившего, что данный вид встречается также в бентосных пробах бухты с мая по декабрь, т.е. в течение всего времени отбора проб. Другие авторы [Salbrechter, Arndt, 1994] отмечают, что максимальное количество солнечников в одном из озер Австралии наблюдается в марте, что соответствует снижению численности нанопланктона, консументами которого являются солнечники, и биомасса последних не превышает 2% от общей биомассы протозоопланктона. Вследствие этого, Микрюков считает, что планктонная фаза в жизни солнечников не существенна, в связи с краткой продолжительностью и небольшой численностью солнечников в природных биотопах в целом.

В настоящем исследовании мы провели оценку богатства солнечников в планктонных и бентосных образцах с применением метода высокопроизводительного секвенирования. Исследования проводили с образцами, отобранными в озерах Западной Сибири: оз. Кучаково, оз. Андреевское, оз. Муллаши, оз. Тулубаево, оз. Большой Тараскуль, оз. Ахманка, оз. Долгое, оз. Бердюжье (соленость 22 г/л), оз. Горькое (соленость 42 г/л), оз. Соленое (соленость 120 г/л) и оз. Медвежье (360 г/л). Планктонные и бентосные пробы отбирали в стерильные флаконы объемом 500 мл, подвергали последовательной фильтрации через планктонный газ с диаметром пор 70 мкм и нитроцеллюлозные фильтры с диаметром пор 5 мкм и 0,2 мкм. До момента экстракции ДНК, фильтры хранили в реагенте DNA/RNA Shield (Zymo Research). Тотальную ДНК выделяли методом механической гомогенизации и химического лизиса, с последующей очисткой на колонках DNA Clean and Concentrator-5 (Zymo Research). Ампликоны фрагмента гена 18S рРНК получали с использованием праймеров CentroV6F: 5'-YGR CGG AAG GGC ACC ACC-3' и CentroV7R: 5'-YAT CTA RRR GCA TCR CRG ACC TG-3' [Gerasimova et al., 2020]. Секвенирование проводили на платформе MiSeq (Illumina) с использованием V3 Reagent kit (2×300 bp).

По результатам секвенирования солнечники были обнаружены в девяти исследованных озерах, за исключением оз. Горькое и оз. Медвежье. Встречаемость солнечников в образцах варьировала от 0,06% до 3%. Результаты секвенирования продемонстрировали незначительное преобладание ASV (amplicon sequence variants) и ридов центрохелидных солнечников в планктонных образцах из озер Кучаково, Андреевское, Муллаши, Тулубаево, Большой Тараскуль, Соленое, Бердюжье. Озера Долгое и Ахманка характеризовались преобладанием ASV солнечников в бентосных пробах. Несмотря на очевидное, на первый взгляд, преобла-

дание ASV и ридов солнечников в планктонных образцах, данные статистического анализа не выявили достоверных отличий между богатством солнечников в сообществах планктона и бентоса (рисунок 1).

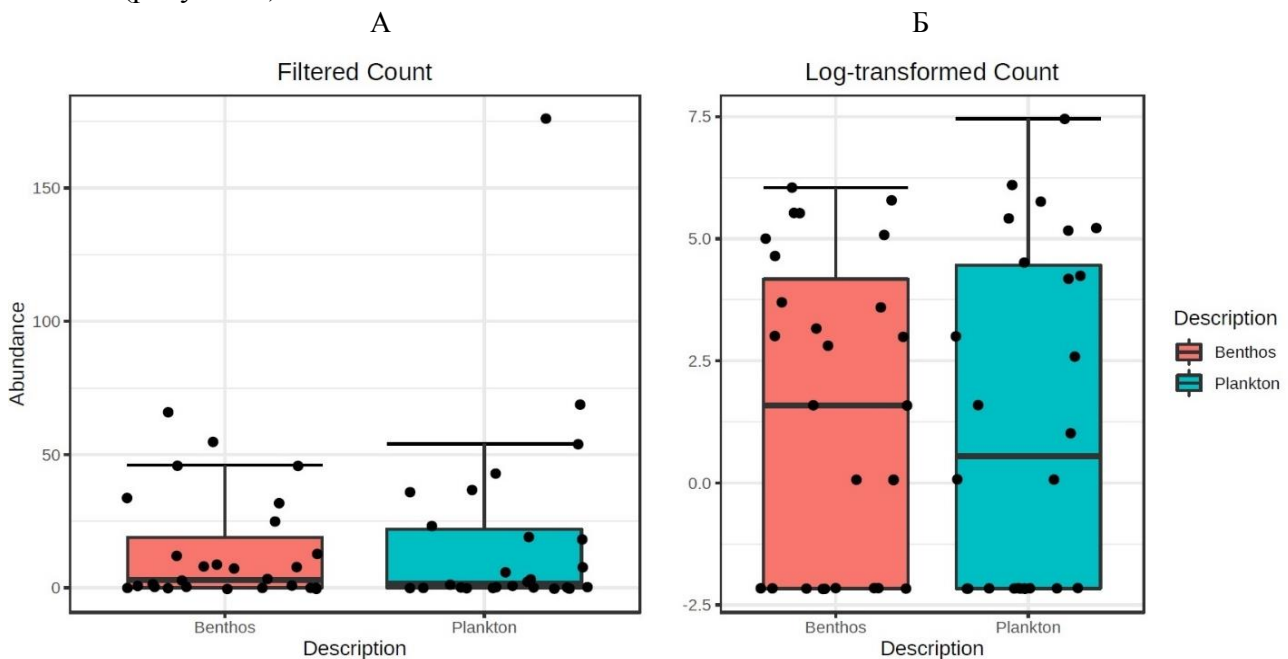


Рисунок 1 – Богатство центрохелидных солнечников в бентосных (А) и планктонных (Б) образцах

Несмотря на отсутствие достоверных отличий между группами планктонных и бентосных образцов, было показано, что солнечники являются неотъемлемой частью озерного планктона, что указывает на несостоятельность гипотезы о «несущественности планктонной фазы» в жизни солнечников.

Работа выполнена при поддержке гранта Правительства Тюменской области по проекту Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра №89-ДОН (2)

Библиографические ссылки

Микрюков К. А. Морские и солоноватоводные центрохелидные солнечники (Centroheliozoa, Sarcodina) Кандалакшского залива Белого моря // Зоол. журн. 1994. Т. 73, №6. С. 5-17.

Микрюков К. А. Центрохелидные солнечники (Centroheliozoa). М.: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 136 с.

Остроумов А. А. Об одном новом виде солнечников из морского планктона (*Acanthocystis wiasemskii*) // Тр. Карадаг. биол. ст. им. Т. И. Вяземского. 1917. Т. 1. С. 62-65.

Arndt H. A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton // Mar. Microb. Foods Webs. 1993. Vol. 7, №1. P. 3-29.

Fenchel T. Marine plankton food chains // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1988. Vol. 19. P. 19-38.

Gerasimova E. A., Plotnikov A. O., Zlatogursky V. V. Multiple euryhaline lineages of Centrohelids (Haptista: Centroplasthelida) in inland saline waters revealed with metabarcoding // J. Euk. Mic. 2020. Vol. 67 (2). P. 223-231.

Salbrechter M., Arndt H. The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria) // *Mar. Microbiol. Food Webs*. 1994. Vol. 8. №1-2. P. 217-234.

УДК 574.583

Л. Г. Гречухина, О. С. Любина
(Татарский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Казань, Татарстан, Россия)
rezedageorgii@mail.ru; olyubina@mail.ru

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА УСТЬЕВЫХ УЧАСТКОВ КРУПНЫХ ПРИТОКОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Предметом исследования для настоящей работы послужили данные о таксономическом составе фитопланктона устьевых участков крупных притоков (р. Свияга, р. Меша и р. Большой Черемшан) Куйбышевского водохранилища. Общее таксономическое разнообразие фитопланктона указанных водотоков составило 353 таксона (с учетом разновидностей и форм) относящихся к 111 родам, к 59 семействам и 8 отделам.

Ключевые слова: фитопланктон, таксономический состав, частота встречаемости, устья рек, Куйбышевское водохранилище

Куйбышевское водохранилище является самым крупным в Волжском каскаде и принимает воды двух рек Волга и Кама, в которые впадают воды рек Свияга, Меша, Большой Черемшан и многие другие. Река Свияга – правый приток р. Волга в пределах Республики Татарстан впадает в Свияжский залив. Река Меша – это правый приток р. Кама, впадающий в Камский залив Куйбышевского водохранилища в республике Татарстан. Река Большой Черемшан – левобережный приток р. Волги, протекающей по территории Самарской, Ульяновской областей и Татарстана. Изучение биоты устьевых зон актуально, так как в этих пограничных районах происходит сгущение организмов и увеличение общего таксономического разнообразия в целом, что и используется рыбами для размножения, развития личинок и молоди, а также для нагула [Гидроэкология, 2015; Северов и др., 2018]. Фитопланктон – это основной производитель органического вещества в экосистеме водоема, который создает энергетическую базу для гидробионтов более высоких трофических уровней [Mineeva, 2018]. Однако водные организмы потребляют фитопланктон выборочно, выедавая в основном диатомовых и зеленых микроводорослей, поэтому важное значение имеют сведения о таксономическом составе альгофлоры. Цель работы – определить таксономический состав фитопланктона устьевых участков правобережных (р. Свияга, р. Меша) и левобережного (р. Большой Черемшан) притоков Куйбышевского водохранилища.

Для выполнения цели исследования проанализирован массив данных ТатарстанНИРО по фитопланктону из устьевых участков исследуемых притоков (р. Свияга, р. Меша, р. Большой Черемшан) Куйбышевского водохранилища с 2018 по 2021 г. (35 проб). Время отбора проб, включенных в массив, охватывало весну (май), лето (июнь, июль, август) и осень (сентябрь и октябрь). Станции отбора проб были расположены на русле и на прибрежных участках. Сбор и обработки фитопланктона осуществляли по общепринятым методикам батометром Рутгнера объемом 5 л послойно из всего столба воды [Методика изучения ..., 1975]. Отобранные интегрированные по глубине пробы, объемом 0,5 л, фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты с последующей концентрацией методом фильтрации поочередно через мембранные фильтры с диаметром пор 5,0 мкм, затем 1,2 мкм с применением ручного вакуумного насоса. Определение и подсчет водорослей проведены в камере Горяева, объемом 0,0009 мл, в одно-трех повторностях с пересчетом содержания водорослей на 1 л воды, с использованием микроскопа МХ-20. Отделы водорослей в списке видов расположены согласно классификации, принятой в справочнике «Водоросли» [Вассер и др., 1989]. В качестве исследованного показателя использовали об-

щее таксономическое разнообразие, частоту встречаемости (P, %) и видовое разнообразие, оцененное по индексу Шеннона (H_N) [Shannon, 1948; Методика изучения ..., 1975].

В планктоне устья р. Свияги определено 249 видов (с учетом разновидностей и форм) относящихся к 96 родам, к 56 семействам и 8 отделам. Chlorophyta – 105, Bacillariophyta – 48, Euglenophyta – 30, Cyanophyta – 29, Chrysophyta – 15, Cryptophyta – 13, Dinophyta – 5, Xanthophyta – 4. Основу ведущих порядков и семейств альгофлоры планктона составляют зеленые и диатомовые водоросли. Так, порядки, формирующие 55% состава альгофлоры это Chlorococcales и Chlamydomonadales (представители отдела Chlorophyta). Raphales, Thalassiosirales, Melosirales (Bacillariophyta). Кроме того, по разнообразию выделяется порядок Euglenales в котором сосредоточено 14% видов (Euglenophyta). Семейства с наибольшим количеством видов входили в отдел Chlorophyta и Bacillariophyta. Основные семейства зеленых водорослей это Chlamydomonadaceae (14%), Scenedesmaceae (12%) и Chlorellaceae (8%). Среди диатомовых водорослей основу составили следующие семейства – Stephanodiscaceae (4%), Aulacoseiraceae (4%), Nitzschiaceae (4%) и Naviculaceae (3%). В родовом аспекте ведущие места принадлежат тем же отделам. Зеленые – рода *Scenedesmus* (8%), *Chlamydomonas* (8%) и *Monoraphidium* (3%). Диатомовые – рода *Nitzschia* (4%), *Aulacoseira* (4%) и *Stephanodiscus* (3%).

В состав альгофлоры устья р. Свияга по частоте встречаемости входят 60% редких или случайных видов, 27% – второстепенных видов и 13% – основных видов, из них 11 вида руководящие (*Chroomonas acuta* Utermöhl 1925, *Cyclotella* sp., *Skeletonema subsalsum* (A. Cleve) Bethge 1928, *Aulacoseira* sp., *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault 1886, *Cryptomonas reflexa* (M. Marsson) Skuja 1939, *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brebisson 1835, *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová in Fott 1969, *Crucigenia tetrapedia* (Kirchner) Kuntze 1898, *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen 1979, *Chlamydomonas globosa* J. W. Snow 1903). Индекс Шеннона варьировал на разных станциях от 2,4 до 3,5 в среднем – 3,1.

Флора планктона устья р. Меша состоит из 190 видов (с учетом разновидностей и форм) относящихся к 86 родам, к 47 семействам и 7 отделам. Chlorophyta – 73, Bacillariophyta – 49, Cyanophyta – 24, Euglenophyta – 15, Chrysophyta – 15, Cryptophyta – 11, Dinophyta – 3. Основу ведущих порядков и семейств альгофлоры планктона составляют зеленые и диатомовые водоросли. Так, порядки, формирующие 67% состава альгофлоры это Chlorococcales и Chlamydomonadales (представители отдела Chlorophyta). Raphales, Thalassiosirales, Melosirales, Araphales (Bacillariophyta). Кроме того, по разнообразию выделялись Euglenales и Cryptomonadales составляющие по 8% видов (Euglenophyta и Cryptophyta). Порядки Oscillatoriales, Nostocales – 5%, 3% (Cyanophyta). Семейства с наибольшим количеством видов входили в отдел Chlorophyta и Bacillariophyta. Основные семейства зеленых водорослей это Chlorellaceae (13%), Scenedesmaceae (11%) и Chlamydomonadaceae (11%). Среди диатомовых водорослей основу составили следующие семейства – Nitzschiaceae (8%), Stephanodiscaceae (7%), Aulacoseiraceae (5%) и Naviculaceae (4%). В родовом аспекте ведущие места принадлежат тем же отделам. Зеленые – рода *Scenedesmus* (8%), *Chlamydomonas* (8%) и *Monoraphidium* (5%). Диатомовые – рода *Nitzschia* (8%), *Aulacoseira* (5%) и *Stephanodiscus* (4%).

В состав альгофлоры устья р. Меша по частоте встречаемости входят 71,6% редких или случайных видов, 17,9% – второстепенных видов и 10,5% – основных видов, из них 8 вида руководящие (*Chroomonas acuta* Utermöhl 1925, *Cyclotella* sp., *Stephanodiscus* sp., *Synedra acus* Kützing 1844, *Oscillatoria agardhii* Gomont 1892, *Oscillatoria limnetica* Lemmermann 1900, *Cryptomonas reflexa* (M. Marsson) Skuja 1939, *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová in Fott 1969, *Chlamydomonas globosa* J. W. Snow 1903). Индекс Шеннона варьировало на разных станциях от 1,6 до 3,4 в среднем – 2,5.

В планктоне устья р. Большой Черемшан определено 173 вида (с учетом разновидностей и форм) относящихся к 70 родам, к 39 семействам и 7 отделам. Chlorophyta – 57, Bacillariophyta – 54, Cyanophyta – 30, Cryptophyta – 16, Chrysophyta – 8, Dinophyta – 5, Euglenophyta – 3. Основу ведущих порядков и семейств альгофлоры планктона составляют Chlorophyta и Bacillariophyta. Так, порядки, формирующие 61% состава альгофлоры это

Chlorococcales и Chlamydomonadales (представители отдела Chlorophyta). Raphales, Thalassiosirales, Araphales (Bacillariophyta). Кроме того, по разнообразию выделяется порядок Cryptomonadales составляющие 11% видов (Cryptophyta). Порядки Oscillatoriales, Nostocales – 6%, 7% (Cyanophyta). Семейства с наибольшим количеством видов входили в отдел Chlorophyta и Bacillariophyta. Основные семейства зеленых водорослей это Chlamydomonadaceae (13%), Scenedesmaceae (10%) и Chlorellaceae (8%). Среди диатомовых водорослей основу составили следующие семейства – Stephanodiscaceae (8%), Naviculaceae (8%), Nitzschiaceae (7%) и Fragilariaceae (5%). В родовом аспекте ведущие места принадлежат тем же отделам. Зеленые – рода *Chlamydomonas* (9%) и *Scenedesmus* (8%). Диатомовые – рода *Nitzschia* (8%), *Navicula* (8%), *Aulacoseira* (4%) и *Stephanodiscus* (3%).

В состав альгофлоры устья р. Большой Черемшан по частоте встречаемости входят 68% редких или случайных видов, 23% – второстепенных видов и 9% – основных видов из них 5 вида руководящие (*Chroomonas acuta* Utermöhl 1925, *Cyclotella* sp., *Aulacoseira* sp., *Oscillatoria limnetica* Lemmermann 1900, *Cryptomonas reflexa* (M. Marsson) Skuja 1939), Индекс Шеннона варьировало на разных станциях от 1,2 до 3,1 в среднем – 2,5.

Таким образом, в устьевых участках исследуемых притоков Куйбышевского водохранилища наибольшее таксономическое разнообразие наблюдалось в планктоне устья р. Свияги. Основу видового богатства устьевых участков в целом формировали зеленые и диатомовые водоросли, с заметным участием эвгленовых и синезеленых водорослей. Однако в устье р. Большой Черемшан, вместо эвгленовых выделялись криптофитовые водоросли. В альгофлоре устьевых зон к редким или случайным видам относилась основная масса выявленных таксонов (более 60%). Более высокие показатели видового разнообразия отмечены в устье р. Свияги, где индекс Шеннона составлял в среднем 3,1 бит/особь.

Библиографические ссылки

Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. Киев, 1989. 608 с.

Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / под ред. А. В. Крылова. Ин-т биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / под ред. Ф. Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.

Северов Ю. А., Кузнецов В. А., Шакирова Ф. М., Кузнецов В. В. // Оценка численности ранней молоди рыб на прибрежных нерестилищах Мешинского залива Куйбышевского водохранилища. Вестник АГТУ, сер. Рыбное хозяйство. 2018. №2. С. 33-38.

Mineeva N. M. Composition and content of photosynthetic pigments in plankton of the volga river reservoirs (2015-2016) // Transactions of IBIW RAS. 2018. Iss. 81(84). С. 13-17.

Shannon C. E. A mathematical theory of communication // Bell System Technical Journal. 1948. Vol. 27, iss. 3. P. 379-423.

УДК 574.583:591.95

А. Д. Губанова, О. А. Гарбазей, Т. В. Ляшко
(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
adgubanova@ibss-ras.ru

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *PSEUDODIAPTOMUS MARINUS* В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЕРНОЕ МОРЕ)

Биологические инвазии признаны одним из фундаментальных аспектов изменений морских экосистем и являются глобальной проблемой морской экологии [Simberloff et al., 2013]. Список новых видов в разных районах Мирового океана постоянно расширя-

ется. Наиболее уязвимы к интродукции новых видов прибрежные акватории вследствие серьезной антропогенной нагрузки, которая, с одной стороны, приводит к уменьшению устойчивости экосистем; с другой стороны, такие формы деятельности, как судоходство и аквакультура – являются основными векторами распространения организмов в новые для них акватории.

Севастопольская бухта (Черное море) является полузамкнутой мелководной акваторией со средней глубиной около 12 м, длиной около 7 км. Температура поверхности бухты меняется в зависимости от сезона от 5,2°C до 28,5°C, соленость составляет около 17-18 ppt [Kuftarkova et al., 2006]. Севастопольская бухта подвержена сильному антропогенному прессу, в ее акватории расположен порт с интенсивным трафиком, поэтому она уязвима для интродукции новых видов.

Представленная работа выполнена на базе многолетних регулярных наблюдений зоопланктона Севастопольской бухты с 2002 по 2021 г. Пробы собирали, как правило, два раза в месяц на двух станциях у входа и в центральной части бухты вертикальными ловами от дна до поверхности планктонной сетью Джели (размер ячеек газа 150 мкм). К настоящему времени в Севастопольской бухте из копепоид зарегистрированы три вселенца: *Acartia tonsa*, *Oithona davisae*, *Pseudocalanus marinus*. Первые два вида широко распространились в Черном море и хорошо изучены [Gubanova et al., 2014].

Pseudodiaptomus marinus – новый чужеродный вид для Черного моря. Он является аборигеном северо-западной части Тихого океана и был впервые описан из проб собранных у побережья Хоккайдо в Северной Японии [Sato, 1913]. С 2007 г. этот вид стремительно распространился в европейских водах [Uttieri et al., 2020]. В 2016 г. был впервые зарегистрирован в Черном море [Гарбазей и др., 2016]. В настоящее время *P. marinus* является одним из самых распространенных видов веслоногих в Мировом океане. Широкому расселению этого вида способствовали особенности его биологии и экологии [Sabia et al. 2015]. Он толерантен к широкому диапазону температуры и солености. Это демерсальный вид, который днем держится у дна, а ночью поднимается к поверхности.

В конце сентября в центре Севастопольской бухты было впервые обнаружено 6 самок и 12 копепоидов чужеродного для Черного моря вида копепоид *P. marinus*. Через месяц его численность значительно увеличилась, составляя 1373 экз. м⁻³ в центре бухты. В 2017 г. численность была ниже, максимум, отмеченный в октябре, составлял 73 экз. м⁻³. Тем не менее, популяция вида была представлена на всех стадиях развития от науплиев до половозрелых особей, что свидетельствовало о том, что *P. marinus* размножается в Черном море. Эти результаты позволили сделать вывод, что это новый вселенец, т.е. вид, который адаптировался к относительно низкой солености и зимним температурам Черного моря и образовал самоподдерживающуюся популяцию в новом ареале [Gubanova et al., 2020].

Сезонная динамика численности *P. marinus* была идентичной в период 2016-2020 гг. (рисунок 1). В первой половине года вселенец в планктоне отсутствовал.

В июне в планктоне появлялись единичные особи младших копепоидов и науплиусов. Резкий подъем численности начинался с конца августа и продолжался до ноября, с пиками в октябре-ноябре. При этом «урожайные» годы чередовались с «бедными»: в 2016 г. максимальная численность составляла 1373 экз. м⁻³; в 2017 г. – 73 экз. м⁻³; в 2018 г. – 5184 экз. м⁻³; в 2019 г. – 9 экз. м⁻³; в 2020 г. – 2659 экз. м⁻³. Отметим, что численность более 5000 экз. м⁻³, зарегистрированная в 2018 г., была одной из самых высоких не только в Черном море, но и в Средиземноморском бассейне в целом.

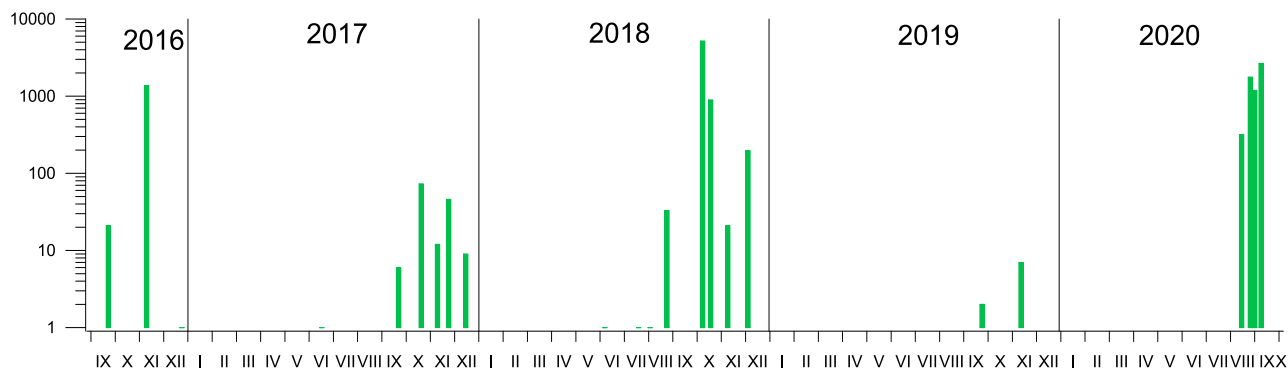


Рисунок 1 – Сезонная динамика и межгодовые изменения численности вида-вселенца *P. marinus* в Севастопольской бухте с момента обнаружения в 2016 г. до 2020 г.

Широкая амплитуда численности *P. marinus*, и его невысокая концентрация в большинстве акваторий Средиземноморского бассейна, очевидно, связаны с тем, что ловы зоопланктона осуществлялись в дневное время, когда популяция, как отмечено выше, сосредоточена главным образом у дна. Очевидно, что это приводит к заниженным оценкам обилия вида. Мы провели сравнительные ловы *P. marinus* в светлое время суток до 12 часов дня и после захода солнца в ноябре и декабре 2020 г. Было установлено, что в ночное время существенно возрастала его общая численность и доля половозрелых особей в популяции.

Наши многолетние наблюдения в Севастопольской бухте демонстрируют, что в настоящее время особенно важно проводить мониторинг морских прибрежных акваторий для получения информации об интродукции чужеродных видов в новые акватории, а также раннего выявления изменений в сообществах и экосистемах под воздействием неаборигенных видов. Накопленная информация с различных морских объектов позволит прогнозировать возможные последствия вторжений.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации 121040600178-6)

Библиографические ссылки

Garbazev O., Popova E., Gubanova A., Altukhov D. First report of the occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay). *Marine Biological Journal*. 2016. 1 (4): 78-80.

Gubanova A. D., Altukhov D. A., Stefanova K., Arashkevich E. G., Kamburska L., Prusova I. Y., Svetlichny L. S., Timofte F., Uysal Z. Species composition of Black Sea marine planktonic copepods. *Journal of Marine Systems*. 2014. 135: 44-52.

Gubanova A., Drapun I., Garbazev O., Krivenko O., Vodiasova E. *Pseudodiaptomus marinus* Sato, 1913 in the Black Sea: morphology, genetic analysis, and variability in seasonal and interannual abundance. *Peer J*, 2020. Iss. 8. Article № e10153. 26 p.

Kuftarkova E., Gubanov V., Kovrigina N., Eremin I., Senicheva M. Ecological assessment of modern state of waters in the region of interaction of the Sevastopol Bay and part of the sea contiguous to it. *Marine Ecological Journal*. 2006. 5 (1): 72-91.

Sato T. Pelagic copepods (1). *Scientific reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station*. 1913. 1: 1-97 (In Japanese).

Sabia L., Zagami G., Mazzocchi M. G., Zambianchi E., Uttieri M. Spreading factors of a globally invading coastal copepod. *Medit. Mar. Sci*. 2015. 16: 460-471.

Simberloff D., Martin J-L., Genovesi P., Maris V., Wardle D. A., Aronson J., Courchamp F., Galil B., García-Berthou E., Pascal M., Pysek P., Sousa R., Tabacchi E., Vilà M. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology and Evolution*. 2013. 28(1): 58-66.

Uttieri M., Aguzzi L., Aiese Cigliano R., Amato A., Bojanic N. et al. WGEUROBUS Working Group «Towards a European Observatory of the non-indigenous calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus*». *Biological Invasions*. 2020. 22: 885-906.

УДК 591.33

Е. К. Дегтярева
(Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)
toykira@gmail.com

ПОЗДНЕЕ ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *EVADNE ANONYX* (G. O. SARS, 1897)

Данное исследование посвящено эмбриональному развитию *Evadne anonyx*, являющимся инвазивным видом для Балтийского моря.

Ключевые слова: *Evadne anonyx*, Балтийское море, эмбриогенез

Изучение экологии, физиологии и строения представителей инвазивных видов является важной задачей для понимания их влияния на среду, в которую они были занесены. Для Балтийского моря одним из таких инвазивных видов является *Evadne anonyx* (Onychopoda: Cladocera). Первые данные об обнаружении этого вида в Балтийском море были получены в 2000-х годах. Первые представители *E. anonyx* были обнаружены в пробах, собранных в основном в Финском [Orlova et al., 2006; Rodionova, Panov, 2006; Panov, Rodionova, 2007] и Гданьском [Bielecka et al., 2014] заливах [Demereckiene et al., 2016]. На момент 2018 г. *E. anonyx* встречается в пробах повсеместно [Полунина, 2021], последние находки (по литературным данным) относятся к 2019 г. [Дмитриева и др., 2021].

Важной задачей является исследование процессов размножения инвазивных видов. Многие работы, посвященные исследованию влияния различных факторов на структуру популяций ветвистоусых ракообразных, включают в себя анализ изменений (количественных или качественных), происходящих с эмбрионами. Различные авторы, не исследующие в своей работе эмбриогенез напрямую, были вынуждены его периодизировать для облегчения понимания других процессов, происходящих с организмами [Papillon, Telford, 2007; Toyota et al., 2015; Weiss et al., 2016]. Периодизация эмбрионального развития призвана описать и охарактеризовать его этапы. Несмотря на относительную изученность эмбрионального развития представителей отряда Anomopoda и Harpatoroda, представители отряда Onychopoda исследованы недостаточно детально. Описаний этапов эмбрионального развития *E. anonyx* в настоящее время нет.

В данной работе исследовано только позднее эмбриональное развитие *E. anonyx*. Его можно разделить на три стадии, каждая из них в свою очередь состоит из нескольких фаз. Первая стадия начинается сразу после гастрюляции. Вторая стадия характеризуется как стадия роста и усложнения. Третья стадия начинается с появлением у эмбриона кутикулярного покрова.

В процессе исследования были впервые получены фотографии эмбрионов *E. anonyx* на сканирующем электронном микроскопе.

Автор выражает благодарность всем участникам рейса №56 НИС «АКАДЕМИК ИОФФЕ», а также сотрудникам Беломорской биологической станции за предоставленное оборудование и помощь в работе

Библиографические ссылки

Bielecka L., Mudrak-Cegiolka S., Kalarus M. Evadne anonyx GO Sars, 1897-the first record of this Ponto-Caspian cladoceran in the Gulf of Gdańsk (Baltic Sea) // *Oceanologia*. 2014. Т. 56, №1. С. 141-150.

Demereckiene N. E. et al. The Ponto-Caspian invader *Evadne anonyx* Sars (Crustacea, Cladocera) in the pelagic zone of the Southeastern Baltic // *Russian journal of biological invasions*. 2016. Т. 7, №3. С. 220-226.

Orlova M. I. et al. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // *Helgoland Marine Research*. 2006. Т. 60, № 2. С. 98-105.

Panov V. E. et al. Invasion biology of ponto-caspian onychopod cladocerans (Crustacea: Cladocera: Onychopoda) // *Hydrobiologia*. 2007. Т. 590, №1. С. 3-14.

Papillon D., Telford M. J. Evolution of *Hox3* and *ftz* in arthropods: insights from the crustacean *Daphnia pulex* // *Development genes and evolution*. 2007. Т. 217, №4. С. 315-322.

Rodionova N. V., Panov V. E. Establishment of the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Evadne anonyx* in the eastern Gulf of Finland, Baltic Sea // *Aquatic Invasions*. 2006. Т. 1, №1. С. 7-12.

Toyota K. et al. NMDA receptor activation upstream of methyl farnesoate signaling for short day-induced male offspring production in the water flea, *Daphnia pulex* // *BMC genomics*. 2015. Т. 16, №1. С. 1-12.

Weiss L. C. et al. Onset of kairomone sensitivity and the development of inducible morphological defenses in *Daphnia pulex* // *Hydrobiologia*. 2016. Т. 779, №1. С. 135-145.

Дмитриева О. А. и др. Структура планктонных сообществ Балтийского моря летом 2012-2019 гг. 2021.

Полунина Ю. Ю. Распределение и структура популяций ветвистоусых ракообразных (Cladocera, Crustacea) в различных бассейнах Балтийского моря в летний сезон. 2021.

УДК 591.524.12

*А. С. Демчук, Н. В. Полякова, М. В. Иванов, Т. С. Иванова, Д. Л. Лайус
(Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия)
anndemch@gmail.com*

СРАВНЕНИЕ ПРИБРЕЖНОГО И ПЕЛАГИЧЕСКОГО ЗООПЛАНКТОНА КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ КАК КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ-ПЛАНКТОФАГОВ

В работе рассмотрены особенности распределения зоопланктона в акватории губы Чупа и Керетского архипелага. Показаны различия кормовой базы прибрежных и открытых участков.

Ключевые слова: питание рыб-планктофагов, зоопланктон, численность, биомасса

Зоопланктон играет значительную роль как кормовой объект для рыб планктофагов. В Белом море основными потребителями зоопланктона являются сельдь и колюшка. Эти виды рыб играют важную роль в экосистеме, являясь так называемой «осиной талией», поскольку в свою очередь активно потребляются хищными рыбами, в том числе ценными промысловыми [Демчук, 2018; Лайус, 2020].

В летний период 2019-2021 гг. проведены исследования питания трёхиглой колюшки как в прибрежье, так и в открытых участках Кандалакшского залива Белого моря. Сбор материала проводили в губе Чупа и открытых участках моря, прилегающих к Керетскому архипелагу. Параллельно с отловом рыб, отбирали пробы зоопланктона сетью Джеди с 4 горизонтов – от 40 м до поверхности, каждые 10 м. Так же отобраны пробы на прибрежных участках, в местах присутствия колюшки. Здесь отбор проб осуществляли фильтрацией 100 л воды через сеть Апштейна. Поскольку нами было отмечено несоответствие содержимого желудков и состава зоопланктонных проб, в июне 2021 г. дополнительно проведены горизонтальные ловы в акватории сетью с большим входным отверстием на циркуляции судна для учета крупных и относительно более подвижных форм зоопланктона.

В августе 2019 г., когда впервые были отобраны пробы на питание колюшки в пелагических участках моря, было показано, что на значительном удалении от мест нереста в рацион рыб входило всего 11 таксонов. Самым важным компонентом при этом был планктонный рачок *Podon leuckarti* (Cladocera), его доля составляла около 90%. При этом в пробах зоопланктона, взятых в той же точке, *P. leuckarti* практически отсутствовал. Массовым компонентом сообщества зоопланктона была *Microsetella norvegica* (Copepoda), их доля в общей численности составляла около 25-50%, а в поверхностных слоях – 75%. Можно предположить, либо *P. leuckarti* активно избирается рыбами, либо рыбы питались этим рачком достаточно далеко от того места, где они были выловлены. В 2020 г. были продолжены работы по изучению питания колюшки и зоопланктона в пелагиали Белого моря и его сравнению с прибрежными акваториями. Численность зоопланктона на пелагических станциях колебалась от 12 тыс. экз./м³ до 132 тыс. экз./м³. Максимальные показатели были зарегистрированы в поверхностном слое (0-10 м). Преобладающими формами на более глубоких горизонтах являлись *Triconia borealis*, (преимущественно ювенильные формы) и *Pseudocalanus* sp. Ближе к поверхности увеличивалась доля *Microsetella norvegica*, достигая в отдельных случаях 80 тыс. экз./м³ и составляя более 60% общей численности.

Прибрежные станции характеризовались более низкими показателями численности в сравнении с пелагическими и находились в диапазоне от 22 до 60 тыс. экз./м³. Отмечены отличия двух наиболее отдаленных станций в Кив губе и у о. Сидоров, где также преобладала *Microsetella norvegica*, составляя порядка 50% от численности на станциях, расположенных ближе к губе, которые характеризовались преобладанием коловраток *Synchaeta* sp. (40%) и науплиальных стадий веслоногих раков (Nauplii Copepoda) (30-45%). Пищевыми объектами колюшки в начале июня 2020 г. на пелагических станциях, расположенных у входа в губу Чупа являлись только пелагические организмы – веслоногий рачок *Calanus glacialis* и крылоногий моллюск *Limacina helicina*, что свидетельствует о том, что нагуливающаяся колюшка может заходить довольно далеко в губу. Судя по составу пищевого комка, они подходят в губу не по поверхности, а по достаточно большим глубинам, близким к термоклину. Основываясь на экологических особенностях кормовых объектов, можно предположить, что в пелагической акватории, самцы и самки могут питаться на разных горизонтах. Например, в конце июня у самок основным компонентом питания был веслоногий рачок *Pseudocalanus* sp., доля которого в планктонном сообществе значительно выше в нижних горизонтах (20-40 м), а у самцов – ветвистоусый рак *P. leuckarti*, массово обитающий в верхних горизонтах (0-10 м).

В июне 2021 г. был осуществлён сбор зоопланктона сетью с входным отверстием 0,5 м и размером ячеи 0,5 мм. Сеть тянули за моторной лодкой 5-10 минут при скорости 2,5 км/ч. Сбор материала осуществляли в 5 точках в период 1-3 июня и 24-29 июня с горизонтов 10 м, 5 м и по поверхности. В итоге осуществлён сбор крупных кормовых объектов, в первую очередь *Calanus glacialis* который присутствовал на всех станциях, преимущественно на более глубоких горизонтах. Численность его колебалась в начале июня от 6 до 900 экз./м³, максимальные величины отмечены на горизонтах 5-10 м. В конце июня на большинстве станций *Calanus* в поверхностном слое отсутствовал, что вполне объяснимо, поскольку данный вид является холодолюбивой формой и при интенсивном прогреве поверхностного слоя воды

уходит на глубину. На 15 м численность его составила от 13 до 180 экз./м³. Доля его в общей численности составляла в начале июня на всех горизонтах от 50 до 100%.

Также в пробах, собранных в начале июня присутствовали другие крупные кормовые объекты рыб-планктонфагов, такие как эуфазиевые рачки, гипериды, крылоногие моллюски, морские стрелки. Несмотря на низкую долю в численности, роль их в питании велика – за счёт крупных размеров они могут достигать значительных величин в общей массе.

Кроме пищевых объектов, высокая численность характерна для гидромедуз, в первую очередь *Aglantha digitale*. Заметна разница между станциями, что говорит о неравномерном (пятнистом) распределении крупных представителей зоопланктона по акватории.

В конце июня параллельно с отбором крупного зоопланктона, проведён сбор стандартных проб планктонной сетью Джеди (площадь входного отверстия 1/20 кв.м, шаг 150 мкм) с горизонта 0-20 м. Общая численность зоопланктона колебалась от 600 до 10250 экз./м³. Преобладали *Oithona similis*, *Pseudocalanus* sp. и ювенильные стадии копепод. В целом, состав и количественные характеристики зоопланктона полностью соответствуют результатам предыдущих лет и литературным данным.

Таким образом, при исследовании кормовой базы рыб целесообразно наряду со стандартными сборами вертикальными протяжками сетью Джеди, необходим облов акватории сетью с большим входным отверстием для учёта крупных форм.

Работа поддержана грантом РФФ №22-24-00956. Также авторы выражают благодарность администрации УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность проведения научной работы на Белом море

Библиографические ссылки

Демчук А. С. и др. Питание Беломорской Трехиглой Колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды Карельского научного центра РАН. 2018. №4. С. 42-58.

Лайус Д. Л. и др. Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме // Сибирский экологический журнал. 2020. №2. С. 167-183.

УДК 574.583(261.24+28)+581.526.325.2/3

О. А. Дмитриева^{1,2}, А. С. Семенова¹, Е. Ю. Казакова¹, Е. А. Поддубева¹
(¹ Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия;
² Институт океанологии им П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
phytob@yandex.ru

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ЗАЛИВАХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ И ПРАВДИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 2017-2021 гг. В ПЕРИОД ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ «ЦВЕТЕНИЙ» ВОДЫ

Исследована структура и динамика планктонных сообществ в трех крупнейших водоемах Калининградской области: Куршском, Вислинском заливах Балтийского моря и Правдинском водохранилище. В летний период в водоемах периодически наблюдали разные по интенсивности и продолжительности цианобактериальные «цветения» воды. Это негативно сказывалось на состоянии всей их экосистемы, в первую очередь – на организмах зоопланктона, в котором возрастала доля мертвых особей. Вода в период «цветений» также оказывала токсическое действие на планктонные тест-организмы.

Ключевые слова: Куршский и Вислинский заливы, Правдинское водохранилище, цианобактериальные «цветения» воды

Куршский, Вислинский заливы Балтийского моря, а также Правдинское водохранилище относятся к одним из наиболее крупных и высокопродуктивных водоемов Калининградской области. Ежегодно в летний период в водоемах регистрируют цианобактериальные «цветения» воды. Установлено, что в пресноводных водоемах 70% цианобактерий являются токсигенными. Даже виды, которые не образуют токсины, могут иметь гены, кодирующие их синтез [Pham et al., 2015]. К таксонам, способным выделять в окружающую среду токсины (микроцистины) и чаще всего являющимися возбудителями токсичных «цветений» воды, относят цианобактерии родов *Dolichospermum*, *Microcystis* и *Planktothrix* [Поляк, Сухаревич, 2017]. Токсичные «цветения», вызванные цианобактериями, наблюдают в разных водоемах – небольших и крупных реках, озерах, прудах, эстуариях и морских акваториях. В Балтийском море массово развивается *Nodularia spumigena*, синтезирующая нодулярины [Pattaniak et al., 2010]. Глобальная экспансия токсигенных цианобактерий представляет серьезную угрозу для окружающей среды [Parel, 2017]. Цианобактериальные «цветения» становятся проблемой для многих отраслей хозяйства, водоснабжения, рыболовства, рекреационного использования водоемов [Carmichael, 2001]. Одна из функций цианотоксинов может заключаться в их участии в аллелопатических взаимодействиях, подавлении роста и развития конкурентов, защите от врагов [Omidi et al., 2018]. Экологическими последствиями аллелопатических эффектов и усиления синтеза цианотоксинов в присутствии других организмов являются накопление токсинов в пищевой цепи, снижение биоразнообразия [Pei et al., 2020]. Цель работы состояла в изучении структуры и динамики планктонных сообществ в период цианобактериальных «цветений» воды и оценке их влияния на состояние зоопланктона в крупнейших водоемах Калининградской области в современный период.

Изучение фитопланктона и зоопланктона проводили в 2017-2021 гг. В российской части Куршского залива пробы планктона отбирали ежемесячно (с января по декабрь) на двух стандартных станциях, расположенных в прибрежной мелководной зоне (глубина 0,5 м), и на удалении 500 м от берега (глубина 3 м). Изучение планктона российской части Вислинского залива выполняли на 6 стандартных станциях в открытой части водоема ежемесячно с марта по ноябрь. Пробы в Правдинском водохранилище отбирали в литорали (глубина 0,5-1 м) один раз в сезон на одной-двух станциях. Пробы планктона обрабатывали по стандартной методике [Методика изучения ..., 1978]. Биотестирование вод исследуемых акваторий проводили на тест-организмах *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1901 и *Daphnia magna* Straus, 1820. На обоих видах проводили как острые, так и хронические эксперименты согласно аттестованным методикам определения токсичности воды ФР.1.39.2007.03221, ФР.1.39.2011.09714, ФР.1.39.2007.03222 и ФР.1.39.2015.19999. Биотестирование на планктонных ракообразных Вислинского залива вследствие его солоноватоводности выполняли для ограниченного числа наиболее пресноводных станций.

Сезонная динамика фитопланктона Куршского залива характеризуется весенним максимумом с преобладанием диатомовых водорослей и более выраженным летним максимумом с доминированием преимущественно цианобактерий. «Цветение» воды цианобактериями в Куршском заливе отмечается ежегодно на протяжении многих лет. Цианобактерия *Aphanizomenon flos-aquae* – основной возбудитель «цветения» воды залива. Виды рода *Microcystis* и *Planktothrix agardhii*, массово развивающиеся в составе сообществ фитопланктона Куршского залива, способны продуцировать и выделять микроцистины в окружающую среду [Belykh et al., 2013; Overlingè et al., 2021]. Высокая концентрация микроцистинов в период цианобактериального «цветения» воды может оказывать наиболее сильный негативный эффект на планктонных Cladocera [Сиделев, Семенова, 2019]. В 2017-2021 гг. средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона в прибрежной зоне Куршского залива изменялась в пределах от 13,8 до 90,1 г/м³, биомасса *Microcystis* spp. и *P. agardhii* – от 0,2 до 2,8 г/м³. По численности уровень развития этих видов превышал нормативы ВОЗ в среднем в 1,2-1,5 раза. Наименьшее отрицательное воздействие на планктонные организмы отмечено в 2020 г. В этом году в Куршском заливе зафиксирована самая низкая начиная с 2002 г. сред-

няя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона – 14 г/м³, а «цветение» воды имело самую низкую интенсивность. По результатам биотестирования острое токсическое воздействие воды из Куршского залива было отмечено в июне, июле, сентябре и октябре 2017 г., а также с июня по август 2018 г. В зоопланктоне в период массового развития цианобактерий возрастала доля мертвых особей: до 15-19% на более глубоководной станции и до 44-59% на наиболее мелководной станции в период нагонных явлений и последующего разложения скоплений цианобактериальных масс.

Сезонная динамика фитопланктона Вислинского залива характеризуется весенним максимумом с доминированием диатомовых и динофитовых водорослей, и летним максимумом с преобладанием преимущественно цианобактерий. В июле-сентябре в фитопланктоне в основном доминируют представители родов *Dolichospermum*, *Planktothrix*, *Woronichinia*, *Planktolyngbya*. Установлено, что среди вегетирующих в заливе цианобактерий существуют токсигенные штаммы рода *Microcystis*, способные вырабатывать микроцистины [Mazur-Mazarec et. al., 2010]. В целом за период 2017-2021 гг. средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона варьировала от 3,6 до 19,3 г/м³. Стоит отметить, что в июле 2021 г. показатели биомассы фитопланктона были самыми высокими за период наблюдений, начиная с 2002 г., и в среднем за сезон составили 19,3 г/м³. В этот период отмечали ярко выраженный летний пик биомассы фитопланктона, обусловленный массовым развитием цианобактерий рода *Dolichospermum*. При этом биомасса фитопланктона на станциях залива изменялась от 12,9 до 104,4 г/м³. В этот период в зоопланктоне Вислинского залива значительно возрастала доля мертвых особей – до 11-20%, особенно среди наиболее чувствительных к цианобактериальным цветениям видов планктонных ракообразных. В целом цианобактериальные цветения в Вислинском заливе не достигают такой продолжительности и высокой интенсивности как в Куршском. Их негативный эффект, в т.ч. воздействие на зоопланктон, выражен намного слабее. По результатам биотестирования острое токсическое воздействие воды из Вислинского залива было отмечено только в июле 2021 г. – в период интенсивного цианобактериального «цветения» воды.

Правдинское водохранилище – это крупнейшее водохранилище Калининградской области. Оно расположено на реке Лава. В водохранилище по биомассе зимой и осенью доминировали диатомовые водоросли, весной – диатомовые, криптофитовые и динофитовые, летом – цианобактерии и диатомовые. Доминирующими цианобактериями в Правдинском водохранилище были *Microcystis viridis*, *Nodularia spumigena*, *Dolichospermum affine*. Средняя за вегетационный сезон биомасса фитопланктона менялась от 3,8 до 22,8 г/м³. В августе 2018 г. было зарегистрировано «цветение» воды потенциально токсичной цианобактерией *Microcystis viridis*, при этом биомасса фитопланктона достигала 62 г/м³ и была отмечена максимальная доля мертвых особей – 12,9 и 14,7% от численности и биомассы зоопланктона соответственно. По результатам биотестирования на тест-организмах *Daphnia magna* и *Ceriodaphnia affinis* установлено, что вода Правдинского водохранилища в августе 2018 г. оказывала острое токсичное воздействие на оба тестовых организма. В остальные периоды вода из этого водоема не оказывала токсичного воздействия или оказывала хроническое токсическое воздействие, которое выражалось в стимулировании рождаемости этих тест-организмов.

Таким образом, во всех крупных высокопродуктивных водоемах Калининградской области в период цианобактериальных «цветений» воды возрастала доля мертвых особей в зоопланктоне. В период цианобактериальных «цветений» вода оказывала токсическое действие на планктонные тест-организмы в разной степени. Наиболее часто острое токсическое воздействие было отмечено в Куршском заливе. В Вислинском заливе и Правдинском водохранилище оно регистрировалось эпизодически.

Библиографические ссылки

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1978. 242 с.

Поляк Ю. М., Сухаревич В. И. Токсигенные цианобактерии: распространение, регуляция синтеза токсинов, способы их деструкции // Вода: химия и экология. 2017. Т. 11-12. С. 125-139.

Сиделев С. И., Семенова А. С. Экологическая роль цианобактериальных токсинов (микроцистинов) в водных экосистемах // Цианопрокариоты/цианобактерии: систематика, экология, распространение. Матер. докладов II Междунар. науч. школы-конф. 2019. С. 54-58.

Belykh O. I., Gladkikh A. S., Sorokovikova E. G., Dmitrieva O. A. Identification of toxigenic Cyanobacteria of the Genus *Microcystis* in the Curonian Lagoon (Baltic Sea) // Oceanology. 2013. Т. 53, №1. P. 71-79.

Carmichael W. W. Health effects of toxin producing cyanobacteria: the cyano HABs // Hum. Ecol. Risk Assess. 2001. Vol. 7. P. 1393.

Mazur-Marzec H., Browarczyk-Matusiak G., Forycka K., Kobos J., Plinski M. Morphological, genetic, chemical and ecophysiological characterisation of two *Microcystis aeruginosa* isolates from the Vistula Lagoon, southern Baltic // Oceanologia. 2010. Vol. 52(1). P. 127-146.

Omidi A., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S. Still challenging: the ecological function of the cyanobacterial toxin microcystin – what we know so far // Toxin Rev. 2018. Vol. 37. P. 87.

Overlingè D. et al. Characterization and diversity of microcystins produced by cyanobacteria from the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) // Toxins. 2021. Т. 13, №12. P. 838.

Parel H. W. Controlling cyanobacterial harmful blooms in freshwater ecosystems // Microb. Biotechnol. 2017. Vol. 10. P. 1106-1110.

Pattanaik B., Wulff A., Roleda M. Y., Garde K., Mohlin M. Production of the cyanotoxin nodularin – a multifactorial approach // Harmful Algae. 2010. №10. P. 30-38.

Pei Y., Xu R., Hilt S., Chang X. Effects of cyanobacterial secondary metabolites on phytoplankton community succession // Co-Evolution of Secondary Metabolites, Ref. Ser. Phytochem., Cambridge: Springer. 2020. P. 323.

Pham T. L., Dao T. S., Shimizu K., Lan-Chi D. H., Utsumi M. Isolation and characterization of microcystin-producing cyanobacteria from Dau Tieng Reservoir, Vietnam // Nova Hedwigia. 2015. Vol. 101(1-2). P. 3-20.

УДК 574.583(265.51)

Е. П. Дулепова

(Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Владивосток, Россия)
elena.dulepova@tinro-center.ru

ЗООПЛАНКТОН ГЛУБОКОВОДНЫХ КОТЛОВИН ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ: СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ

По данным многолетних съемок (2008-2018) представлены качественные и количественные характеристики, а также рассчитана продукция зоопланктона глубоководных котловин западной части Берингова моря.

Ключевые слова: Берингово море, глубоководные котловины, зоопланктон, биомасса, продукция, таксономический состав

Изучение зоопланктона Командорской и Алеутской глубоководных котловин (рисунок 1) является составной частью экосистемных исследований российской экономической зоны Берингова моря. Этот район имеет важное значение для нагула промысловых видов рыб, так как планктонные ресурсы котловин активно используются nekтоном (в основном лососями и минтаем) [Шунтов, Темных, 2008].

Экосистемные исследования западной части Берингова моря ведутся практически с середины 80-х годов прошлого века и по настоящее время [Дулепова 2002; Шунтов и др.,

2007]. Наиболее исследованными компонентами рассматриваемой экосистемы являются зоопланктон и нектон. Объем информации, накопленный по мезо- и макрозоопланктону, позволил ранее проанализировать структурные и функциональные характеристики этого компонента экосистемы длительный период [Дулепова, 2002; Волков, 2017; Шунтов, 2001].

В основе настоящего сообщения лежит информация по зоопланктону, полученная в результате использования базы данных «Сетной зоопланктон западной части Берингова моря» ТИНРО-центра [Волвенко, 2017; Волков, 2017].

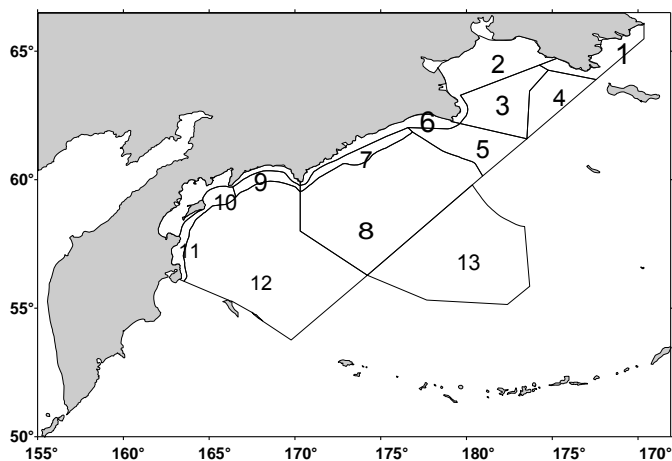


Рисунок 1 – Схема районирования западной части Берингова моря при проведении экосистемных исследований

8 – западная часть Алеутской котловины, 12 – Командорская котловина

Всего при экосистемном изучении рассматриваемого района в слое 0-200 м было выполнено более 2000 планктонных станций, в основном, в летне-осенний период. Облов планктона проводился круглосуточно с использованием традиционно применяемых методик [Волков, 2008].

Алеутская и Командорская котловины расположены почти в центральной части моря, которая в зимнее время свободна ото льда, и сезонная динамика зоопланктона там проявляется не столь резко, как в остальных районах.

Среднегодовья биомасса зоопланктона в Командорской и Алеутской котловинах в слое 0-200 м различается незначительно и составляет 660 и 720 мг/м³ соответственно. До 95% планктона в котловинах составляет макрозоопланктон (планктонные организмы с размерами тела >3,2 мм). На долю мелко- и среднеразмержного зоопланктона (<3,2 мм) приходится не более 5% от общей биомассы зоопланктона [Волков, 2015].

Несмотря на значительное количество видов, входящих в состав размерных группировок, список доминирующих по биомассе видов зоопланктона здесь относительно невелик и практически всегда остается стабильным (таблица 1). Именно от этих видов зависит продукционный потенциал зоопланктона и скорость оборота биомассы трофических группировок, а также величина кормовых ресурсов нектона.

Таблица 1 – Видовой состав различных размерных фракций зоопланктона в глубоководных котловинах Берингова моря

Крупная фракция зоопланктона (длина тела >3,2 мм)	Мелкая + средняя фракции зоопланктона (длина тела <3,2 мм)
Copepoda	Copepoda
<i>Eucalanus bungii</i> (21,1)*	<i>Oithona similis</i> (51,5)
<i>Neocalanus cristatus</i> (19,3)	<i>Pseudocalanus minutus+newmani</i> (8,0)
<i>Neocalanus plumchrus+flemingery</i> (14,1)	<i>Copepoda nauplius</i> (4,6)
<i>Metridia pacifica</i> (2,1)	Euphausiacea
<i>Calanus glacialis+marshallae</i> (10,0)	<i>Euphausiacea ova+nauplius</i> (1,3)
Euphausiacea	<i>Euphausiacea furcilia</i> (0,5)
<i>Thysanoessa longipes</i> (5,2)	Amphipoda

<i>Thysanoessa inermis</i> (1,0)	<i>Themisto juvenis</i> (2,4)
<i>Thysanoessa raschii</i> (0,2)	Chaethognata
<i>Euphausia pacifica</i> (0,1)	<i>Sagitta elegans</i> (2,0)
Amphipoda	Pteropoda
<i>Themisto pacifica</i> (2,0)	Limacina helicina (0,3)
<i>Themisto libellula</i> (0,02)	Tunicata
Chaethognata	<i>Oikopleura vanhoeffeni</i> (0,6)
<i>Parasagitta elegans</i> (31,3)	

*В скобках указана доля вида в биомассе размерной группировки

Группировка планктонных организмов с размерами тела <3,2 мм состоит из мелкоразмерных копепод и науплий копепод, различных стадий развития эвфаузиевых, их яиц, птеропод, мелких хетогнат, оболочников и т.д. Однако большую часть биомассы формирует широкораспространенный, тяготеющий к глубоководной зоне вид мелких копепод – *Oithona similis*. В небольших количествах в планктоне встречается *Pseudocalanus minutus+newmani*.

Основу крупной фракции в зоопланктоне котловин формируют 4 группы – Copepoda, Euphausiacea, Hyperiidia и щетинкочелюстные Chaetognatha, доля остальных 8 групп была невелика, тем не менее, такие группы, как Pteropoda, Decapoda (личинки и молодь креветок, крабов и раков-отшельников) и Tunicata, нередко оказывались доминирующими в питании нектона. Однако, самую главную роль в питании планктонофагов разного уровня (рыбы, кальмары, птицы, млекопитающие) имеют только 3 группы ракообразных – Copepoda, Euphausiacea, Hyperiidia, доля которых в планктоне КФ, за исключением двух случаев, составляют более 50%. Кишечнополостные (Coelenterata) в уловах сетью БСД представлены мелкими гидроидными медузами и гребневиками, которые потребляются преимущественно кетой. Все указанные выше массовые виды размерных групп зоопланктона являются широко распространенными в северо-западной Пацифике [Волков, 2015].

В межгодовом плане даже при относительно небольшом временном отрезке наблюдений в соотношении видов и групп и в количественном распределении зоопланктона в котловинах наблюдалась значительная межгодовая изменчивость. Зачастую даже в близко расположенных районах под влиянием океанологических условий ход динамики биомасс значительно различается. Анализ имеющейся информация по многолетним структурным характеристикам зоопланктона глубоководных котловин западной части Алеутской и Командорской котловин (рисунки 2, 3) подтверждает вышеизложенное.

Таким образом, биомасса и соотношение разных видов и групп планктона в разные годы существенно отличается. Межгодовая динамика этих показателей зависит от целого ряда факторов, среди которых температурный режим вод, привнос зоопланктона с других акваторий, ледовитость и т.д. В целом, подобная динамика общей биомассы зоопланктона характерна как для Берингова моря, так и для других районов дальневосточных морей. По своему океанографическому режиму эти годы сильно отличаются. Рассматриваемый промежуток времени (2008-2018 гг.) условно можно подразделить на периоды с холодным (2007-2013 гг.) и теплым (2014-2017 гг.) океанологическим режимом. Кроме того, в 2018 г. в западной части Берингова моря наблюдались аномально теплые океанологические условия [Басюк, Зуенко, 2018]. Все это, безусловно, повлияло на продуцирование органического вещества зоопланктоном в глубоководных котловинах.

Всего в глубоководных котловинах западной части моря за летне-осенний период суммарная продукция всех компонентов зоопланктона изменялась в пределах от 157 млн т (2008 г.) до 178 млн т (2018 г.). При этом вклад различных таксономических групп в формирование суммарной продукции в эти годы существенно различался: если в 2008 г. до 62% продукции формировали хетогнаты, то в 2018 г. доминирующими в суммарной продукции были копеподы различных размеров. Причем, в 2008 г. увеличение продукции хетогнат произошло за счет привноса активно растущей молодежи с соседних акваторий [Шебанова, 2016]. А в аномально теплый 2018 г. в глубоководных котловинах резко возросла продукция фито-, эврифагов, включая мелкоразмерный зоопланктон, который обладает быстрой ответной ре-

акцией на повышение температурных условий, и имеет высокую скорость роста, т.е. произошли изменения в трофической структуре зоопланктона: одной стороны увеличение продукции фито-, эврифагов (копепод различных размеров – *O. similis*, *N. plumchrus*, *E. bungii*, *M. pacifica*, *N. cristatus*), а с другой стороны снижение продукции хищного зоопланктона (в основном *P. elegans*).

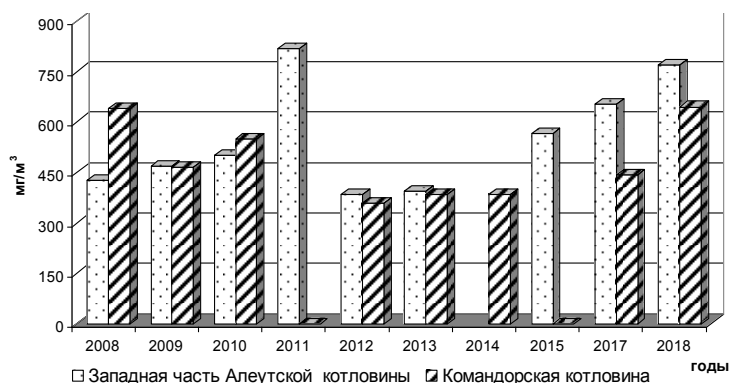


Рисунок 2 – Динамика биомассы макропланктона в глубоководных котловинах Берингова моря

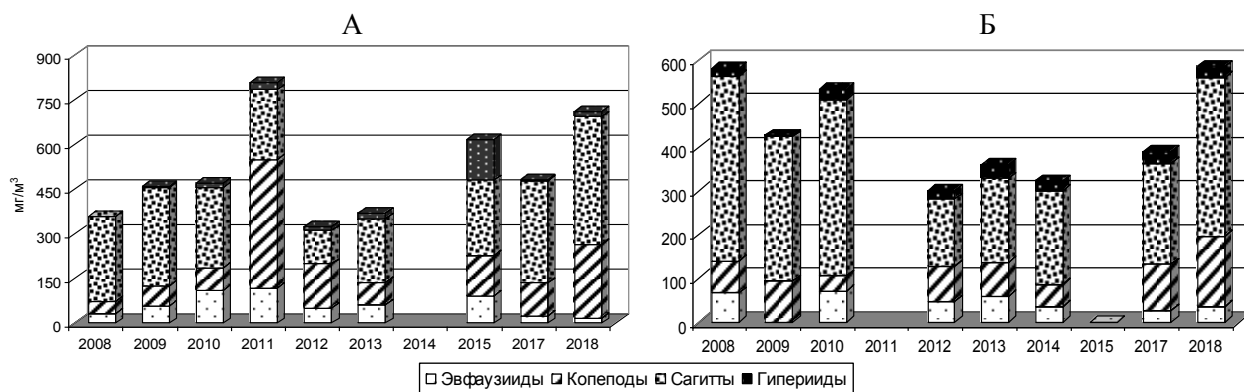


Рисунок 3 – Динамика состава макропланктона в глубоководных котловинах Берингова моря

А – западная часть Алеутской котловины, Б – Командорская котловина

Изменения в продуцировании органического вещества крупными компонентами сообщества сказались на функционировании зоопланктонных сообществ и, соответственно, на объеме органического вещества, которое создается сообществом зоопланктона [Заика, 1983]. В целом, в 2008 г. общая продукция сообщества составляла в глубоководных котловинах 59 млн т, а в 2018 г. – 125 млн т. Таким образом, наибольшее количество органического вещества планктонные сообщества глубоководного района создают в более теплые годы, когда температурные условия наиболее благоприятны именно для копепод (включая их ранние стадии), обладающих более высокой скоростью роста по сравнению с хетогнатами/

Библиографические ссылки

Басюк Е. О., Зуенко Ю. И. Берингово море 2018 – экстремально малоледовитый и теплый год // Известия ТИНРО. 2019. Т. 198. С. 45-66.

Волвенко И. В. Первый опыт эксплуатации новой базы данных сетевого зоопланктона дальневосточных морей и сопредельных вод Тихого океана // Известия ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 19-47.

Волков А. Ф. Возможности и приемы при работе с базами данных «Зоопланктон северной части Тихого океана, Охотского, Берингова и Чукотского морей», «Трофология nekтона» и «Морская биология» // Известия ТИНРО. 2019. Т. 198. С. 239-261.

Волков А. Ф. Интегральные значения биомассы и запаса зоопланктона в эпипелагиали 71 района севера Тихого океана, включая Берингово и Охотское моря, и схемы распределения массовых видов // Известия ТИНРО. 2015. Т. 180. С. 140-160.

Волков А. Ф. Методика сбора и обработки планктона и проб по питанию нектона (пошаговые инструкции) // Известия ТИНРО. 2008. Т. 154. С. 405-416.

Дулепова Е. П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей // Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. 273 с.

Заика В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев: Наук. думка, 1983. 206 с.

Шебанова М. А. Соматическая продукция и жизненные циклы сагитты *Parasagitta elegans* в Охотском и Беринговом морях // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана: матер. IV Междунар. научно-технич. конф. Владивосток: Дальрыбвтуз, 2016. Ч. 1. С. 218-223.

Шунтов В. П. Биологические ресурсы дальневосточных морей. Т. 1. Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. 580 с.

Шунтов В. П., Дулепова Е. П., Темных О. С. и др. Состояние биологических ресурсов в связи с динамикой макроэкосистем в экономической зоне дальневосточных морей России // Динамика экосистем и современные проблемы сохранения биоресурсного потенциала морей России. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 75-176.

Шунтов В. П., Темных О. С. Многолетняя динамика биоты макроэкосистем Берингова моря и факторы, ее обуславливающие. Сообщ. 2. Современный статус пелагических и донных сообществ Берингова моря // Известия ТИНРО. 2008. Т. 155. С. 33-67.

УДК 574.583

А.А. Евсева
(Тюменский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Ханты-Мансийск, Россия)
annaeco@mail.ru

СОСТАВ И СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА ОЗ. ЯЗЕВОЕ (ЮЖНЫЙ АЛТАЙ)

В работе представлены результаты изучения зоопланктона оз. Язевое, расположенного на территории Катон-Карагайского национального природного парка, приведен таксономический состав, количественные показатели, данные по трофности и сапробности водоема.

Ключевые слова: зоопланктон, Алтай, трофность, горное озеро

Озеро Язевое находится на территории Катон-Карагайского национального природного парка, который входит в состав казахстанской части Алтае-Саянского экорегиона. Цель создания данного национального парка – это сохранение и восстановление уникальных природных комплексов Южного Алтая, имеющих особую экологическую, научную, культурную и рекреационную ценность, а также развитие экологического образования, научных исследований и туристической деятельности.

Озеро Язевое расположено в долине, по которой, возможно, шла ветвь Катунского ледника, оставившего морены, позднее размытые рекой. Расширенная часть долины р. Язевая приобретает здесь облик широкой межгорной впадины. Котловина озера имеет удлиненную форму субмеридианального простирания. Урез воды фиксируется отметкой 1656,2 м ниже уровня моря [Габдуллина и др., 2022]. Озеро расположено вдоль хребта Листвяга. Длина озера 3 км, ширина 800 м, глубина до 10 м, площадь 1,59 км². Цвет воды желтовато-зеленый, прозрачностью до 4,2 м. Полное покрытие льдом наступает в конце октября – начале ноября, таяние льда – третья декада мая. В составе макрофитов рдест удлиненный, рдест плавающий, рдест курчавый, рого-

листник погруженный, горец земноводный. Берега образованы песком, галькой и валунами. В озеро впадает два небольших безымянных притока и ключи, вытекает р. Язевая.

Цель наших исследований – изучение состава и структуры зоопланктона оз. Язевое.

Значение изучения зоопланктона как одной из главных составляющих водной экосистемы важно в плане накопления фундаментальных знаний о биоте различных водоемов, ее изменчивости во времени и пространстве в пределах изучаемой акватории.

Сбор материала проводили летом 2010, 2017 и 2018 гг. Отбор и обработку проб проводили в соответствии с общепринятыми методиками [Руководство ..., 1992; Методические рекомендации ..., 1984]. Зоопланктон отбирали сетью Джеди вертикальным протягиванием от дна до поверхности (газ №64). Определение различных групп организмов вели по соответствующим определителям. Для расчета биомассы использовали уравнения, приведенные в работе Е. В. Балускиной и Г. Г. Винберга [Балускина, Винберг, 1979]. Гидробиологические пробы отбирали на каждой станции из двух биотопов: прибрежного (литораль) и удаленного от берегов (пелагиаль). Продуктивность водоема определяли по «шкале трофности» [Китаев, 2007]. Органическое загрязнение водной толщи оценивали по стандартным методикам [Осиюк, 1993; Унифицированные методы ..., 1977]. Для оценки разнообразия зоопланктонных сообществ использовали информационный индекс Шеннона-Уивера. На 12 станциях было отобрано 58 количественных проб.

Таксономический состав. Фауна зоопланктона оз. Язевое представлена в основном широко распространенными видами в палеарктике и голарктике. Следует отметить обнаружение крупного лимнического рачка *Holopedium gibberum*, предпочитающего гумифицированные озера с низкими значениями pH. За период исследований в составе зоопланктона оз. Язевое был обнаружен 29 таксон, из них коловратки Rotifera – 10 (*Asplanchna priodonta* Gosse, *Conochilus unicornis* Rousselet, *Eothinia* sp., *Filinia longiseta* (Ehrenberg), *Kellicottia longispina* (Kellicott), *Keratella quadrata* (Muller), *K. cochlearis* (Gosse), *Lecane luna* (Muller), *Polyarthra dolichoptera* (Idelson), *Trichocerca* sp.), веслоногие рачки Copepoda – 7 (*Acanthocyclops viridis* (Jurine), *Acanthodiaptomus denticornis* Wierz., *Cyclops vicinus* (Uljanine), *Macrocyclus albidus* (Jurine), *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Neurodiaptomus incongruens* (Pope), Harpacticoidae sp.), ветвистоусые рачки Cladocera – 12 (*Acroperus harpae* (Baird), *Alona rectangula* Sars, *Bosmina longirostris* (Muller), *Ceriodaphnia quadrangula* (Muller), *Chydorus sphaericus* (Muller), *Daphnia longispina* (Muller), *D. hyalina* Leydig, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Eurycercus lamellatus* (Muller), *H. gibberum* Zaddach, *Leptodora kindti* (Focke), *Sida crystallina* (Muller)) [Определитель ..., 2010].

Отличительные особенности прибрежной и открытой частей озера (глубина, наличие макрофитов, температура и другие факторы) обусловили качественную и количественную вариабельность зоопланктона. Только в литоральной зоне были обнаружены ветвистоусые рачки *B. longirostris*, *A. rectangula*; только в пелагиали – коловратка *A. priodonta*, ветвистоусые рачки *H. gibberum*, *L. kindti*.

Количественные показатели зоопланктона оз. Язевое в июле 2010 г. варьировали в широких пределах: численность от 42,6 до 275,7 тыс. экз./м³, биомассы от 677 до 10026 мг/м³. В литоральной зоне уровень развития зоопланктона по шкале Китаева [Китаев, 2007] соответствовал среднему классу продуктивности, в пелагиали и зарослях макрофитов – повышенному классу продуктивности. Максимальное значение численности и биомассы были зафиксированы в пелагиали озера в зарослях макрофитов, значения численности – 275,7 тыс. экз./м³, биомассы – 10026 мг/м³. Средние значения численности и биомассы зоопланктона по озеру составили 136,2 тыс. экз./м³ и 3482 мг/м³, что соответствовало среднему классу продуктивности, β-мезотрофный тип водоема.

Количественные показатели зоопланктона оз. Язевое в июне 2017 г. варьировали в пределах: численность от 81,1 до 273 тыс. экз./м³, биомассы от 820 до 4139 мг/м³, среднее значение биомассы составило 1062 мг/м³ – умеренный класс продуктивности. В августе численность зоопланктона изменялась в пределах 4,6-72,5 тыс. экз./м³, биомасса 83-1466 мг/м³, в среднем составив 30,3 тыс. экз./м³ и 499 мг/м³, что по шкале Китаева соответствует очень

низкому уровню трофности [Китаев, 2007]. Средние значения численности и биомассы зоопланктона по озеру в 2017 г. составили 73,5 тыс. экз./м³ и 781 мг/м³, что соответствовало низкому классу продуктивности. Наибольший вклад в значения численности вносили коловратки *A. priodonta*, в значения биомассы – ветвистоусые рачки *D. hyalina*.

В июле 2018 г. значения количественных показателей зоопланктона варьировали в пределах: численность от 22,9 до 246,7 тыс. экз./м³, биомассы от 137 до 4044 мг/м³, среднее значение биомассы составило 917 мг/м³ – низкий класс продуктивности [Китаев, 2007]. Численного преобладания определенной группы отмечено не было; по биомассе доминировали веслоногие рачки (55%) и ветвистоусые рачки (39%). По шкале трофности Китаева озеро относилось к олиготрофному типу.

Характеристика организации сообщества предполагает выделение доминирующих или структурообразующих видов [Андроникова, 1996]. При анализе динамики доминирующих видов в зоопланктонном сообществе по численности и по биомассе выявлено следующее. В открытой части озера сложился рачковый комплекс с преобладанием в нем по численности и биомассе веслоного рачка *A. denticornis*, составляющих до 65% от численности и до 80% от биомассы. Коловраток *A. priodonta* и *K. longispina* можно считать скорее субдоминантами в сообществе – имея значительную численность (до 70%) в биомассе сообщества из-за малых размеров они не играли большой роли. Для литоральной части озера отмечено доминирование как по численности, так и по биомассе ветвистоусого рачка *C. quadrangula*, составляющего 93,8% от общей численности сообщества и 94,2% – от общей биомассы. Фитофильное зоопланктонное сообщество не имеет монотонного характера со значительным преобладанием единичных видов и сформировано, в основном, ветвистоусыми рачками.

По классификации качества поверхностных вод суши по О. П. Осюк и В. Н. Жукинскому оз. Язевое относится к олигосапробной зоне сапробности с α -сапробным разрядом; категория трофности – мезотрофная, разряд трофности – мезотрофный; класс качества воды 2б – вполне чистая. Среднее значение индексов сапробности в 2010 г. составило 1,29, в 2017 г. – 1,38, в 2018 г. – 1,40. Отмечено преобладание в зоопланктоне олигосапробных и α -мезосапробных видов.

Среднее значение индекса видового разнообразия Шеннона-Уивера в 2010 г. по численности составило 1,46 (вариации в пределах 0,35-2,57), в 2017 г. – 1,77 (вариации в пределах 1,38-2,42), в 2018 г. – 1,96 (вариации в пределах 1,09-2,93). Данные значения характеризуют зоопланктонные сообщества как низкоструктурированные и указывают на численное доминирование в зоопланктонных сообществах нескольких видов.

Зоопланктон оз. Язевое по видовому составу, количественным характеристикам и доминированию «кладоцерно-ротиферного» комплекса сходен с другими высокогорными озерами Алтая [Бурмистрова, Ермолаева, 2013]. Характерная особенность этих озер – численное доминирование в них одного-двух пелагических видов, остальные виды (в основном теплолюбивые) не достигают высокой численности. Таким образом, подтверждается тезис о сходстве фаун водоемов, находящихся в схожих условиях широтной и высотной поясности. Дальнейшее изучение биоты оз. Язевое и произошедших изменений позволит оценить современное состояние озера, выявить направление естественных и антропогенных сукцессий, заложить основу для сохранения биоразнообразия, рационального и экологически безопасного туризма.

Библиографические ссылки

- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука, 1979. С. 169-172.
- Бурмистрова О. С., Ермолаева Н. И. Зоопланктон высокогорных озер Алтая // Биология внутренних вод. 2013. №3. С. 27-36.

Габдуллина А. У., Алипина А. Ж., Болботов Г. А. Физико-географическое описание Катон-Карагайского государственного национального природного парка // Труды Катон-Карагайского государственного национального природного парка. Усть-Каменогорск: Медиа-Альянс, 2022. С. 71.

Ибрашева С. И., Смирнова В. А. Кладоцера Казахстана. А-А: Мектеп, 1983. 135 с.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Ин-т биологии. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2007. 394 с.

Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.-Л.: Наука, 1964. 326 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 33 с.

Оксиюк О. П. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши / О. П. Оксиюк, В. Н. Жукинский, Л. П. Брагинский, П. Н. Линник, М. И. Кузьменко, В. Г. Кленус // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, №4. С. 62-71.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1992. 240 с.

Унифицированные методы исследования качества вод. Атлас сапробных организмов. М.: СЭВ, 1977. Прилож. 2. 227 с.

УДК 574.583,57.045(571.15)

Н. И. Ермолаева¹, Г. В. Феттер^{1,2}

*(¹Институт водных и экологических проблем Сибирского
отделения РАН, Барнаул, Россия;*

*²Новосибирский государственный университет, Новосибирск, Россия)
hope413@mail.ru*

ДИНАМИКА ЗООПЛАНКТОНА ВЫСОКОГОРНЫХ ОЗЕР АЛТАЯ В УСЛОВИЯХ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

Проведен первичный анализ изменения структуры зоопланктона озер Горного Алтая в зоне высокогорной тайги (2000 м над уровнем моря) и в зоне высокогорной тундры (3000 м над уровнем моря) за 20-летний период. Показано, что в условиях изменения климата отмечается рост численности и биомассы зоопланктона, появление и рост численности фитофильных и нектобентических видов, активное размножение тонких фильтраторов.

Ключевые слова: Горный Алтай, озера, зоопланктон, климат

Регистрируемое многими исследователями глобальное изменение климата и возрастающая потребность в водных ресурсах делают актуальными исследования по оценке изменений в экосистемах озер под влиянием меняющихся внешних воздействий. Высокогорные озера из-за своей труднодоступности практически не подвержены антропогенному воздействию, и могут являться модельными объектами для изучения изменений окружающей среды, в том числе на основе изучения зоопланктонных сообществ. Изучаемые озера находятся в высокогорной криолитозоне. За последние 25 лет температура вечномёрзлого грунта на планете выросла в среднем на 0,3 градуса Цельсия, в т.ч. и на высокогорных хребтах Центральной Азии (по данным сети глобального мониторинга криолитозоны GTN-P) [Изменение климата ..., 2011]. Для поверхностных слоев вечной мерзлоты отмечен переход температуры через ноль, в результате чего происходит глубокое оттаивание грунта, приводящее к заболачиванию территории и поступлению депонированных органических веществ в поверхностные водоемы. В условиях из-

менения климата наблюдается также изменение температурного режима высокогорных озер, что может привести к значительным изменениям в структуре их экосистем.

Кара-Кудурская, Сарыачинская и Чибитская системы включают в себя в общей сложности около 40 озер, расположенных на водоразделе рек Кубадру, Кара-Кудюр (левые притоки р. Башкаус) и р. Чибит (правый приток р. Чуи). В 1998 г. и 2018 г. на этой территории исследовано 9 озер. Плато Укок — высокогорное плато, занимающее крайнее южное положение на современной территории Республики Алтай. Озера на этой территории расположены выше 2800 м над уровнем моря в зоне высокогорных степных тундр. В 2000 и 2018 гг. на территории плато Укок исследовано 10 озер. Работы проводили в сезон максимального прогрева воды: конец июля – начало августа. Пробы зоопланктона отбирали в прибрежной зоне и в центре озер процеживанием 50 л воды через сеть Апштейна (с размером ячеек 65 мкм).

В 2000 г. в озерах плато Укок было выявлено 37 видов зоопланктона: 18 – Rotifera, 9 – Cladocera, 10 – Copepoda. В большинстве озер по численности доминировали коловратки и ювенильные стадии веслоногих рачков, а по биомассе – ветвистоусые. Как правило, в доминантное ядро входили *Kellicottia longispina*, *Polyarthra minor*, *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina*, *Acanthodiptomus denticornis*. Средняя численность составляла $5,8 \pm 6,3$ тыс. экз./м³, биомасса – $0,43 \pm 0,93$ г/м³. В 2017 г. обнаружено 21 вид Rotifera, 13 – Cladocera, 17 – Copepoda. Из этого числа 19 видов ранее не обнаруженных в озерах плато Укок. Впервые для территории Горного Алтая указаны *Daphnia middendorffiana* Fisher и *Hemidiaptomus tarnogradskii* Rylov. Показатели численности составили в среднем $84,8 \pm 63,8$ тыс. экз./м³, биомассы – $0,78 \pm 0,53$ г/м³. Доминировали *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolychoptera*, *Daphnia longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*. Почти во всех озерах отмечен ранее не встречавшийся нектобентический *Paracyclops fimbriatus*.

В зоопланктоне Кара-Кудурской, Сарыачинской и Чибитской озерных систем по сведениям предыдущих исследователей было обнаружено 22 вида, при этом по числу видов преобладали коловратки [Осипова, 1981, 1984]. В 1998 г. [Burmistrova, Ermolaeva, 2013] в этих же озерах выявлено 29 видов с преобладанием Cladocera (13 видов), в 2018 г. – 76 видов, среди них 23 вида Rotifera, 7 – Cladocera и 11 – Copepoda, которые в 2000 г. не были обнаружены. В 2018 г. основу сообщества в большинстве озер составляли эврибионты *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra dolychoptera*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia quadrangula*, *Chydorus sphaericus*, *Mesocyclops leuckarti*. Численность зоопланктона с 1975 по 2000 г. оставалась неизменной (1975 г. – 58,5; 2000 г. – $47,5 \pm 6,8$ тыс. экз./м³), а в 2018 г. средняя численность по исследованным озерам составила 90,7 тыс. экз./м³. Биомасса зоопланктона в 1975 г. в среднем составляла 0,3 г/м³, в 2000 г. – $1,7 \pm 0,4$ г/м³, в 2018 г. – $1,9 \pm 1,2$ г/м³), т.е. численность и биомасса зоопланктона увеличились, особенно в период после 2000 г.

Одной из причин структурных изменений зоопланктона в озерах Кара-Кудурской, Сарыачинской и Чибитской систем может быть снижение пресса рыб. По наблюдениям Н. Н. Манеевой [Манеева, 1991] именно при возрастании пресса планктоноядных рыб-акклиматизантов в 1982-1984 гг. произошла перестройка зоопланктона и резкое уменьшение его количественных показателей. В последующие годы практика искусственного зарыбления озера была приостановлена и численность рыб (в частности, пеляди) существенно сократилась. Однако с 2010 г. возобновлена программа «Развитие рыбохозяйственного комплекса Республики Алтай» и большинство водоемов данной группы используются для подращивания рыбы (как правило, пелядь и форель) для спортивной рыбалки. Тем не менее, в составе зоопланктона по биомассе в настоящее время преобладают ракообразные, к тому же возросло число видов-фитофилов и нектобентических видов, которые являются индикаторами накопления органического вещества в верхних слоях донных отложений.

В плане индикации изменений климата более показательными являются озера плато Укок. Плато Укок является заповедной зоной, соответственно, антропогенный фактор в виде искусственного зарыбления исключен. Влияние сезонного потепления также исключим, поскольку работы проводились при дневных температурах воздуха +12 - +15°C. Тем не менее, отмечается рост численности и биомассы зоопланктона, появление и рост численности фитофильных и нектобентических видов, активное размножение тонких фильтраторов, что может свидетельствовать об улучшении кормовой базы, то есть о росте трофности [Ermolaeva,

Fetter, 2020]. Отметим и тот факт, что уменьшилась разница в количественных показателях зоопланктона между различными озерами, что еще требует объяснения.

Статистический анализ подтвердил, что в озерах высокогорья определяющим фактором развития зоопланктона выступала температура воды. Причем, повышение температуры воды вызывало положительный отклик у коловраток и ветвистоусых рачков, тогда как доля веслоногих в общей численности и биомассе зоопланктона и их видовое разнообразие заметно снижались.

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных и экологических проблем Сибирского отделения РАН

Библиографические ссылки

Изменение климата и его воздействие на экосистемы, население и хозяйствороссийской части Алтае-Саянского экорегиона: оценочный доклад / Под ред. А. О. Кокорина. Всемирный фонд дикой природы (WWF России). М., 2011. 168 с.

Манеева Н. Н. Изменение структуры зоопланктона озер Горного Алтая под влиянием рыб-акклиматизантов // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1991. С. 46-53.

Осипова Н. Н. Зоопланктон горных озер междуречья Чуи и Башкауса // Исследования планктона, бентоса и рыб Сибири. Томск: ТГУ, 1981. С. 8-12.

Осипова Н. Н. К изучению зоопланктона Кара-Кудюрской группы озер Горного Алтая // Заметки по фауне и флоре. Томск: ТГУ, 1984. С. 76-80.

Burmistrova O. S., Ermolaeva N. I. Zooplankton in high-mountain lakes of Altai. Inland Water Biology. 2013. Vol. 6, №3. P. 194-202.

Yermolaeva N. I., Fetter G. V. The modern state of zooplankton in Altai high mountain lakes // Limnology and Freshwater Biology. 2020. №4. P. 760-761.

УДК 592; 574.583; 574.52

В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова
(Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
slava.zhiharev@bk.ru

ЗООПЛАНКТОН РАЗНОТИПНЫХ УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ

В работе представлены результаты исследования видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона разнотипных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги. Во всех исследованных устьевых областях выявлен экотон, который характеризуется повышенным видовым богатством, разнообразием и количественным развитием зоопланктона.

К л ю ч е в ы е с л о в а: зоопланктон, устьевые области, водохранилища, экотон

Устьевые области притоков равнинных водохранилищ являются динамичными системами, которые сильно зависят от уровня воды в водохранилище. В таких условиях переходная зона устьевой области (экотон) является стабильной составляющей данной системы [Zalewski et al., 1995]. Экотоны представляют собой переходные зоны между соседними участками, которые, хотя и различаются друг от друга, но проявляют высокую гомогенность внутри себя и характеризуются высоким структурным и пространственным разнообразием [Di Castri et al., 1998]. Кроме того, зачастую создаются химические, тепловые и органические градиенты, которые в совокупности обуславливают высокий уровень экологической неоднородности речного ландшафта [Ward et al., 1999]. При этом, зоопланктон подвержен значи-

тельной трансформации в системах река-водохранилище из-за быстрого преобразования лотической среды в лимническую поэтому экотонная зона может выполнять функцию барьерной системы [Ejsmont-Karabin, 2003].

Закономерности пространственного размещения сообществ зоопланктона и особенности видовой структуры зоопланктона в экотоне устьевой области эстуарного типа малого притока хорошо изучены в работах 2010, 2012, 2014, 2015 гг. Однако, описание особенностей видовой структуры экотона в разнотипных (простых и эстуарно-дельтовых) устьевых областях разномасштабных (средних и крупных) притоков остается актуальной задачей теоретической и прикладной гидроэкологии.

Исследования зоопланктона проводили в разнотипных устьевых областях притоках водохранилищ Средней Волги. В общей сложности было обследовано 9 устьевых областей притоков Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского водохранилищ (реки Мера, Ширмакша, Троца, Узла, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль, Свяга, Казанка). В исследовании представлены устьевые области эстуарного, эстуарно-дельтового и простого типа, а также устьевая область, которая является антропогенно-преобразованной.

Сбор проб зоопланктона проводили в период летней межени 2021 г. Работу в устьевых областях рек-притоков осуществляли при гидрологической стабильности и отсутствия попусков или увеличенных расходов воды через ГЭС. В каждой устьевой области был обследован 10-километровый участок реки, который всегда начинался с зоны свободного течения реки. Пробы зоопланктона собирали при помощи планктонной сети (ячей 70 мкм) путем тотальных ловов от дна до поверхности. Фиксацию проб проводили 40%-ным раствором формалина.

Обработку проб производили в лаборатории водных экосистем ИББМ ННГУ им. Н. И. Лобачевского по стандартным и общепринятым в гидробиологических исследованиях методам. Разбор проб проводили при помощи стереомикроскопа Zeiss Stemi 2000C, детальный морфологический анализ видов при помощи светового микроскопа Zeiss Primo Star. При идентификации видов зоопланктона использовали современные таксономические руководства и определители [Hudac, 2010; Błędzki, Rybak, 2016; Keys to Palearctic fauna ..., 2019; Коровчинский и др., 2021].

В зоопланктоне нижних течений исследованных рек, их устьевых областях и приустьевых районах водохранилищ было идентифицировано и определено до ранга вида 143 таксона. Было найдено несколько гибридных форм: хищных ветвистоусых рачков *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, 1901 и *B. cederströmii* Schödler, 1877, а также ветвистоусых рачков-фильтраторов *Daphnia (D.) galeata* Sars, 1863 и *D. (D.) cucullata* Sars, 1862. Кроме того, идентифицировано 4 морфотипа ветвистоусого рачка *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857, а именно *B. (E.) cf. crassicornis* Lilljeborg, 1887; *B. (E.) cf. berolinensis* Imhof, 1888; *B. (E.) cf. cederströmi* Schödler, 1866; *B. (E.) cf. gibbera* Schoedler, 1863. Большая часть обнаруженных видов являлись космополитами и широко распространенными в бассейне Средней Волги.

Максимальное общее видовое богатство было зафиксировано в устьевых областях рек Троца и Большой Цивиль – 75 и 74 вида, соответственно, минимальное в устьевой области р. Казанка – 29 видов. Удельное видовое богатство зоопланктона исследованных водных объектов изменялось незначительно: максимальное было зафиксировано в Горьковском водохранилище ($37 \pm 0,6$), минимальное в устьевой области р. Узла ($25 \pm 2,4$) и Куйбышевском водохранилище ($25 \pm 3,2$). В устьевых областях рек и водохранилищах большая часть идентифицированных видов относилась к коловраткам, их доля в общем видовом богатстве в среднем составляла 49%, доля ветвистоусых ракообразных – 35%, наименее представленной группой были веслоногие ракообразные – 16%.

Распределение зоопланктона по продольному профилю устьевых областей притоков водохранилищ было неоднородно. Отдельные участки характеризовались сходством видовой структуры, и могли сильно отличаться от соседних граничащих зон. В целом гетерогенность в устьевых областях зачастую была достаточно высокой.

На основе подходов А. В. Крылова и С. Э. Болотова к гидроэкологическому районированию устьевых областей притоков водохранилищ, с учетом значений удельной электропроводности воды были установлены границы устьевых областей [Гидроэкология устьевых об-

ластей ..., 2015]. Таким образом, были выделены зоны свободного течения рек, непосредственно устьевые области и зоны приемника (водохранилища).

Последующая иерархическая кластеризация на основе представленностей видов в пробах зоопланктона позволила выделить 4 кластера с различающейся видовой структурой. Пробы из зон свободного течения рек и зон приемника (водохранилищ) объединились в самостоятельные кластеры. Пробы из непосредственно устьевой области разделились на 2 самостоятельных кластера. Таким образом, формирование 4-х кластеров проб зоопланктона с различающейся видовой структурой наблюдалось вне зависимости от типа устьевой области, длины притока и площади бассейна притока.

Последующий анализ видовой структуры выделенных кластеров позволил установить их соответствие определенным сообществам зоопланктона. Так, зоны свободного течения рек занимали одноименные сообщества зоопланктона, в зоне приемников (водохранилищ) также сформировались одноименные зоопланктоценозы.

Показатели количественного развития зоопланктона, а также его разнообразия и видового богатства, рассчитанные для всех выделенных кластеров, существенно различались. В одном из двух кластеров устьевых областей во всех случаях наблюдалось увеличение численности, биомассы, разнообразия и видового богатства зоопланктона. Таким образом, проявлялся краевой эффект, который позволил данный кластер охарактеризовать как сообщество экотона, а второй кластер как сообщество переходной зоны приемника.

Далее все пробы зоопланктона были категоризированы на основе приуроченности к выделенным сообществам зоопланктона. Численность, биомасса, разнообразие и видовое богатство в сообществе экотона статистически значимо (ANOVA, p -value $\leq 0,05$) было выше, чем в остальных зоопланктоценозах. Далее все устьевые области во всех исследованных притоках были категоризированы по их морфологическому строению. Установлено, что по мере усложнения морфологического строения устьевых областей были сформированы пулы данных по численности, биомассе, разнообразию и видовому богатству сообществ экотонов для простых устьевых областей, устьевых областей эстуарного типа, устьевых областей эстуарно-дельтового типа и антропогенно-преобразованных устьевых областей. Анализ параллельных диаграмм размаха численности и биомассы зоопланктона в сообществах экотонов показал наличие тренда на увеличение значений этих показателей с усложнением морфологического строения устьевых областей, в ряде случаев такие закономерности являлись статистически значимыми (ANOVA, p -value $\leq 0,05$). При этом следует отметить, что видовое разнообразие и богатство зоопланктона в сообществах экотона устьевых областей эстуарного типа статистически значимо (ANOVA, p -value $\leq 0,05$) было выше, чем в других типах устьевых областей.

Работа выполнена при финансовой поддержке РГО в рамках грантовых экспедиций «Плавучий университет Волжского бассейна» (проекты 02/2019-Р, 07/2020-Р и 17/2021-Р), а также при поддержке Программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации

Библиографические ссылки

Болотов С. Э., Крылов А. В., Еськов В. М., Козлова В. В., Мухортова О. В. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища // Известия Самарского научного центра РАН. 2014. Т. 16, №1. С. 223-226.

Болотов С. Э., Цветков А. И., Крылов А. В. Зоопланктон зон слияния незарегулированных рек // Биология внутренних вод. 2012. №2. С. 29-36.

Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / Под ред. А. В. Крылова. Ярославль: Филигрань, 2015. 466 с.

Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синев А. Ю., Неретина А. Н., Гарибян П. Г. Ветви-стоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2021. 544 с.

Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И., Романенко А. В., Поддубный С. А., Отюкова Н. Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутренних вод. 2010. №1. С. 65-75.

Władzki L., Rybak J. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe. Cladocera and Copepoda (Calanoida, Cyclopoida). Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis. Germany: Springer, 2016. 918 p.

Di Castri F., Hansen A. J., Holland M. M. A new look at ecotones: emerging international projects on landscape boundaries. Biol. Int. 1988. 163 p.

Ejsmont-Karabin J. Is sandy beach of the lake an ecotone? Psammon rotifera in a mesotrophic Lake Kuc (Masurian Lakeland, Northern Poland) // Polish Journal of Ecology. 2003. №51. P. 219-224.

Hudec I. Anomopoda, Ctenopoda, Naplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda). Fauna Slovenska III. Bratislava: VEDA, 2010. 496 p.

Keys to Palaearctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater. Invertebrates. 4th edn. / eds. D. C. Rogers and J. H. Thorp. Academic Press, 2019. 920 p.

Ward J. V., Tockner K., Schiemer F. Biodiversity of floodplain river ecosystems: ecotones and connectivity // Regulated rivers: research & management. 1999. №15. P. 125-139.

Zalewski M., Frankiewicz P., Nowak M. Biomanipulation by ecotone management in lowland reservoir // Hydrobiologia. 1995. №303. P. 49-60.

УДК 593.1

Д. Г. Загумённый^{1,2}, О. Н. Загумённая^{1,2}, Д. В. Тихоненков^{1,2}
(¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;
²Тюменский государственный университет, лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, Россия)
zdmityrg@gmail.com

ПРЕСНОВОДНЫЕ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ, ТЕСТАЦИИ И ДРУГИЕ АМЕБОИДНЫЕ ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ПРОТИСТЫ ПЛАНКТОНА СРЕДНЕЙ ОБИ

При помощи световой и электронной микроскопии детально изучена морфология покровов 9 видов центрохелид, 8 видов раковинных амёб, а также ряда других протистов, имеющих внешний скелет. Один из обнаруженных солнечников является новым для науки видом.

Ключевые слова: Protista, Centroplasthelida, Testacea, центрохелидные солнечники, раковинные амёбы, видовое разнообразие

В настоящее время планктонные центрохелидные солнечники и тестации крупных рек остаются малоизученными в отличие от почвенных, сфагновых и бентосных экосистем.

Центрохелидные солнечники (Centroplasthelida Febvre-Chevalier and Febvre, 1984) – малоисследованная голофилетичная группа эукариотрофных одноклеточных, покрытых видоспецифичными кремнеземными чешуйками. Центрохелиды являются важным компонентом планктонных микробных сетей питания, занимая нишу консумента высшего порядка [Arndt, 1993; De Vargas et al., 2015; Zlatogursky et al., 2021].

Раковинные амёбы – составляют полифилетическую группу свободноживущих простейших и отличаются от голых амёб способностью строить раковину [Adl et al., 2012]. Тестации имеют короткое время генерации и быстро реагируют на изменения условий окру-

жающей среды и являются ключевым компонентом микробных пищевых сетей в почвенных и водных экосистемах [Mitchell et al., 2003]. Эти организмы имеют широкое распространение и зарегистрированы во многих местообитаниях, включая бентосные [Balik, Biyu, 2000], сфагнобионтные [Bobrov et al., 1999], почвенные [Beyens, Meisterfeld, 2002] и планктонные [Lansac-Tôha et al., 2000]. Последние, в свою очередь, слабо изучены на территории России.

В июле 2021 г. нами были собраны и исследованы планктонные пробы на четырех участках среднего течения р. Обь: в районе городов Нижневартовск, Сургут, Ханты-Мансийск и поселка городского типа Приобье.

В результате исследования было обнаружено 9 видов центрохелидных солнечников родов *Acanthocystis*, *Raphidocystis*, *Pterocystis*, *Choanocystis*, *Raphidiophrys* и неидентифицируемые *Heterophrys*-подобные организмы. Один из обнаруженных видов новый для науки. Диаметр его клеток 6,5-8,2 мкм, солнечник имеет два типа кремнеземных чешуек: тангентально расположенные на клеточной мембране овальные пластинчатые чешуйки размером 1,17-1,68 x 0,689-1,02 мкм с медиальным вдавливанием и аксиальным выростом и расположенные над ними радиальные чешуйки длиной 1,95-2,96 мкм. Последние имеют уникальное для центрохелид строение. Форма радиальных чешуек напоминает форму традиционной китайской суповой ложки. Ствол чешуек в проксимальной части связан с треугольной базальной пластинкой. От апикальной части ствола до базальной пластинки тянутся латеральные крылья в проксимальной части образующие высокие борта. Внутренняя поверхность крыльев и базальной пластинки имеет перфорации в виде отдельных точек или щелей. Также отмечен солнечник схожий с *Raphidocystis symmetrica*, но с более вытянутыми пластинчатыми чешуйками. Наиболее часто встречаемым видом был *Acanthocystis nichollsi*.

Среди планктонных тестаций отмечено 8 видов из родов *Pseudodifflugia*, *Cryptodifflugia*, *Trinema*, *Lecythium*. Наиболее часто встречающимся таксоном тестаций был бактериотрофный вид *Pseudodifflugia klarae*, для которого отмечено наибольшее число живых клеток.

Также нами были подробно изучены с помощью световой и электронной микроскопии такие протисты как *Clathromonas eiffelii*, *Paraphysomonas vestita*, *Gyromitus disomatus*, *Diplophrys archeri*, *Cochliopodium bilimbosum*, *Vampyrella lateritia*.

Для всех исследованных протистов составлены подробные морфологические описания.

Работа выполнена при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра №89-ДОН (2)

Библиографические ссылки

Adl S. M., Bass D., Lane C. E., Lukeš J., Schoch C. L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M. W., Burki F. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. *J Eukaryot Microbiol.* 2019. 66: 4-119.

Arndt H. A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton. *Mar. Microb. Food Webs.* 1993. 7: 3-29.

Balik V., Song B. Benthic freshwater testate amoebae assemblages [Protozoa: Rhizopoda] from Lake Dongting, People's Republic of China, with description of a new species from the genus *Collaripyxidia*. *Acta Protozool.* 2000. 39.

Beyens L., Meisterfeld R. Protozoa: testate amoebae. In *Tracking environmental change using lake sediments.* (Springer). 2002. P. 121-153.

Bobrov A. A., Charman D. J., Warner B. G. Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) on peatlands in western Russia with special attention to niche separation in closely related taxa. *Protist.* 1999. 150: 125-136.

De Vargas C., Audic S., Henry N., Decelle J., Mahé F., Logares R., Lara E., Berney C., Le Bescot N., Probert I. et al. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. *Sci.* 2015. 348: 1261605.

Lansac-Tôha F. A., Velho L. F. M., Zimmermann-Callegari M. C., Bonecker C. C. On the occurrence of testate amoebae (Protozoa, Rhizopoda) in Brazilian inland waters. I. Family Arcellidae. *Acta Sci.* 2000. 22: 355-363.

Mitchell E. A., Gilbert D., Buttler A., Amblard C., Grosvernier P., Gobat J.-M. Structure of microbial communities in Sphagnum peatlands and effect of atmospheric carbon dioxide enrichment. *Microb Ecol.* 2003. 46: 187-199.

Mitchell E. A., Payne R. J., Lamentowicz M. Potential implications of differential preservation of testate amoeba shells for paleoenvironmental reconstruction in peatlands. *J. Paleolimnol.* 2008. 40: 603-618.

Zlatogursky V. V., Shishkin Y., Drachko D., Burki F. The long-time orphan protist *Meringosphaera mediterranea* Lohmann, 1902 [1903] is a centrohelid heliozoan. *J. Eukaryot Microbiol.* 2021.

УДК 574.58(282.247.431.2)

Т. Д. Зинченко, Э. В. Абросимова, В. К. Шитиков
(Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия)
zinchenko.tdz@yandex.ru

СТРУКТУРА МЕТА-СООБЩЕСТВА ПЛАНКТОННЫХ И ДОННЫХ ОРГАНИЗМОВ В СОЛЕННЫХ РЕКАХ ПРИЭЛЬТОНЬЯ

Приводится статистический анализ связи между ценозами планктона и бентоса из высокоминерализованных рек Приэльтонья. Рассмотрены общие тенденции формирования видовой структуры метасообщества гидробионтов на основе концепций Лайболда-Миккельсона.

К л ю ч е в ы е с л о в а : соленые реки, планктон, бентос, структура мета-сообществ

Приэльтонье является уникальным природным комплексом Прикаспийской низменности, где мезо-, полигалинные гидросистемы функционируют в условиях стохастических природно-климатических возмущений [Zinchenko et al., 2017]. Статистический анализ таксономической структуры гидробионтов соленых рек позволил выделить нестационарные ассоциации видов консорциативного типа, которые формируются с учетом адаптационных возможностей отдельных таксонов [Zinchenko et al., 2018]. Показано, что для изучаемых экосистем разделение жизненных форм планктонных и донных сообществ не очевидно. Исследования соленых рек показали наличие структурной согласованности сообществ, устойчивые закономерности пространственного распределения видов в сообществах [Зинченко и др., 2019б].

Современные концепции изучения экосистем основаны на понятии *мета-сообщества* [Leibold, Mikkelsen, 2002], под которым понимается совокупность экологических сообществ на различных участках, объединенных закономерностями распределения видового состава. Результатом этого являются такие паттерны, как образование многовидовых кластеров вдоль экологических градиентов, положительная или отрицательная совместная встречаемость видов и вложенность таксономической структуры (*nestedness*) [Шитиков, Зинченко, 2011].

Этапом изучения механизмов формирования мета-сообщества является проверка статистической гипотезы о соответствии модели, основанной на наблюдениях и стандартных паттернов [Connor, Simberloff, 1979]. В качестве модели-эталона обычно выбирается нулевая модель, т.е. распределение видов по участкам случайно и хаотично, кластеры не образуются, влияние экологических градиентов отсутствует и согласованных связей между видами не обнаруживается [Sanderson, 2004; Hausdorf, Hennig, 2007].

Нами представлен анализ структуры сообществ макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона на различных участках пяти соленых рек Приэльтонья и предложены подходы к решению актуальных проблем:

а) Анализ общих тенденций формирования видовой структуры метасообщества, в т.ч. проверка гипотез о согласованной встречаемости видов (*coherence*), образовании компакт-

ных ассоциаций видов (*boundary clumping*) и закономерной смене видового состава вдоль экологических градиентов (*turnover*).

б) Селекция набора индикаторных видов, обилие которых статистически значимо связано с экологическим градиентом.

в) Построение корреляционной сети, определяющей приоритетные внутрисистемные связи.

Материал получен по результатам гидробиологических съемок макрозообентоса, мейобентоса и зоопланктона на 13 различных участках пяти соленых рек бассейна оз. Эльтон, имеющих значительный градиент минерализации (от 6 до 50,1 г/л). Методы отбора проб гидробионтов и камеральной обработки материала представлены ранее [Zinchenko et al., 2017, 2018; Зинченко и др., 2019а, 2019б]. Станции наблюдений (2013, 2018 гг.) отнесены к градациям уровня минерализации. Сформирована таблица численностей 136 таксонов, в т.ч.: 36 видов и родов макрозообентоса, 50 видов мейобентоса (экз./м²) и 50 видов зоопланктона (экз./м³). Значения численностей трансформировали в единую шкалу баллов от 0 до 6, сформировав матрицу таксономического обилия размерностью 26×136.

Анализ элементов структуры мета-сообщества (согласованности, оборота и сгущений видов) [Leibold, Mikkelson, 2002] проводили с целью установить, какой тип паттерна отражает распределение видов вдоль оси вариации факторов среды. Построена упорядоченная матрица инцидентности с использованием предложенных статистических критериев [Presley et al., 2010] при сравнении с рандомизированными нуль-матрицами, сформированными по методу *r1*. Вероятности обнаружения видов были пропорциональны их общим частотам. Оценку значимости элементов структуры осуществляли в результате многократного повторения имитационного процесса Монте-Карло.

Тест на кластеризацию, проверяющий гипотезу о существовании положительных ассоциаций видов, проводили на основе параметрического бутстрепа матрицы дистанций между участками с использованием количественной меры Кульчицкого. Применяли статистический критерий [Hennig, Hausdorf, 2004]. Простейшая неограниченная (*unconstrained*) нулевая модель предполагала, что все биотопы доступны для видов.

Ранее [Зинченко и др., 2018, 2019а, 2019б] для ранжирования видов по степени их индикаторной валентности по отношению к солености использовался индекс *IndVal* Дюффрена-Лежандра. В настоящей работе применяли алгоритм «Борута» («*Boruta*») [Kursa, Rudnicki, 2010] для оценки меры информативности каждого вида. Метод выполняет проверку H_0 методом рандомизации с использованием высокоэффективного ансамбля моделей случайного леса (*Random Forest*).

Тесноту статистической связи между видами оценивали методом «графического лассо» (*graphical lasso*) [Friedman et al., 2007], с помощью которого находили оценку максимального правдоподобия матрицы коэффициентов частной корреляции Σ на основе алгоритма регуляризации. Полученный граф матрицы отображали в формате оптимизированной корреляционной сети.

Статистический анализ выполняли с использованием среды программирования R версии 3.06 и ее дополнительных пакетов *metacom*, *rabclus*, *Boruta*, *huge* и *qgraph*.

Результаты проверки статистических гипотез относительно закономерностей представленной в докладе таксономической структуры мета-сообщества позволило выявить отрицательное значение *Z*-критерия и значимость статистики для теста на согласованность видов, что свидетельствует о преобладании паттерна типа «шахматная доска»: композиции видов имеют больше пропусков непрерывности (*embedded absences*), чем это имеет место для случайной структуры. Незначимость видооборота (*turnover*) по *Z*-критерию подтверждает, что многочисленные непредсказуемые появления/исключения видов имеют стохастический характер. Тест χ^2 на наличие сгущений отклоняет нулевую гипотезу об отсутствии кластеризации. Эти особенности имеют место в случае, когда доминирующий градиент среды отсутствует.

Для проверки предположения о пространственной автокоррелированности видового состава было построено четыре модели распределения таксонов по участкам рек. Две модели основаны на гипотезе, что вероятность образования повторяющихся ассоциаций видов

больше на близких между собой участках (в пределах одной реки). Для них выявлен статистически значимый уровень кластеризации таксонов ($p=0,05\div 0,06$). Для моделей, считающих, что пространственной автокорреляции нет или она основана на близости координат точек взятия проб, гипотеза о случайном характере выявляемых кластеров не отклоняется.

Для уточнения, какие виды образуют взаимосвязанные комплексы (ассоциации), строили граф сети, представленный в докладе. Полученные корреляционные комплексы сформированы из комбинаций видов, совместная встречаемость которых обусловлена биотическими взаимодействиями и согласованной реакцией на изменение факторов. Использование коэффициентов частной корреляции позволило оценить «чистые» эффекты парного взаимодействия между двумя узлами сети после исключения совокупного влияния всех остальных узлов и, тем самым, резко снизить эффект «ложной» или наведенной корреляции.

Для оценки тесноты связи видов гидробионтов с экологическим градиентом выполнили 99 итераций построения моделей «случайного леса», состоящих из 500 иерархических деревьев. С помощью алгоритма «Борута» вычисляли важность (*importance*) каждого вида по Z-критерию, оценивающего снижение ошибки прогнозирования отклика при замене эмпирического вектора обилия на случайный вектор. Было установлено, что из 136 исходных видов только 16 имеют статистически значимую связь с фактором минерализации воды. Заметим, что некоторые виды, такие как *Cricotopus salinophilus* Zinchenko, Makarchenko et Makarchenko 2009, *Microchironomus deribae* (Freeman 1957), *Apocyclops dengizicus* (Lepeshkin, 1900), часто обнаруживаются одновременно в планктонных и бентосных пробах. Эти виды, являясь фито- и бактериофагами, играют важную экологическую роль в обеих средах гиперэвтрофных участков рек.

Чтобы оценить характеристики биотопов выполнен анализ главных компонент исходных матриц. Представлен двудольный корреляционный граф, показывающий связи между 25 видами и тремя факторами, определяющими главные оси многомерной вариации данных. Фактор 1 включает комплекс показателей, определяющих минерализацию воды: содержание хлорид-иона, кальция и форм азота (положительная корреляция +), а также сульфат-иона и глубину водотока (отрицательная корреляция –), фактор 2 тесно связан с содержанием кислорода и pH (+), концентрацией марганца и железа (–), а фактор 3 связан с содержанием хлорофилла «а», магния и температурой воды (+), фосфатами и бикарбонатами (–).

Статистический анализ гидрохимических и гидробиологических данных позволил выявить общие тенденции формирования видовой структуры метасообщества гидробионтов на основе концепций Лайболда-Миккельсона. Установлена тесная корреляционная связь внутри отдельных смешанных ассоциаций бентосных и планктонных видов, которая обусловлена биотическими взаимодействиями и согласованной реакцией организмов на воздействие факторов окружающей среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания «Оценка современного биоразнообразия и прогноз его изменения для экосистем Волжского бассейна в условиях их природной и антропогенной трансформации» (АААА–А17-117112040040-3), а также при финансовой поддержке РФФИ (17-04-00135)

Библиографические ссылки

Зинченко Т. Д., Шитиков В. К., Головатюк Л. В., Абросимова Э. В. Многомерный статистический анализ структуры планктонных и донных сообществ минерализованных рек бассейна оз. Эльтон // Поволж. экол. журн. 2019б. №4. С. 407-418.

Зинченко Т. Д., Шитиков В. К., Головатюк Л. В., Гусаков В. А., Лазарева В. И. Анализ связей между сообществами гидробионтов в соленых реках с использованием многомерной блочной ординации // Биология внутренних вод. 2019а. №4, вып. 2. С. 82-89.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Анализ статистических закономерностей организации видовой структуры донных речных сообществ // Журн. общ. биологии. 2011. Т. 72, №5. С. 355-368.

- Connor E. F., Simberloff D. The assembly of species communities: chance or competition? // Ecology. 1979. Vol. 60. P. 1132-1140.
- Friedman J., Hastie T., Tibshirani R. Sparse inverse covariance estimation with the graphical lasso // Biostatistics. 2007. Vol. 9. P. 432-441.
- Hausdorf B., Hennig C. Null model tests of clustering of species, negative co-occurrence patterns and nestedness in meta-communities // Oikos. 2007. Vol. 116. P. 818-828.
- Hennig C., Hausdorf B. Distance-based parametric bootstrap tests for clustering of species ranges. // Comput. Stat. Data Anal. 2004. Vol. 45. P. 875-895.
- Kursa M., Rudnicki W. Feature Selection with the Boruta Package // Journal of Statistical Software. 2010. Vol. 36 (11). P. 2-12.
- Leibold M. A., Mikkelsen G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure // Oikos. 2002. Vol. 97. P. 237-250.
- Presley S. J., Higgins C. L., Willig M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure // Oikos. 2010. Vol. 119. P. 908-917.
- Sanderson J. G. Null model analysis of communities on gradients // Journal Biogeogr. 2004. Vol. 31. P. 879-883.
- Zinchenko T. D., Golovatyuk L. V., Abrosimova E. V., Popchenko T. V. Macrozoobenthos in Saline Rivers in the Lake Elton Basin: spatial and Temporal Dynamics // Inland Water Biology., 2017. Vol. 10, №4. P. 384-398.
- Zinchenko T. D., Shitikov V. K., Golovatyuk L. V., Gusakov V. A., Lazareva V. I. Plankton and Bottom Communities in the Saline Rivers of Lake Elton Basin: Statistical Analysis of Dependences // Arid Ecosystems. 2018. Vol. 8, №3. P. 225-230.

УДК 574.583

Д. А. Иванова¹, Е. Д. Краснова², Д. А. Воронов³, И. Г. Радченко¹
 (¹Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия;
²Беломорская биологическая станция МГУ им. Н. А. Перцова,
 пос. Приморский, Карелия, Россия;
³Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва, Россия)
*da.ivanova99@yandex.ru; e_d_krasnova@mail.ru;
 da_voronov@mail.ru; iraradchenko@yandex.ru*

ФИТОПЛАНКТОН ОЗЕРА КИСЛО-СЛАДКОЕ, ОТДЕЛЯЮЩЕГОСЯ ОТ БЕЛОГО МОРЯ, ЛЕТОМ 2021 г.

В работе приведены данные по углеродной биомассе фитопланктона и видовому составу доминирующих форм в оз. Кисло-Сладкое с июня по август 2021 г. при сохранении стратификации, установившейся в озере в 2020 г. На основе статистического анализа структуры летнего фитопланктона (nMDS, SIMPER, one-way ANOSIM) выделены два комплекса фитопланктона с характерными видами *Cyclotella choctawhatcheeana* и *Oxyrrhis marina*.

Ключевые слова: Белое море, отделяющиеся водоемы, летний фитопланктон, меромиксия

На побережье Белого моря в результате постгляциального подъема берега многие заливы отделяются от моря и превращаются в меромиктические озера. Один из таких водоемов – оз. Кисло-Сладкое (66°32'54"с.ш., 33°08'05"в.д.), с максимальной глубиной 4,5 м, находится в начале изоляции, морская вода поступает в него только в сизигийный прилив и не нарушает стратификацию [Краснова, 2016]. Поздней осенью, когда море охлаждается до отрицательных температур, в озеро могут приходить водные массы с повышенной плотностью и опускаться на дно, что приводит к промывке водоема. В обычные годы к моменту ледостава, который защищает водоем от забросов из моря, в озере сохраняется стратификация, которая

установилась летом. Данная работа посвящена динамике структуры фитопланктона с июня по август в 2021 г., когда осенне-зимнее обновление придонных вод Кисло-Сладкого озера не происходило.

Для исследования фитопланктона отбирали пробы воды объемом до 1 л с помощью погружного насоса Whale Premium Submersible Pump GP1352 (США) и фиксировали формалином с конечной концентрацией 2%. Пробы отбирали с различных глубин, от 0,5 м до границы сероводородной зоны 2,8-3 м. Пробы концентрировали методом обратной фильтрации (диаметр пор 5 мкм), просчитывали в камере Нажотта (объем 0,05 мл) на микроскопе МИК-МЕД-6 (Россия) при увеличении $\times 200$ и $\times 400$. Просчитывали по 3 камеры для каждой пробы. Для верификации видовой принадлежности диатомовые водоросли просматривали на электронном микроскопе Camscan S-2 Cambridge Scanning Electron Microscope (Великобритания). Современную классификацию водорослей приводили по электронной базе данных «AlgaeBase» (<http://www.algaebase.org/>). Для расчета углеродной биомассы (B_C , мгС/м³) объемы клеток определяли методом геометрического подобия [Hillebrand et al., 1999] с последующим переводом в единицы углерода [Menden-Deuer, Lessard, 2000]. Интегрированную углеродную биомассу (B_{int} , мгС/м²) в столбе воды оценивали трапециевидным интегрированием B_C от поверхности до дна. Статистический анализ сходства и различий в структуре фитопланктона проводили в программе «PRIMER» (ver. 6.1.6) [Clark, Gorley, 2006], используя процедуры CLUSTER, nMDS, one-way ANOSIM и SIMPER.

В летний период исследований обнаружены 48 таксонов фитопланктона, преимущественно морские, большая часть которых определена до вида или рода, принадлежащих 10 классам: Bacillariophyceae (7 видов), Coscinodiscophyceae (1), Mediophyceae (4), Dinophyceae (20), Oxyrrhodophyceae (1), Cyanophyceae (10), Chlorodendrophyceae (1), Dictyochophyceae (2), Thecofilosea (1), Cryptophyceae.

B_{int} варьировала с 13 до 135 мгС/м² с пиком в начале августа (рисунок 1). В июне – начале июля в биомассе фитопланктона преобладали автотрофные диатомовая водоросль *Cyclotella choctawhatcheeana* и зеленая водоросль *Tetraselmis* sp. (таблица 1). В конце июня отмечено появление гетеротрофной динофлагелляты *Oxyrrhis marina*, которая в августе давала основной вклад в биомассу на границе с сероводородной зоной, и в интегрированную биомассу фитопланктона. В верхних слоях толщи воды в августе доминировали автотрофные водоросли *C. choctawhatcheeana*, *Tetraselmis* sp. и динофлагелляты *Alexandrium minutum*, *Amylax triacantha*, а также миксотрофные водоросли *Karlodinium veneficum* и *Akashiwo sanguinea*.

Кластерный анализ и nMDS проб фитопланктона на основе B_{int} , трансформированной в корень квадратный, показали, что на уровне сходства 40% пробы объединяются в две группы. Одноуровневый ANOSIM выявил достоверные различия между выделенными группами (наблюдаемое значение статистики $R=0,953$, $p=0,001$, число случайных вариантов =999, число случайных вариантов, давших значение R , большее или равное наблюдаемому =0). Согласно операции SIMPER, в первую группу, где сходство составляет 53%, входят пробы июня с характерным видом *C. choctawhatcheeana*. Во вторую группу со сходством 47%, входят пробы июля и августа с характерным видом *O. marina*. Различие между группами составляет 66%.

Лето 2021 г. характеризовалось развитием двух комплексов фитопланктона. Первый комплекс был представлен автотрофными водорослями с характерным видом *C. choctawhatcheeana* и вегетировал в июне. Центрическая автотрофная диатомея *C. choctawhatcheeana* (среднее значение диаметра – 6 мкм) считается космополитом прибрежных солоноватых вод и соленых озер [Prasad, Nienow, 2006]. Второй комплекс вегетировал в июле-августе и был представлен миксотрофным сообществом с характерным видом *O. marina*. Высокое обилие этой хищной динофлагелляты вероятнее всего связано с развитием микроорганизмов

хемоклина и других организмов, которыми он питается вследствие своего широкого спектра пищевых объектов [Roberts et al., 2011].

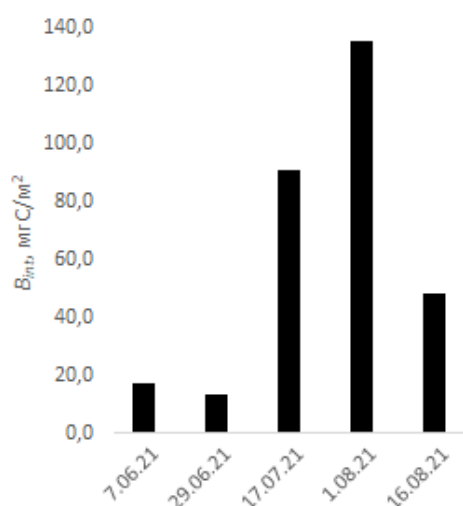


Рисунок 1 – Динамика интегрированной биомассы летнего фитопланктона оз. Кисло-Сладкое

Таблица 1 – Углеродная биомасса фитопланктона (B_C) и доминирующие виды

Глубина	B_C , мгС/м ³	Доминирующие виды
7 июня 2021 г.		
0,5 м	6,22	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> (86%)
1,5 м	1,80	<i>C. choctawhatcheeana</i> (86%)
2,5 м	9,59	<i>Tetraselmis</i> sp. (90%)
2,9 м	12,61	<i>Tetraselmis</i> sp. (99%)
29 июня 2021 г.		
0,5 м	4,04	<i>C. choctawhatcheeana</i> (89%)
1,5 м	5,73	<i>C. choctawhatcheeana</i> (55%), <i>Ebria tripartita</i> (40%)
1,75 м	7,07	<i>C. choctawhatcheeana</i> (85%)
2,5 м	3,14	<i>C. choctawhatcheeana</i> (62%), <i>Oxyrrhis marina</i> (35%)
2,8 м	4,13	<i>C. choctawhatcheeana</i> (72%), <i>Tetraselmis</i> sp. (26%)
17 июля 2021 г.		
0,5 м	50,29	<i>C. choctawhatcheeana</i> (91%)
1,5 м	10,60	<i>C. choctawhatcheeana</i> (93%)
2,5 м	46,20	<i>O. marina</i> (99,7%)
2,8 м	0,08	<i>C. choctawhatcheeana</i> (61%)
1 августа 2021 г.		
0,5 м	26,78	<i>C. choctawhatcheeana</i> (55%), <i>Alexandrium minutum</i> (41%)
1,5 м	24,53	<i>Tetraselmis</i> sp. (39%), <i>C. choctawhatcheeana</i> (35%)
2,5 м	18,26	<i>O. marina</i> (40%), <i>Peridiniella danica</i> (35%)
2,9 м	355,89	<i>O. marina</i> (99,9%)
16 августа 2021 г.		
0,5 м	5,76	<i>C. choctawhatcheeana</i> (63%)
1,5 м	11,69	<i>Akashiwo sanguinea</i> (36%), <i>C. choctawhatcheeana</i> (29%), <i>Karlodinium veneficum</i> (21%)
2,5 м	13,92	<i>Amylax triacantha</i> (50%), <i>A. sanguinea</i> (25%)
2,7 м	15,45	<i>A. triacantha</i> (31%), <i>A. sanguinea</i> (30%)
3,0 м	124,39	<i>O. marina</i> (99,8%)

*В скобках указана величина вклада каждого вида в B_C

Динамика интегрированной на столб воды биомассы летнего фитопланктона в 2021 г. в отсутствие предшествующей промывки морской водой отличалась от таковой в 2019 г., с осенне-зимним обновлением придонных вод озера [Ivanova et al., 2022]. Несмотря на плотностную стратификацию водного столба, которая сохранилась с прошлого года вследствие ледостава, и опреснение поверхностного слоя тальными водами весной, летом 2021 г. во всей толще воды развивались преимущественно морские виды. В 2019 г. биомасса была высокой как в июне, так и в августе, с падением в середине июля, тогда как в 2021 г. биомасса фитопланктона максимальных значений достигала в начале августа. Максимальные значения биомасс фитопланктона в 2019 г. и 2021 г. были близки – 107 и 135 мгС/м² соответственно, и были значительно ниже весеннего и осеннего пиков в 2019 г. [Ivanova et al., 2022]. Оба года характеризовались развитием двух комплексов фитопланктона, в июне-июле и августе в 2019 г., и июне и июле-августе в 2021 г. При этом в первом комплексе 2021 г. доминировали автотрофные виды, тогда как в 2019 г. наряду с автотрофными значительная доля принадлежала гетеротрофным видам. Второй комплекс в 2019 г. состоял из гетеротрофных видов, а в 2021 г. – из гетеротрофных, миксотрофных и автотрофных видов. При этом в оба года основной вклад в сходство проб второго комплекса давал вид *Oxyrrhis marina*. Таким образом, структура летнего фитопланктона оз. Кисло-Сладкое в годы с предшествующей промывкой и без промывки отличается. При этом наибольшее отличие отмечено в июне-июле.

Библиографические ссылки

Краснова Е. Д. и др. К инвентаризации реликтовых водоемов, отделяющихся от Белого моря // Труды Беломорской биостанции МГУ. 2016. Т. 12. С. 211-241.

Clark K. R., Gorley R. N. PRIMER v6: user manual // Plymouth Marine Laboratory, Plymouth, United Kingdom. 2006. 190 p.

Hillebrand H. et al. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // Journal of phycology. 1999. Vol. 35, №2. P. 403-424.

Ivanova D. A. et al. Seasonal Dynamics of Algal Flora in the Stratified Kисло-Sladkoe Lake Partially Separated from the White Sea // Oceanology. 2022. Vol. 62. P. 207-220.

Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnology and oceanography. 2000. Vol. 45, №3. P. 569-579.

Prasad A. K. S. K., Nienow J. A. The centric diatom genus *Cyclotella* (Stephanodiscaceae: Bacillariophyta) from Florida Bay, USA, with special reference to *Cyclotella choctawhatcheeana* and *Cyclotella desikacharyi*, a new marine species related to the *Cyclotella striata* complex // Phycologia. 2006. Vol. 45, №2. P. 127-140.

Roberts E. C. et al. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: linking behaviour with mechanisms // Journal of Plankton Research. 2011. Vol. 33, №4. P. 603-614.

УДК 574.583(261.24)

Д. М. Казакова^{1,2}, Ю. Ю. Полунина¹

(¹Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия;

²Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия)

ximichesky@gmail.com; jul_polunina@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

Видовой состав зоопланктона прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики (глубины 5-15 м) в летне-осенний период был представлен 23 видами и таксонами более высокого порядка. Высокая численность и биомасса отмечена летом у м. Таран и вдоль юго-западного побережья Самбийского полуострова, что обусловлено влиянием высоко-

продуктивных вод Вислинского залива. Количественные показатели за период 2018-2021 гг. превосходят показатели 2001-2014 гг. многократно, что, по-видимому, связано с повышением температуры и антропогенным влиянием на прибрежные воды.

Ключевые слова: зоопланктон, состав, распределение, Юго-Восточная Балтика

Балтийское море характеризуется неоднородными термохалинными показателями вод, значительным влиянием климатических и антропогенных факторов. Состав и структура зоопланктона зависит от изменений условий обитания, что особенно заметно в прибрежных морских районах, где влияние факторов среды наиболее значительно. Структурные показатели зоопланктона прибрежных вод зависят во многом от температуры и солености вод, наличия и качества кормовой базы, пресса хищников. На распределение зоопланктона влияют прибрежные течения, апвеллинги, сток пресных вод в месте впадения в море рек, антропогенное загрязнение.

Цель нашей работы – охарактеризовать видовой состав, структуру и распределение зоопланктона в прибрежных водах Юго-Восточной Балтики в современный период.

Материал по зоопланктону был собран в экспедициях АО ИОРАН на маломерном судне «НОРД» на глубинах 5-15 м в летне-осенний период (22.08.2018 г., 17.10.2020 г., 28.07.2021 г.). Пробы отбирали малой сетью Джели (диаметр входного отверстия 14 см, размер ячеек 100 мкм) тотально от дна до поверхности. Фиксация, камеральная и статистическая обработка проводились по стандартным методикам.

Зоопланктон в летний период был представлен 23 видами и группами: Copepoda – 5, Cladocera – 8, Rotifera – 4 видов и меропланктоном, в котором преобладали личинки усоногих раков и двустворчатых моллюсков, в меньшем количестве отмечены личинки полихет, личинки брюхоногих моллюсков, зоэа крабов и мизиды.

Летом 2018 г. общая численность зоопланктона варьировала от 30 до 113 тыс. экз./м³, составляя в среднем 59 тыс. экз./м³ при температуре воды 20,8-21,8°C. Доля меропланктона была невелика и в среднем не превышала 4%. Доминирующей по численности была группа веслоногих ракообразных – она составляла в среднем почти 80% общей численности зоопланктона. Доля кладоцер была 14%, при этом один вид – *Eubosmina maritima* являлся основой этой группы. Коловратки составляли почти 5% общей численности, здесь наиболее многочисленным был один вид – *Keratella quadrata*. К доминирующим видам относились *Eubosmina maritima*, *Keratella quadrata* и *Acartia tonsa*.

Летом 2021 г. численность зоопланктона была 73-424 (в среднем 163) тыс. экз./м³, что выше, чем в 2018 г., как и температура воды, которая в этот период варьировала в пределах 22,9-24,8°C. При этом отличалась и структура зоопланктона – в общей численности преобладала теплолюбивая группа кладоцер (55%), где абсолютным доминантом была *Eubosmina maritima*. Доля веслоногих рачков достигала 30% общей численности, где *Acartia tonsa* со своими ювенильными стадиями составляла основу этой группы. В группе коловраток преобладал один вид – *Keratella quadrata*.

Распределение зоопланктона вдоль Самбийского полуострова было неоднородным. В 2018 г. максимальные численности и биомассы были отмечены вдоль юго-западной части полуострова к северу от выхода вод Вислинского залива в Балтийское море, что, по нашему мнению, связано с влиянием высокопродуктивных вод залива. В 2021 г. максимальные количественные показатели зоопланктона была отмечены также у входа в Вислинский залив и у м. Таран.

Осенью 2020 г. было отмечено 17 видов и групп зоопланктона: Rotifera – 2, Cladocera – 5, Copepoda – 6 и меропланктон – 4. Температура воды изменялась от 9,7 до 11,0°C. Общая численность зоопланктона варьировала от 7,5 до 45,0 тыс. экз./м³. Основу сообщества составляли веслоногие ракообразные (60% от общей численности). Среди них преобладали науплиальные и младшие копеподитные стадии видов *Acartia tonsa* и *Temora longicornis*. Доля коловраток была высока, почти 30%, и основу этой группы составляли *Synchaeta* spp. Доля кладоцер в общей численности была невелика, не превышала 1%, что обусловлено сниже-

нием температуры воды. В данный период выросла доля меропланктона в общей численности зоопланктона (почти 9%). Основу меропланктона (около 90%) составляли личинки полихет, в меньшем количестве наблюдались личинки усоногих рачков, двустворчатых и брюхоногих моллюсков.

Максимальные численности зоопланктона в 2020 г. отмечены у юго-западного побережья Самбийского полуострова у входа в Вислинский залив, как и в летний период 2018 г. По-видимому, влияние вод Вислинского залива в летне-осенний период всегда высоко и обуславливает высокие количественные показатели зоопланктона и иногда присутствие в сообществе видов, характерных для опресненных вод.

Количественные показатели зоопланктона в прибрежной зоне Юго-Восточной Балтики сильно варьируют в разные периоды исследований: летом 2001-2003 гг. общая численность зоопланктона изменялась в пределах 13-37 тыс. экз./м³ [Полунина, Матвий, 2007], летом 2007, 2012, 2014 гг. в пределах 2-55 тыс. экз./м³ [Полунина, Родионова, 2017]. Количественные показатели периода нашего исследования (30-424 тыс. экз./м³) почти в 10 раз выше данных в предыдущие годы.

Таким образом, видовой состав зоопланктона прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики был не многообразен и представлен всего 18 видами голопланктона: Rotifera – 4, Cladocera – 8, Copepoda – 6 и пятью видами меропланктона. Распределение зоопланктона вдоль Самбийского полуострова было не равномерным. Повышение численности зоопланктона выявлено для двух районов: у м. Таран, второй – вдоль юго-западного побережья Самбийского полуострова от места выхода вод Вислинского залива в Балтийское море. Вероятно, повышенная численность и биомасса зоопланктона на этих станциях, а также наличие некоторых видов, характерных для пресных водоемов, обуславливается влиянием высокопродуктивных вод Вислинского залива, характером течений вдоль побережья и особенностями биоценоза в районе м. Таран. Отмечена высокая изменчивость зоопланктона вдоль Самбийского полуострова, зависящая от многих факторов, в первую очередь – температуры и прибрежных течений.

Во все исследованные периоды отмечалось доминирование теплолюбивого вида-вселенца *Acartia tonsa*, а летом значительную часть численности составляли кладоцеры, главным образом *Eubosmina maritima*. С понижением температуры осенью доля кладоцер снижалась, а разнообразие меропланктона росло. Общая численность зоопланктона осенью также была в несколько раз ниже, чем в летние месяцы. Количественные показатели зоопланктона нашего исследования многократно превышали показатели в предыдущие периоды исследований.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИОРАН FMWE-2021-0012

Библиографические ссылки

Полунина Ю. Ю., Родионова Н. В. Характеристика зоопланктонного сообщества // Система Балтийского моря. М.: Научный мир, 2017. С. 258-292.

Полунина Ю. Ю., Матвий С. Г. Зоопланктон в прибрежных водах Калининградского взморья (Балтийское море) // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна (проект подпрограммы «Исследование природы Мирового океана» ФЦП «Мировой океан»). Вып. 2. Апатиты: Кольский научный центр РАН, 2007. С. 460-469.

**ДЕФИЦИТ ФОСФОРА – ОДИН ИЗ ФАКТОРОВ,
РЕГУЛИРУЮЩИХ КЛЕТОЧНЫЙ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ
ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ *PROROCENTRUM CORDATUM* (DINOPHYCEAE)**

Prorocentrum cordatum (Ostenfeld) (синоним *Prorocentrum minimum* (Pavillard) J. Schiller) – вид морских планктонных потенциально токсичных динофлагеллят, вызывающих опасные цветения в прибрежных зонах по всему миру. Так как изменения численности динофлагеллят напрямую связаны с доступностью питательных веществ и сдвигами в их жизненном цикле, в данной работе мы изучили жизненный и клеточный циклы этих динофлагеллят и способы их регуляции.

Ключевые слова: *Prorocentrum cordatum*, жизненный цикл, клеточный цикл, дефицит фосфора, проточная цитометрия

Динофлагелляты, за исключением *Noctiluca*, имеют гаплофазный жизненный цикл с зиготической редукцией. Тем не менее, все больше накапливается данных о том, что зиготы динофлагеллят могут делиться митозом и, следовательно, динофлагелляты имеют гаплодиплофазный жизненный цикл [Figuerola et al., 2015]. Недавно нами был описан жизненный цикл вида *Prorocentrum cordatum* [Berdieva et al., 2020]. В стареющей клональной культуре (растущей без добавления свежей среды более 1 месяца) наблюдали слияния гамет, морфологически сходных с вегетативными клетками. Образовавшиеся подвижные зиготы (планозиготы) затем претерпевали два синхронных мейотических деления или делились асинхронно. Однако факторы, индуцирующие переход от вегетативной стадии жизненного цикла к половой, не были выявлены. Согласно литературным данным, одним из таких факторов у динофлагеллят является недостаток питательных веществ, таких как источники азота (нитрат) и/или фосфора (фосфат).

Клетки *P. cordatum* клон ССАР1136/16 культивировали в среде f/2 с дефицитом нитрата и/или фосфата в течение 21 дня. Пробы для измерения концентрации нитрата и фосфата и анализа относительного содержания ДНК в клетках методом проточной цитометрии, брали каждые 3 дня. Так как клеточный цикл фотосинтезирующих динофлагеллят регулируется фотопериодом, пробы брали 2 раза в сутки: в 5:00 (максимальное количество клеток в фазе S) и в 21:00 (минимальное количество клеток в фазе S). После 3-х недель эксперимента к культурам добавляли полную среду f/2 со стандартным содержанием питательных веществ (880 μ M нитрата и 40 μ M фосфата) в соотношении 1:1. Далее, относительное содержание ДНК в клетках измеряли методом проточной цитометрии через 12 часов, 24 часа, 3 и 5 дней.

В серии экспериментов было показано, что дефицит фосфора в среде ведет к росту доли клеток с количеством ДНК 2C, которая достигала 60% от общего числа клеток через 2 недели культивирования (в контроле их доля не превышала 20%). Кроме этого, появлялась фракция клеток с относительным содержанием ДНК 4C. Эти данные могли бы свидетельствовать о том, что отсутствие фосфора в среде ведет к переходу к половому процессу в жизненном цикле *P. cordatum*. Однако клетки с относительным содержанием ДНК 4C могут быть как зиготами перед первым делением мейоза, так и диплоидными особями в фазе G₂/M. Количественная цитометрия изображений с помощью системы CQ1 453 (Yokogawa) не выявила увеличения количества сливающихся гамет в образцах по сравнению с контролем через 2 недели после начала эксперимента. Таким образом, можно предположить, что в клетках *P. cordatum* ССАР1136/16 происходит эндоредупликация. Косвенным свидетельством данной гипотезы является то, что в точке «15 дней» возрастала, а затем резко уменьшалась доля клеток, находящихся в фазе S. При этом концентрация клеток практически не увеличивалась,

и культура входила в стационарную фазу роста. После добавления среды, содержащей фосфат, резко возрастала доля клеток, находящихся в S-фазе клеточного цикла. Количество клеток с относительным содержанием ДНК 4С сначала возрастало, затем постепенно уменьшалось. Уже через 5 дней доля клеток с относительным содержанием ДНК 2С возвращалась к исходным значениям (около 10%), а клетки с относительным содержанием ДНК 4С пропадали совсем.

Дефицит нитрата и одновременный дефицит нитрата и фосфата не приводил к подобному эффекту. Доля клеток с относительным содержанием ДНК 2С, напротив, уменьшалась. Уже через 9 дней рост культур был значительно ослаблен, а через 12 дней они входили в стационарную фазу роста.

На данном этапе исследования нельзя однозначно сказать, является ли кратное увеличение содержания ДНК в клетках, культивируемых в среде с дефицитом фосфата, следствием полового процесса или это результат эндомитоза. Для того чтобы это выяснить, требуются дальнейшие молекулярно-генетические исследования и изучение морфологии клеток и ядер динофлагеллят, культивируемых в среде с дефицитом фосфата и после добавления полной среды. Однако уже сейчас можно предположить, что дефицит фосфора ведет к сдвигу в жизненном цикле динофлагеллят *P. cordatum* в сторону диплоидной стадии. Интересно, что подобный феномен наблюдался на примере криптофитовых водорослей *Teleaulax amphioxeia* и *Plagioselmis prolunga*, которые впоследствии оказались представителями гаплоидной и диплоидной фаз жизненного цикла одного и того же вида [Altenburger et al., 2020]. Показано, что диплоидный *T. amphioxeia* доминирует в период с высоким содержанием растворенного неорганического азота, в то время как гаплоидный *P. prolunga* – с низким.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект №22-14-00056)

Библиографические ссылки

Altenburger A., Blossom H.E., Garcia-Cuetos L., Jakobsen H.H., Carstensen J., Lundholm N., Hansen P.J., Moestrup Ø., Haraguchi L. Dimorphism in cryptophytes – the case of *Teleaulax amphioxeia*/*Plagioselmis prolunga* and its ecological implications. *Science advances*. 2020. 6, eabb1611.

Berdieva M., Kalinina V., Lomert E., Knyazev N., Skarlato S. Life cycle stages and evidence of sexual reproduction in the marine dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae, Prorocentrales). *Journal of Phycology*. 2020. 56 (4): 941-952. DOI: <https://doi.org/10.1111/jpy.12989>.

Figuroa R. I., Dapena C., Bravo I., Cuadrado A. The hidden sexuality of *Alexandrium minutum*: an example of overlooked sex in dinoflagellates. *PLoS ONE*. 2015. 10, DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142667>

УДК 582.261

Д. А. Капустин, М. С. Куликовский
(Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева РАН, Москва, Россия)
dima_kapustin@outlook.com

СТОМАТОЦИСТЫ В ТАКСОНОМИИ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В докладе приводится краткий обзор использования морфологии стоматоцист в качестве дополнительного признака в таксономии золотистых водорослей.

Ключевые слова: хризofиты, стоматоцисты, морфология, *Ochromonas*, *Uroglena*

Золотистые водоросли, или хризofиты (Chrysophyceae) – довольно крупная (более 1200 видов) группа одноклеточных и колониальных организмов, встречающихся преимущественно в планктоне пресноводных водоемов. Характерной особенностью золотистых водо-

рослей является способность образовывать кремнеземные покоящиеся стадии, или стоматоцисты.

Традиционно в таксономии золотистых водорослей используется ограниченный набор морфологических признаков, например, количество видимых жгутиков и их длина, форма клеток и колоний, строение домиков, ультраструктура кремнеземных чешуек и щетинок и т.п. Морфология стоматоцист очень разнообразна и в большинстве случаев видоспецифична, что позволяет также использовать ее как дополнительный таксономический признак.

Строение стоматоцист имеет определенное значение в систематике рода *Ochromonas* Vysotskij, объединяющего одноклеточных фотосинтезирующих золотистых водорослей с двумя жгутиками. Так, например, известный украинский альголог А. М. Матвиенко описала три вида *Ochromonas* (*O. charkowiensis*, *O. coronifera*, *O. echinocystis*), отличающихся главным образом по морфологии стоматоцист [Матвиенко, 1949, 1951]. Виды другого рода так называемые *Ochromonas*-образных хризифит, *Chrysastrella* Chodat, тоже различаются по строению стоматоцист [Andersen et al., 2017]. Причем, морфология цист *Chrysastrella paradoxa* Chodat настолько характерна, что позволяет достоверно идентифицировать этот вид, даже если вегетативная стадия непосредственно не наблюдалась [Kapustin et al., 2019].

Бесцветные золотистые водоросли из рода *Spumella* Cienkowsky часто являются доминирующими эукариотами в водных экосистемах. Морфологическая идентификация видов этого рода затруднена из-за мелких размеров (<10 мкм) и простого строения. В настоящее время для определения видов рода *Spumella* используются молекулярные данные [Jeong et al., 2021], но в то же самое время исследователи отмечают, что ультраструктура стоматоцист может быть полезной для дифференциации отдельных видов [Findenig et al., 2010; Jeong et al., 2021].

Род *Uroglena* Ehrenb. является одним из немногих родов золотистых водорослей, виды которого различаются друг от друга исключительно на основе морфологии стоматоцист. К этому роду относятся хризифиты, клетки которых соединяются дихотомически разветвленными нитями в сферические колонии [Pusztai, Škaloud, 2022]. Недавно на основе молекулярно-филогенетических и морфологических данных описан новый род *Uroglena*-образных жгутиконосцев – *Urostipulosphaera* [Pusztai, Škaloud, 2019]. В отличие от *Uroglena*, у видов этого рода клетки соединены не тонкими нитями, а толстыми слизистыми тяжами. Стоматоцисты разных видов рода *Uroglena* различаются по строению воротничка (просто или сложный), его размерным характеристикам (ширина, высота) и типу орнаментации (бородавки или шипы различного строения). Виды рода *Urostipulosphaera* также различаются между собой по строению стоматоцист [Pusztai, Škaloud, 2022]. Интересно, что стоматоцисты родов *Uroglena* и *Urostipulosphaera* резко отличаются, т.е. в данном случае налицо родовые отличия в строении стоматоцист.

Виды родов *Chryso-sphaerella* Lauterborn, *Spiniferomonas* E. Takahashi, *Synura* Ehrenb. и *Mallomonas* Perty также имеют видоспецифичные стоматоцисты, но идентификация, основанная на ультраструктуре кремнеземных чешуек всё же остается более надежной, так как стоматоцисты близких видов могут быть неразличимы.

Таким образом, морфология стоматоцист потенциально может быть, а в ряде случаев уже выступает, хорошим дополнительным диагностическим признаком. Однако, для многих видов золотистых водорослей ультраструктура стоматоцист неизвестна, а у других они морфологически слишком просты (не имеют воротничка и орнаментации), что сильно ограничивает возможность их использования в таксономии. Необходимы дальнейшие исследования для описания стоматоцист у видов, для которых они неизвестны, а также для установления биологической принадлежности описанных морфотипов стоматоцист.

Работа выполнена при поддержке РФФ (проект №22-24-00662)

Библиографические ссылки

Матвиенко А. М. О новой хризомонаде из окрестностей Харькова. Бот. матер. Отд. спор. раст. 1949. 6: 21-24.

Матвиенко А. М. Хризомонадовые Моховатого болота из окрестностей Харькова. Бот. матер. Отд. спор. раст. 1951. 7: 10-18.

Andersen R. A., Graf L., Malakhov Y. & Yoon H. S. Rediscovery of the *Ochromonas* type species *Ochromonas triangulata* (Chrysophyceae) from its type locality (Lake Veysove, Donetsk region, Ukraine). Phycologia. 2017. 56: 591-604. DOI.org/10.2216/17-15.1.

Findenig B. M., Chatzinotas A., Boenigk J. Taxonomic and ecological characterization of stomatocysts of *Spumella*-like flagellates (Chrysophyceae). J. Phycol. 2010. 46: 868-881. DOI: 10.1111/j.1529-8817.2010.00892.x.

Jeong M., Kim J. I., Nam S. W., Shin W. Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Spumella* (Chrysophyceae) based on morphological and molecular evidence. Front. Plant Sci. 2021. 12: 758067. DOI: 10.3389/fpls.2021.758067.

Kapustin D., Sterlyagova I. & Patova E. Morphology of *Chrysastrella paradoxa* stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. Phytotaxa. 2019. 402 (6): 295-300. DOI.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4.

Pusztai M., Škaloud P. Elucidating the evolution and diversity of *Uroglena*-like colonial flagellates (Chrysophyceae): polyphyletic origin of the morphotype. Eur. J. Phycol. 2019. 54: 404-416. DOI: 10.1080/09670262.2019.1574030.

Pusztai M., Škaloud P. Species delimitation within the colonial flagellates *Uroglena*, *Uroglenopsis* and *Urostipulosphaera* (Chrysophyceae). European Journal of Phycology. 2022. 57: 1, 79-95. DOI: 10.1080/09670262.2021.1892196.

УДК 597.524.12(261.24)

Е. М. Карасева¹, Е. Е. Ежова²

¹Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия:

²Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)

karasiova@rambler.ru

ИХТИОПЛАНКТОН ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЫ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ (БАЛТИЙСКАЯ КОСА, САМБИЙСКИЙ ПОЛУОСТРОВ) В ЛЕТНИЙ СЕЗОН 2014 г.

По результатам ихтиопланктонных исследований обнаружено, что в Юго-Восточной Балтике нерестовые биотопы бычка обыкновенного и бычка черного и частично доминантного бычка малого располагаются у побережья в зоне глубин 0,5-1,5 м.

Ключевые слова: личинки гобиид, нерестовые биотопы, мелководная зона

Согласно современным исследованиям, показатели численности и разнообразия ихтиопланктона прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики достигают максимума в летний сезон. По многолетним данным в июле в зоне глубин от 10 до 40-50 м доминируют по численности и частоте встречаемости личинки бычка малого *Pomatoshistus minutus*. Однако личинки таких видов как бычок обыкновенный *Pomatoshistus microps* и бычок черный *Gobius niger* крайне редко встречались на глубинах более 10 м в течение длительного периода наблюдений с 1992 по 2015 г. [Karasiova, 2016]. В целях изучения локализации личинок этих видов летом 2014 г. были впервые проведены ихтиопланктонные исследования в зоне глубин от 0,5 до 1,5 м в трех районах: 1) вдоль морского побережья Балтийской косы, 2) у побережья Самбийского полуострова (пос. Лесной), 3) у побережья Балтийской косы со стороны Вислинского залива. Указанный диапазон глубин охватывал нижнюю часть псевдолиторали и верхние горизонты сублиторали, согласно классификации А.А. Ярвекюльга [Ярвекюльг, 1984]. Сбор ихтиопланктона производился сетью ИКС-80 посредством горизонтального 5-

минутного лова в зоне указанных глубин 20-24 июля и 08-09 августа 2014 г. Определение личинок рыб проводилось по определителю И. И. Казановой [Казанова, 1954].

В июле в районе 1 были обнаружены личинки двух видов гобиид: бычка малого и бычка обыкновенного; в районе 2 – личинки трех видов гобиид, включая указанных выше и личинок бычка черного; в районе 3 – только личинки бычка обыкновенного (таблица 1). Отсутствие *P. microps* и *P. minutus* в Вислинском заливе, по-видимому, объясняется тем, что эти виды избегали опресненных вод этого водоема, соленость которого летом при доминировании восточных и южных ветров может падать до 3,0-3,5‰ [Журавлева, Тшосиньска, 1971].

Таблица 1 – Численность личинок гобиид, экз./5 мин лова, в июле 2014 г.

Район	<i>Pomatoshistus microps</i>	<i>Pomatoshistus minutus</i>	<i>Gobius niger</i>
1	43,4	23,3	0
2	22	35	20
3	370	0	0

В районе 1 количество личинок гобиид возрастало от 3-6 особей на лов на открытом участке побережья до 80 и 98 личинок бычка малого и бычка обыкновенного соответственно на участке, закрытом от северо-западных ветров фортификационными сооружениями. Средняя длина личинок бычка обыкновенного была несколько выше, чем у бычка малого, соответственно 9,2 и 8,4 мм в районе 1 и 12,1 и 10,5 мм во районе 2, что, возможно, было следствием более раннего начала нереста этого вида (рисунки 1, 2). Длина личинок бычка черного была в диапазоне от 8,0 до 12,5 мм, при среднем значении 10,8 мм.

08-09 августа 2014 г. при повторном облове районов 1 и 2 были обнаружены изменения в численности и видовом составе личинок рыб (таблица 2). Численность личинок гобиид сократилась до нескольких экземпляров на лов, но в ихтиопланктоне присутствовали личинки речной камбалы *Platichthys flesus* и шпрота *Sprattus sprattus balticus*.

Речная камбала (длина 20 мм) находилась на стадии метаморфоза, шпрот (длина 22,5 мм) был на поздней личиночной стадии. Резкие изменения в количестве личинок рыб и их видовом составе были вызваны изменениями синоптической ситуации. В июле длительный период штилевой погоды способствовал успешному размножению гобиид и их высокой численности. В начале августа сильный шторм привел к рассеиванию скоплений прибрежных видов бычков, но одновременно его следствием было появление на мелководье личинок рыб, размножающихся в глубоководной части моря. Этот внос был благоприятен для личинок речной камбалы, метаморфоз которых проходит на прибрежном мелководье.

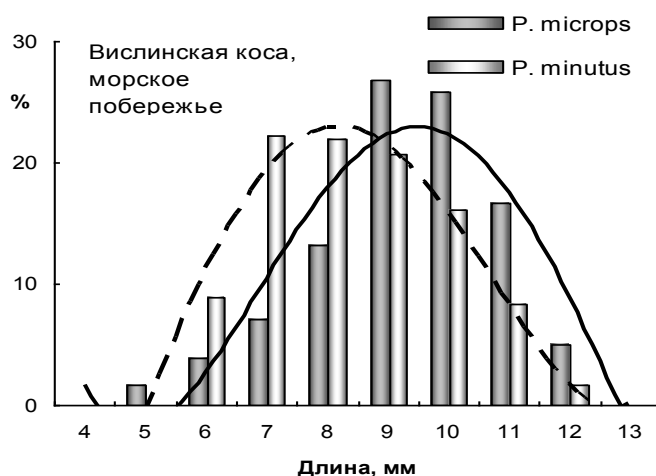


Рисунок 1 – Размерное распределение личинок *Pomatoshistus microps* и *Pomatoshistus minutus* у морского побережья Балтийской косы

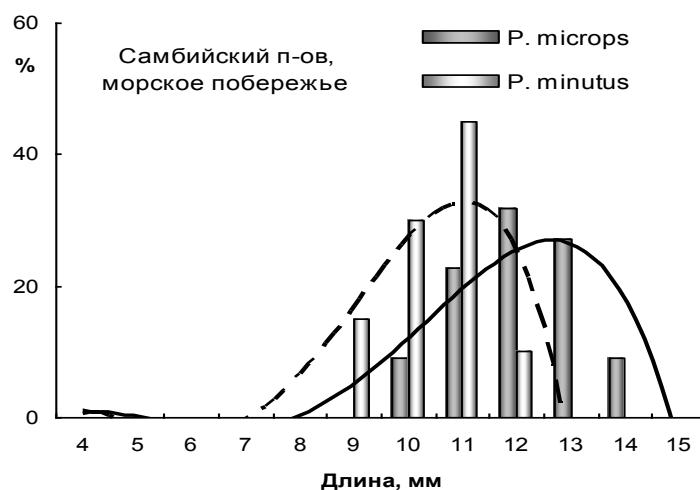


Рисунок 2 – Размерное распределение личинок *Pomatoshistus microps* и *Pomatoshistus minutus* у побережья Самбийского полуострова, пос. Лесной

Таблица 2 – Численность личинок рыб, экз./5 мин лова, 08-09 августа 2014 г.

Район	<i>Pomatoshistus microps</i>	<i>Pomatoshistus minutus</i>	<i>Platichthys flesus</i>	<i>Sprattus sprattus balticus</i>
1	5	0	0	0
2	0	2	1	1

Полученные результаты свидетельствуют, что основные нерестовые биотопы бычка обыкновенного и бычка черного в Юго-Восточной Балтике располагаются в зоне глубин 0,5-1,5 м. Наиболее многочисленный вид аборигенных gobiид бычок малый также использует этот биотоп для размножения. Это, по-видимому, приводит к более раннему началу его репродукции по сравнению с мористыми участками, в целом увеличивает продолжительность его нереста и в итоге поддерживает его доминирующее положение среди рассматриваемых видов gobiид.

Сбор материала был выполнен по госзаданию ИОРАН №0149-2014-0055, данные анализировали в рамках ГЗ ФГБНУ «ВНИРО» на 2022 г. и ГЗ ИОРАН на 2022 г. FMWE-2021-0012

Библиографические ссылки

Журавлева Л. А., Тшосиньска А. Соленость // Гидрометеорологический режим Вислинского залива / Под ред. Н. Н. Лазаренко, А. Маевского. Л.: Гидрометеорологическое издательство, 1971. С. 230-240.

Казанова И. И. Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов // Труды ВНИРО. 1954. Т. 26. С. 221-265.

Ярвекюльг А. А. Донная фауна восточной части Балтийского моря: состав и экология распределения. Таллин: Валгус, 1979. 382 с.

Karasiova E. M. Ichthyoplankton biodiversity in the deep-water and coastal parts of the South-Eastern Baltic // Baltic and Black Sea: ecological perspective, biodiversity and management. New York: Nova Science Publishers Inc., 2016. P. 23-46.

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
ЛИЧИНОК КРИЛЯ *EUPHAUSIA SUPERBA* DANA
В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ МОРЯ УЭДДЕЛЛА, АНТАРКТИКА**

Euphausia superba Dana – вид с высокой биомассой и имеет большое значение в пищевой цепи Антарктики. Исследовано пространственное распределение и возрастной состав личинок криля *Euphausia superba* в районах у Южных Шетландских и Южных Оркнейских островов, южнее Антарктического полуострова – в акватории высокого содержания Chl-*a* (более 6 мкг/л), в проливах Брансфилд и Антарктик, на склоне плато, ограничивающего бассейн Пауэлла с юго-запада и с северо-востока, в различных горизонтах (максимально 3500 м) в январе-феврале 2022 г.

Ключевые слова: Антарктика, Уэдделла, *Euphausia superba*, личинки, распределение

Промысловое давление [Nicol et al., 2012] и изменение климата [Meredith, King, 2005] негативно влияют на стабильность популяции криля, численность которой в Атлантическом секторе Антарктики за последние 25 лет снизилась [Atkinson et al., 2004]. Поскольку личинки криля чрезвычайно чувствительны к изменениям окружающей среды, изучение их реакции на изменение климата необходимо для прогнозирования промысла этого вида в будущем. Изучение текущего пространственного распределения личинок криля *Euphausia superba* в северо-западной части моря Уэдделла, где преобладают сильные вертикальные градиенты, и определение факторов, регулирующих распространение, в дальнейшем помогут понять механизмы адаптации криля на ранних личиночных стадиях к изменению окружающей среды.

Максимальные показатели плотности яиц, науплиусов, калиптописов и фурцилий криля *E. superba* (0,9-2,3 тыс. экз./м³) были отмечены на трех участках – в пр. Антарктик, над склоном бассейна Пауэлла и в водах над желобами у Южных Оркнейских островов. Популяция криля в пр. Брансфилд характеризовалась минимальной плотностью личинок (1,3-10 экз./м³), при этом их концентрация увеличивалась в 3-5 раз от побережья к центру пролива в зоне смешения относительно теплых и пресных вод из моря Беллинсгаузена, проливов Герлаша и Дрейка с относительно холодными и солеными водами моря Уэдделла.

Плотность яиц и науплиусов криля достигала наибольших значений (0,4-1,1 тыс. экз./м³) в пр. Антарктик и над склоном бассейна Пауэлла. В этих районах распространены холодные и соленые воды Уэдделломорского происхождения [Morozov et al., 2021], которые в январе-феврале несут в основном, яйца, личинок криля, и редко – молодь и особей старших возрастных групп [Спиридонов, 1987; Латогурский и др., 1990]. Максимальная плотность яиц криля (1,1 тыс. экз./м³) зафиксирована в поверхностном 50-метровом слое над северо-восточным склоном бассейна Пауэлла. В пр. Антарктик и над юго-западным склоном бассейна Пауэлла относительно высокие концентрации яиц (до 600 экз./м³) наблюдались на значительных глубинах (800-500 м).

Личинки криля *E. superba* (стадии калиптопис и фурцилии) концентрировались преимущественно в поверхностном 100-метровом слое над северо-восточным склоном бассейна Пауэлла и над глубоководными желобами у Южных Оркнейских островов (1,9-2,3 тыс. экз./м³). Здесь на глубине от 50 до 150 м была отмечена максимальная концентрация фитопланктона, который, возможно, является пищей для развивающихся личинок криля,

находящихся в верхних слоях воды. Эти районы подвержены влиянию относительно теплых вод АЦТ [Sanchez et al., 2019], поэтому развитие криля здесь наблюдалось раньше, запаздывая в южном направлении. В море Скотия калиптописы криля преобладали обычно в начале февраля, а в марте уже доминировали фурцилии [Воронина, 1984]. Напротив, в море Уэдделла пик нереста приходился на середину января, и развитие большинства личинок завершалось в мае [Melnikov, Spiridonov, 1996]. В остальных исследуемых районах яйца, науплиусы и личинки криля встречались в основном в поверхностном 200-метровом слое воды, редко глубже 200 м. Глубже 1000 м яйца и личинки криля не были обнаружены.

Корреляция Спирмена показала, что поверхностная температура и соленость были единственными наиболее важными факторами, определяющими распределение и структуру популяции *E. superba* ($\rho=0,412$, $p<0,05$). Яйца и калиптописы положительно коррелировали с поверхностной температурой и соленостью, а также с температурой на 500 м и отрицательно коррелировали с температурой на 200 м. Фурцилии положительно коррелировали с поверхностной температурой, а также с численностью личинок на стадии калиптопис.

Анализ пространственного распределения личинок криля *E. superba* свидетельствовал о том, что северо-западная часть моря Уэдделла может служить важным районом нереста и нагула криля. Это явление согласуется с предыдущими исследованиями [Макаров, 1974; Qian et al., 2013; Criales-Hernandez et al., 2022]. К юго-востоку от Южных Оркнейских островов в поверхностных слоях популяция криля состояла в основном из личинок, а в глубоководных холодных слоях пр. Антарктик и на склоне бассейна Пауэлла преобладали яйца и науплиусы. По сравнению с последними районами в акватории у Южных Оркнейских островов отсутствовал термоклин. Отсутствие термоклина в месте слияния вод морей Уэдделла и Скотии связано с апвеллингом [Patterson, Sievers, 1980]. Макинтош обнаружил, что при исчезновении термоклина яйца и личинки криля имеют тенденцию к перемещению в определенные слои [Mackintosh, 1972]. После того, как в поверхностном слое самки выметали икру, она начинает быстро погружаться на глубину около 1000 м. Из икринок появляются науплиусы, которые начинают подниматься к поверхности, осуществляя так называемый «подъем с развитием» [Marr, 1962; Hempel, Hempel, 1986]. С одной стороны, апвеллинг может помочь им успешно завершить процесс всплытия. С другой стороны, развитие личинок до стадии калиптопис полностью зависит от внутренних запасов энергии. Со стадии калиптопис личинки начинают питаться и им необходимо найти пищу (фитопланктон) в течение одной-двух недель [Ross, Quetin, 1989]. По сравнению с другими исследуемыми акваториями, в районах к югу и юго-востоку от Южных Оркнейских островов в январе-феврале были отмечены самые высокие концентрации фитопланктона, которые необходимы для выживания и развития личинок криля.

Таким образом, развитие криля *E. superba* сильно зависят от конкретных условий окружающей среды, особенно от температуры воды. Температура не только влияла на характер распределения личинок криля, но также определяла начало нереста вида. Антарктические морские экосистемы сейчас, несомненно, находятся в состоянии трансформации [Atkinson et al., 2004; Siegel, Watkins, 2016]. Для того чтобы строить прогнозы возможных изменений планктонных сообществ в будущем, необходимы ежегодные сведения об их структуре, количественных характеристиках, связи с гидрофизическими условиями и климатическими сигналами.

Библиографические ссылки

Воронина Н. М. Экосистемы пелагиали Южного океана. М.: Наука, 1984. 206 с.

Латогурский В. И., Макаров Р. Р., Спиридонов В. А., Федотов А. С. Распределение и биология *Euphausia superba* в районе Антарктического полуострова и прилегающих вод // Антарктический криль в экосистемах промысловых районов (биологические, технологи-

ческие и экономические аспекты): Сб. науч. трудов. Калининград: АтлантНИРО, 1990. С. 20-40.

Макаров Р. Р. Личинки *Euphausia superba* Dana в планктоне моря Скотия // Труды ВНИРО. 1974. Т. ХСІХ. С. 84-102.

Спиридонов В. А. Исследования возрастной структуры популяции *Euphausia superba* Dana на примере района Антарктического полуострова и сопредельных вод // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. М: Наука, 1987. С. 391-414.

Atkinson A., Siegel V., Pakhomov E. et al. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean // Nature. 2004. Vol. 432. P. 100-103.

Criales-Hernandez M. I., Jerez-Guerrero M., Latandret-Solana S. A., Gomez-Sanchez M. D. Spatial distribution of meso- and macro-zooplankton in the Bransfield Strait and around Elephant Island, Antarctic Peninsula, during the 2019-2020 austral summer // Polar Science. 2022. DOI.org/10.1016/j.polar.2022.100821.

Hempel I., Hempel G. Field observations on the developmental ascent of larval *Euphausia superba* (Crustacea). Polar Biol. 1986. Vol. 6. P. 121-126.

Mackintosh N. A. Life cycle of Antarctic krill in relation to ice and water conditions. Discovery Rep. 1972. Vol. 36. P. 1-94.

Marr J. W. S. The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana) // Discovery Rep. 1962. Vol. 32. P. 33-464.

Melnikov I. A., Spiridonov V. A. Antarctic krill under perennial sea ice in the western Weddell Sea // Antarctic Sci. 1996. Vol. 8, №4. P. 323-429.

Meredith M. P., King J. C. Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century // Geophys. Res. Lett. 2005. Vol. 32. L19604.

Morozov E. G., Krechik V. A., Frey D. I., Polukhin A. A., Artemiev V. A., Kasyan V. V., Sapozhnikov Ph. V., Mukhametianov R. Z. Frontal zone between relatively warm and cold waters in the Northern Weddell Sea. In: E.G. Morozov, M.V. Flint, V.A. Spiridonov (Eds.). Antarctic Peninsula Region of the Southern Ocean. Oceanography and Ecology. Advances in Polar Ecology. 2021. Vol. 6. P. 31-53.

Nicol S., Foster J., Kawaguchi S. The fishery for Antarctic krill recent development // Fish Fish. 2012. Vol. 13. P. 30-40.

Patterson S. L., Sievers H. A. The Weddell-Scotia Confluence // J. Phys Oceanogr. 1980. Vol. 10. P. 1584-1610.

Qian G., Zhaoli X., Hongliang H., Xuezhong C., Chunlei F., Lingzhi L. Geographical distribution and age composition of *Euphausia superba* larvae (Crustacea: Euphausiacea) in the South Shetland Islands region and southern Scotia Sea in relation to environmental conditions // Acta Oceanol. Sin. 2013. Vol. 32, №11. P. 59-67.

Quetin L. B., Ross R. M. Depth distribution of developing *Euphausia superba* embryos, predicted from sinking rates // Mar. Biol. 1984. Vol. 79. P. 47-53.

Sanchez N., Reiss C. S., Holm-Hansen O., Hewes C. D., Bizsel K. C., Ardelan M. V. Weddell-Scotia confluence effect on the iron distribution in waters surrounding the South Shetland (Antarctic peninsula) and South Orkney (Scotia Sea) islands during the austral summer in 2007 and 2008. Front. Mar. Sci. 2019. 6: 771. DOI.org/10.3389/fmars.2019.0077.

Siegel V., Watkins J. L. Distribution, biomass and demography of Antarctic krill *Euphausia superba*. In: V. Siegel (Ed.). Biology and Ecology of Antarctic Krill. Springer, Cham. 2016. P. 21-100.

**Б. А. Кирюхин¹, Д. Г. Загумённый, А. О. Беляев²,
Ю. В. Герасимов², Д. В. Тихоненков^{1,2}**

*(¹Тюменский государственный университет, лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, Россия;
²Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия)
bogdan.kirukhin67@gmail.com*

МЕТАБАРКОДИНГОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОТИСТОВ РЕКИ ВОЛГА

В августе-сентября 2019 г. собраны пробы с 69 станций, расположенных по продольному профилю реки Волга, от верхнего течения к устью. Выделена тотальная ДНК, данные секвенирования V4 региона 18S rRNA были обработаны с применением биоинформатических программ.

Ключевые слова: экология, пикопланктон, метабаркодинг, молекулярная генетика, протисты, биоинформатика

В последние годы развитие методов секвенирования следующего поколения (Next-generation sequencing, NGS) привело к революции наших представлений о разнообразии протистов [Vargas et al., 2015]. Под протистами подразумеваются любые одноклеточные эукариоты, как гетеротрофные, так и автотрофные (например, одноклеточные водоросли).

Согласно молекулярным данным, в частности глобальной экспедиции Tara Oceans [Sunagawa et al., 2020], было показано, что в природе существует до 9 раз больше видов одноклеточных, чем известно сейчас. Выявление этого огромного неизвестного разнообразия протистов открывает целое новое направление для экологических и эволюционных исследований, а также служит более глубокому пониманию структуры и функционирования водных экосистем.

Выявление пока не открытого разнообразия одноклеточных может быть связано с решением проблем биобезопасности, поскольку, многие не идентифицированные простейшие могут принадлежать к пока не известным науке паразитическим и патогенным для гидробионтов микроорганизмам. Метабаркодинговые исследования уже стали рутинными во всем мире, при этом чаще исследуются морские экосистемы, значительно меньше данных по пресным водам. Пресные водоемы и водотоки России (за исключением оз. Байкал) в данном контексте практически не исследованы, а р. Волга не изучена вовсе.

В 2019 г. были начаты работы по метабаркодинговому исследованию простейших р. Волги. В конце августа-начале сентября 2019 г. в ходе рейса НИС «АКАДЕМИК ТОПЧИ-ЕВ» по продольному профилю р. Волги были собраны пробы с 69 станций, расположенных по течению, от Верхней Волги до устья.

На каждой станции отбиралась интегральная проба воды по всей водной толщине, как правило с интервалом 1 м. 500 мл из интегральной пробы было профильтровано сначала через планктонный газ с диаметром пор 70 мкм для устранения большинства многоклеточных организмов, а затем, эта вода фильтровалась сквозь стерильные мембранные фильтры с диаметром пор 3 микрометра и 0,2 микрометра. Таким образом, на фильтрах были собраны клетки протистов двух размерных фракций: от 0,2 мкм до 3 мкм, и от 3-х мкм и выше. С фильтров затем была выделена тотальная ДНК. Амплифицирован и секвенирован на платформе MiSeq V4 регион гена 18S rRNA.

Была проведена биоинформатическая обработка полученных последовательностей. Обработка ампликонных сиквенсов была выполнена с использованием пайплайна, генерирующего ASV (Amplicon sequence variants), вместо более традиционных OTUs (Operational Taxonomic Units). Преимущество ASV заключается в том, что последовательность ASV это не консенсусная последовательность как у OTU, а реально существующая [Callahan, McMurdie,

Holmes, 2017]. Таким образом, подход обработки через ASV позволит в будущем сопоставлять данные ампликонного секвенирования, проведенные на р. Волге в разные промежутки времени.

Сырые чтения были очищены от адаптерных последовательностей программой trimmomatic [Bolger, Lohse, Usadel, 2014]. Программа CutAdapt [Martin, 2011] была использована для обрезки праймеров и удаления последовательностей, изначально не имеющих праймеров. Дальнейшая обработка была осуществлена согласно пайплайну DADA2 [Callahan et al., 2016]. Для определения таксономии был использован алгоритм SINTAX [Edgar, 2016], реализованный в программе usearch [Edgar, 2010]. В качестве референса была использована база данных PR2. Визуализации выполнялись с использованием R-пакетов ggplot2 [Wickham, 2016] и phyloseq [McMurdie, Holmes, 2013].

В пробах из р. Волги в размерной фракции пикоэукариот (0,2-3 мкм) получено 3787 ASVs. В размерной фракции 3-70 мкм получено 2470 ASVs. Для сравнения, Кадастр свободноживущих простейших Волжского бассейна, выпущенный в 1998 г., и по сей день являющийся наиболее полной сводкой по видовому составу простейших р. Волги, включает 166 видов, выявленных за десятилетия исследований [Жуков, Жгарев, Мыльникова, 1998].

Большинство полученных нами ампликонов представлено фитопланктонными микроводорослями. При этом, количество гетеротрофных протистов составляет ~800 ASVs, что в несколько раз превышает имеющиеся данные кадастра за весь период исследований р. Волга. Стоит отметить, что данный результат был получен в результате двухнедельной однократной съемки. По результатам исследования было выяснено, что данный подход не полностью адекватно способен работать именно с пикофракцией. В пикофракции были обнаружены крупные организмы, что может быть вызвано продавливанием их клеток или клеточных фрагментов через фильтр под давлением или внеклеточной ДНК [Sørensen, Daughbjerg, Richardson, 2013].

На основе анализа бета-разнообразия было выявлено разделение всех образцов на 2 кластера. При этом, распределение не зависело от размерности фракции, области сбора проб (Верхняя, Нижняя и Средняя Волга), а также от типа участка (проточный или плесовый). Метрики альфа-разнообразия, такие как Chao1 и ACE, оценивающие в большей степени минорное разнообразие, показали плавное снижение видового богатства от Верхней к Нижней Волге. Метрики разнообразия, оценивающие в основном доминирующую часть сообщества, например, индекс Симпсона, показали примерно одинаковые значения для Верхней, Средней и Нижней Волги.

Работа выполнена при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра №89-ДОН (2)

Библиографические ссылки

Жуков Б. Ф., Жгарев Н. А., Мыльникова З. М. Кадастр свободноживущих простейших Волжского бассейна. 1998.

Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: A flexible trimmer for Illumina Sequence Data. *Bioinformatics*. 2014. btu170.

Callahan B. J., McMurdie P. J., Holmes S. P. Exact sequence variants should replace operational taxonomic units in marker-gene data analysis. *The ISME Journal*. 2017. 11(12): 2639-2643.

Callahan B. J., McMurdie P. J., Rosen M. J., Han A. W., Johnson A. J. A., Holmes S. P. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature methods*. 2016. 13(7): 581-583.

Edgar R. C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST. *Bioinformatics*. 2010. 26(19): 2460-2461.

Edgar R. C. SINTAX: a simple non-Bayesian taxonomy classifier for 16S and ITS sequences. Biorxiv, 2016. 074161.

Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads. EMBnet. Journal. 2011. 17(1): 10. DOI.org/10.14806/ej.17.1.200.

McMurdie P. J., Holmes S. P. phyloseq: An R Package for Reproducible Interactive Analysis and Graphics of Microbiome Census Data. PLoS ONE. 2013. 8(4): e61217.

Sørensen N., Daugbjerg N., Richardson K. Choice of pore size can introduce artefacts when filtering picoeukaryotes for molecular biodiversity studies. Microbial Ecology. 2013. 65(4): 964-968. DOI.org/10.1007/s00248-012-0174-z.

Sunagawa S., Acinas S. G., Bork P., Bowler C., Eveillard D., Gorsky G., ... De Vargas C. Tara Oceans: towards global ocean ecosystems biology. Nature Reviews Microbiology. 2020. 18(8): 428-445.

Vargas C., Audic S., Henry N., Decelle J., Mahé F., Logares R., Lara E., Berney C., Le Bescot N., Probert I., Carmichael M., Poulain J., Romac S., Colin S., Aury J.-M., Bittner L., Chaffron S., Dunthorn M., Engelen S., ... Karsenti E. Ocean plankton. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean. Science (New York, N. Y.), 2015. 348 (6237): 1261605. DOI.org/10.1126/science.1261605.

Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. Springer-Verlag New York. 2016. ISBN 978-3-319-24277-4. <https://ggplot2.tidyverse.org>.

УДК 574.52

Н. Б. Климова

(Уральский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Екатеринбург, Россия)
nadezhda-klimova.2013@mail.ru; uralniro@vniro.ru

К ОЦЕНКЕ СОВРЕМЕННОГО СОСТОЯНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ОЗЕРА АЛАКУЛЬ (КУРГАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В рамках ежегодных рыбохозяйственных исследований, проводимых с целью оценки биопродукционных возможностей водоемов Курганской области, проанализированы собственные (2016-2021 гг.), литературные [Трифонов, 2013] и архивные данные (2001-2015 гг.) по изучению видового состава, структуры и обилия зоопланктона оз. Алакуль. Отбор проб, их транспортировку, хранение и обработку проводили в соответствии с общепринятыми методиками [Методические рекомендации ..., 1984]. В целом для анализа материалов использовались результаты камеральной обработки более 100 проб.

Ключевые слова: зоопланктон, солоноватые озера, Курганская область, Алакуль, численность, биомасса, видовое разнообразие

Озеро Алакуль – самый крупный и один из главных «рыбных» водоемов Щучанского района Курганской области, относится к бассейну р. Миасс. Площадь водного зеркала составляет 16,9 км². Озеро имеет овальную форму с крупным заливом в юго-восточной части. Вдоль северного берега тянется дорога, соединяющая сёла Пивкино и Петрушино. В центральной части водоема имеется пологий остров, поросший степной растительностью. Озеро принадлежит к группе бессточных озёр западного Зауралья, питание озера осуществляется за счет атмосферных осадков и поверхностного стока. Озеро подвержено значительным колебаниям уровня воды. По литературным данным [Черняева, Черняев, Еремеева, 1977] абсолютная отметка уровня воды – 162,4 м, площадь водосбора – 110 км², коэффициент озерности – 0,154. Глубина озера в центральной части водоема по нашим наблюдениям в разные годы варьирует от 2,9 до 3,8 м. Зарастаемость озера высшей водной растительностью около 10%. Заросли тростника имеются вокруг острова и в заливе в юго-восточной части озера. Грунты представлены светло-серыми мягкими илами значительной мощности. В летний пе-

риод отмечается «цветение» цианобактерий. Озеро относится к карасевому типу, и является периодически заморным.

Вода оз. Алакуль солоноватая, очень жесткая, по водородному показателю, как правило, подщелочная хлоридного класса натриевой группы. В подледный период газовый режим водоема напряженный, но в последние годы заморных явлений зимой не наблюдалось. Для водоема характерны высокие значения перманганатной окисляемости и цветности. По большинству показателей качество воды в оз. Алакуль соответствует требованиям, предъявляемым к рыбохозяйственным водоемам. В отдельные годы наблюдается превышение ПДКр/х по содержанию ионов аммония и БПК₅. Повышение pH до щелочных значений наблюдается в периоды массового развития водорослей («цветения» воды). В целом многолетняя динамика минерализации и прозрачности воды в оз. Алакуль свидетельствует о том, что гидрохимический режим озера достаточно стабилен [Изиметова, 2019].

К настоящему времени сводный список зоопланктона оз. Алакуль насчитывает 36 таксонов из 3 отделов, 9 отрядов, 13 семейств и 20 родов. Наиболее многочисленны представители отдела Cladocera – 15 таксонов, наименее – представители отдела Rotatoria – 10 таксонов. По видовому разнообразию выделяются отряд *Anomopoda* (Sars, 1865) – 9 видов, семейство *Cyclopidae* (Dana, 1846) – 9 видов, роды *Brachionus* (Pallas, 1766) и *Daphnia* (O. F. Muller, 1785) – по 4 вида. Состав сообщества формируют обычные пресноводные формы, преимущественно виды-индикаторы β-мезосапробных условий, предпочитающие временные мелкие водоемы.

В разные годы структура сообщества и количественные характеристики зоопланктона различались (рисунок 1). Наибольшее видовое разнообразие зоопланктона (16 видов) отмечено в 2016 г. Минимальное число видов (5) выявлено в 2009, 2013 и 2019 гг.

Состояние сообщества зоопланктона в оз. Алакуль можно охарактеризовать как неустойчивое. Большинство видов относятся к редко и единично встречающимся. В разные годы для водоема характерны вспышки массового развития отдельных видов (таблица 1). Так до 2010 г. доминирующие позиции в ценологическом комплексе занимал вид *Daphnia longispina* (O. F. Muller, 1785), который затем полностью заменил *Cyclops vicinus* (Uljanin, 1875). В 2016 г. этот вид замещается *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888) и новым для озера видом *Daphnia galeata* (Sars, 1864). В 2020 г. в сообществе доминирует крупный, ценный в кормовом отношении (48,27% от общей биомассы) *Daphnia magna* (Straus, 1820), присутствующий до этого только в пробах 2011 г. В 2021 г. его место занимает *Moina brachiata* (Jurine, 1820), впервые отмеченная в озере в 2019 г. при средней биомассе 3,56 г/м³ (65,86% от общей биомассы) и численности 254,93 тыс. экз./м³.

Обычными для озера представителями зоопланктона являются *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel, 1885), *Cyclops vicinus* (Uljanin, 1875), *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848), *Daphnia longispina* (O.F. Muller, 1785), *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850). За весь период исследований встречаемость этих видов составляет больше 50%. В 2020 г. впервые в состав видового комплекса вошли такие виды как *Moina brachiata*, хищные ветвистоусые ракообразные *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) и *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860), коловратки *Heharthra mira* (Hudson, 1871), индикатор загрязненных вод, бета-мезосапроб, *Trichocerca (Diurella) similis* (Wierzejski, 1893) и *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879). Из них в 2021 г. обнаружена только *M. brachiata*, а также еще один новый, достаточно редкий для Уральского региона вид ветвистоусых ракообразных – *Diaphanosoma mongolianum* (Ueno, 1938), большинство известных местообитаний которого находятся в умеренной и субтропической зонах [Коровчинский, 2004] (рисунок 2).

Наибольшая плотность зоопланктона была отмечена в мае 2015 г., основу количественных показателей сообщества в это время формировал крупный планктонный хищник *Arctodiaptomus (Rh.) acutilobatus* (Sars, 1903). Его средняя по акватории биомасса достигала 6,13 г/м³ при численности 29,24 тыс. экз./м³ (рисунок 3А, Б). Этот же вид доминировал в озере в 2006 и 2007 гг., с 2016 г. в пробах не обнаружен.

По многолетним данным состав ценологического комплекса зоопланктона не отличается стабильностью (рисунок 3). В первое десятилетие исследований для сообщества характерны преимущественно черты копепоидного типа. С 2014 г. значительно увеличилась роль

Rotatoria. Доля ветвистоусых ракообразных в этот период варьирует от практически полного отсутствия (2011, 2012 и 2018 гг.) до 25,35% (2004 г.) от общей численности и до 57% от общей биомассы (2017 г.).

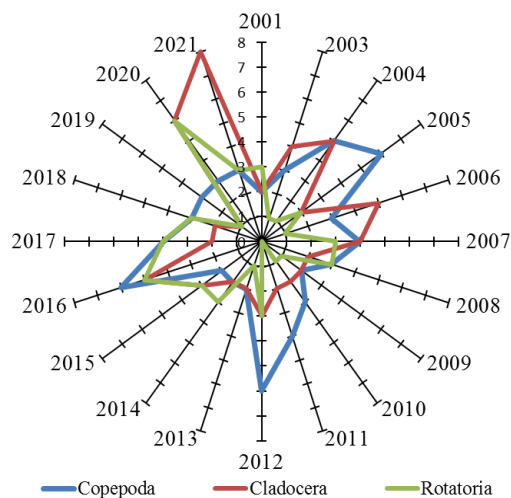


Рисунок 1 – Многолетняя динамика таксономической структуры зоопланктона оз. Алакуль



Рисунок 2 – Новый вид *D. mongolianum* в оз. Алакуль в 2021 г.

Таблица 1 – Доминантный состав зоопланктона озера Алакуль

Название таксона	Год																
	2001	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2016	2017	2018	2019	2020	2021
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)				+								+					
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> (Koelbel, 1885)										+				+	+		
<i>Arctodiaptomus acutilobatus</i> (Sars, 1903)					+	+											
<i>Cyclops vicinus</i> (Uljanin, 1875)						+		+	+	+	+						
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer, 1851)		+	+	+							+						
<i>Acanthocyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)										+							

<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+		+										+				+	+	
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Muller, 1785)						+	+	+	+										
<i>Daphnia galeata</i> (Sars, 1864)													+	+					
<i>Daphnia magna</i> (Straus, 1820)																		+	
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)																		+	+
<i>Asplanchna priodonta</i> (Gosse, 1850)																	+	+	

С 2020 г. частично меняется видовой состав доминирующего комплекса, в структуре сообщества снизились доли коловраток и веслоногих ракообразных, а ветвистоусые ракообразные в структуре численности и биомассы заняли ведущие позиции, достигнув максимума в 2021 г. (86,14 и 93,44%, соответственно). Подобные изменения свидетельствуют о повышении трофического статуса водоема, наиболее вероятной причиной которого является изменение климатических условий. В 2020-2021 гг. климатические характеристики вегетационных сезонов в Уральском регионе отличались повышенными температурами и увеличением продолжительности периода вегетации, что способствовало развитию зоопланктона в водоеме.

В связи с изменчивостью условий обитания гидробионтов (прежде всего, метеоусловий и водности) численность и биомасса зоопланктона в оз. Алакуль имеют широкий диапазон колебаний, в результате чего его биопродукционные характеристики изменяются от мало-кормного (биомасса зоопланктона в пределах 0,1-1,5 г/м³) до весьма высококормного (биомасса зоопланктона >5,1 г/м³) [Пидгайко и др., 1968].

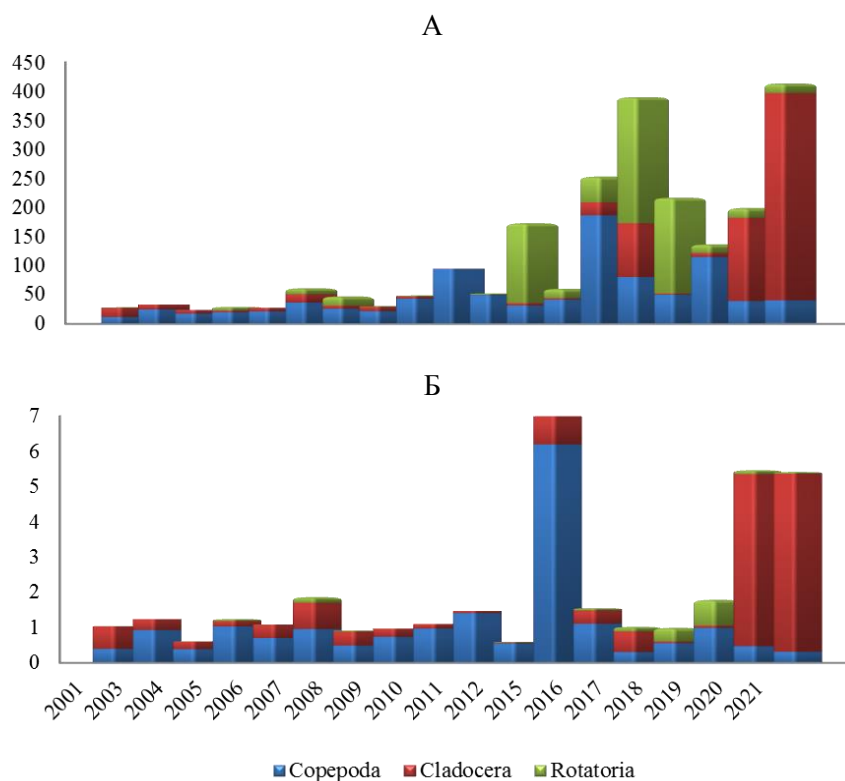


Рисунок 3 – Многолетняя динамика численности (А, тыс. экз./м³) и биомассы (Б, г/м³) зоопланктона в оз. Алакуль

Библиографические ссылки

Изиметова М. Ф. Качество воды рыбохозяйственных озер Курганской области // Озера Евразии: Проблемы и пути их решения. Матер. II Междунар. конф. Казань: АН Республики Татарстан, 2019. С. 98-103.

Коровчинский Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Товарищество науч. изданий КМК, 2004. 410 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 34 с.

Пидгайко М. Л., Александров В. И., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биопродукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Л.: ГосНИОРХ, 1968. Т. 67. С. 205-228.

Трифонов А. Е. Зоопланктон солоноватых озер Курганской области в 2009-2011 гг. // Биологические ресурсы водоемов Среднего и Южного Урала. Сб. науч. трудов Уральского НИИ водных биоресурсов и аквакультуры. Екатеринбург, 2013. Вып. 12. С. 112-121.

Черняева Л. Е., Черняев А. М., Еремеева М. Н. Гидрохимия озер (Урал и Приуралье). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 336 с.

УДК 597.08.591.3.574.52

Т. Н. Климова, А. А. Субботин, И. В. Вдодович, П. С. Подрезова
(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
tnklim@mail.ru

ИХТИОПЛАНКТОН ЧЕРНОГО МОРЯ У КРЫМСКОГО ПОЛУОСТРОВА И БЕРЕГОВ КАВКАЗА В СЕНТЯБРЕ-ОКТЯБРЕ 2020 г.

Представлены видовое разнообразие и пространственное распределение ихтиопланктона в шельфовых и глубоководных участках северной половины Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в связи с пролонгированием летнего гидрологического сезона на сентябрь и октябрь в 2020 г.

Ключевые слова: ихтиопланктон, разнообразие, численность, гидрологический режим, Черное море

Потепление климата, которое отмечается с начала 90-х годов прошлого века, оказало наиболее существенное влияние на экосистемы морей с ярко выраженной сезонностью, к каковым относится Черное море [Белокопытов, 2017; Auth, Daly, Brodeur, Fisher, 2018]. На фоне климатических изменений в термическом режиме и динамике вод в последние годы в Черном море были отмечены изменения в фенологии нереста как умеренноводных, так и тепловодных рыб [Климова, Субботин, Мельников и др., 2019; Klimova, Podrezova, 2018]. В работе проанализированы данные ихтиопланктонных исследований, полученных в 114 рейсе НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ» с 15 сентября по 8 октября 2020 г. в шельфовой зоне и глубоководных районах северной части Черного моря у Крымского полуострова и Кавказского побережья на 46 станциях, выполненных в режиме вертикальных ловов обратноконической сетью БР-80/113, ячея сита 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м². Весь ихтиопланктон определен до вида [Дехник, 1973]. Видовые названия даны по marinespecies.org/index.php. Для анализа гидрологического режима использовали экспедиционные данные вертикальных зондирований комплексом Indronaut Os 320 Plus, а также космические снимки температуры поверхности моря (ТПМ) за период с декабря 2019 г. по декабрь 2020 г. [Морской портал ..., дата обр. 2021].

Период исследований соответствовал летнему нерестовому сезону тепловодных рыб на фоне продолжающегося летнего гидрологического сезона (ЛГС) [Морской портал ..., дата обр. 2021]. Нетипичность сезонной изменчивости термической структуры верхнего слоя моря (ВСМ) в 2020 г. проявилась в позднем наступлении ЛГС на всей исследуемой акватории – прогрев моря до значений температур, благоприятных для начала нереста тепловодных видов рыб, а также в формировании верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) и сезонного термоклина (СТ) лишь к концу июня. Максимальные для ЛГС значения ТПМ (25-26°C) наблюдались с третьей декады июля до конца августа, а последующее медленное понижение ТПМ до 21-23°C продолжалось до третьей декады октября. На период исследований на всей акватории наблюдалось квазиоднородное распределение ТПМ от 22-24°C в водах, примыкающих к Крымскому полуострову до 23-25°C – у берегов Кавказа. Стабильный дневной радиационный прогрев ВСМ и слабое ветровое волнение в августе-сентябре обеспечило на период съемки толщину ВКС от 15-20 до 20-25 м.

В ихтиопланктоне идентифицировано 19 видов рыб (8 икры и 13 личинок) из 12 семейств. Тепловодные рыбы были представлены икрой и личинками 15 видов из 10 семейств, а умеренноводные – 4 видами из 3 семейств (таблица 1).

Средняя численность икры составляла 19,1, а личинок – 7,1 экз./м². Доминировали икра и личинки *E. encrasicolus*, чья доля в общей численности составляла 92,9 и 84,2% соответственно. Видовой состав и численность ихтиопланктона различались в зависимости от глубины моря в районе взятия проб и от района исследований (таблица 1, рисунок 1).

Таблица 1 – Таксономический состав ихтиопланктона в июне 2020 г.

<p><u>Ordo: Clupeiformes</u> Family: Engraulidae Genus: <i>Engraulis</i> <i>Engraulis encrasicolus</i> Linnaeus, 1758 Family: Clupeidae Genus: <i>Sprattus</i> <i>Sprattus sprattus</i> (Linnaeus, 1758) Genus: <i>Clupea</i> <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840) <u>Ordo: Gadiformes</u> Family: Gadidae Genus: <i>Merlangius</i> <i>Merlangius merlangus</i> Linnaeus, 1758 Genus: <i>Trisopterus</i> <i>Trisopterus luscus</i> Linnaeus, 1758 Family: Lotidae Genus: <i>Gaidropsarus</i> <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (Linnaeus, 1758) <u>Ordo: Syngnathiformes</u> Family: Syngnathidae Genus: <i>Syngnathus</i> <i>Syngnathus schmidti</i> Popov, 1927 <u>Ordo: Perciformes</u> Family: Serranidae Genus: <i>Serranus</i> <i>Serranus scriba</i> (Linnaeus, 1758) Family: Trachinidae Genus: <i>Trachinus</i> <i>Trachinus draco</i> Linnaeus, 1758</p>	<p><u>Ordo: Gobiiformes</u> Family: Gobiidae Genus: <i>Pomatoschistus</i> <i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810) <i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770) <i>Pomatoschistus pictus</i> Malm, 1865 Genus: <i>Knipowitschia</i> <i>Knipowitschia longicaudata</i> (Berg, 1916) <u>Ordo: Mugiliformes</u> Family: Mugilidae Genus: <i>Mugil</i> <i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758 Mugil sp. Genus: <i>Chelon</i> <i>Chelon saliens</i> (Risso, 1810) <u>Ordo: Carangiformes</u> Family: Carangidae Genus: <i>Trachurus</i> <i>Trachurus mediterraneus</i> (Staindachner, 1868) <u>Ordo: Eupercaria incertae sedis</u> Family: Sparidae Genus: <i>Boops</i> <i>Boops boops</i> (Linnaeus, 1758) <u>Ordo: Pleuronectiformes</u> Family: Soleidae Genus: <i>Pegusa</i> <i>Pegusa nasuta</i> (Pallas, 1814)</p>
---	---

На шельфе в ихтиопланктоне было отмечено 16 видов рыб, в т.ч. 7 видов икры и 10 видов личинок. Средняя численность икры составляла 23,4, а личинок – 7,2 экз./м². В глубоководных районах исследований были отмечены 8 видов рыб, в том числе 3 вида икры и 6 видов личинок, их средняя численность составляла 15,9 и 6,4 экз./м² соответственно. Домини-

рвала *E. encrasicolus*, ее икра составляла 87,2 на шельфе и 98,1% – в глубоководных участках, а личинки – 80,6 и 85,9% соответственно.

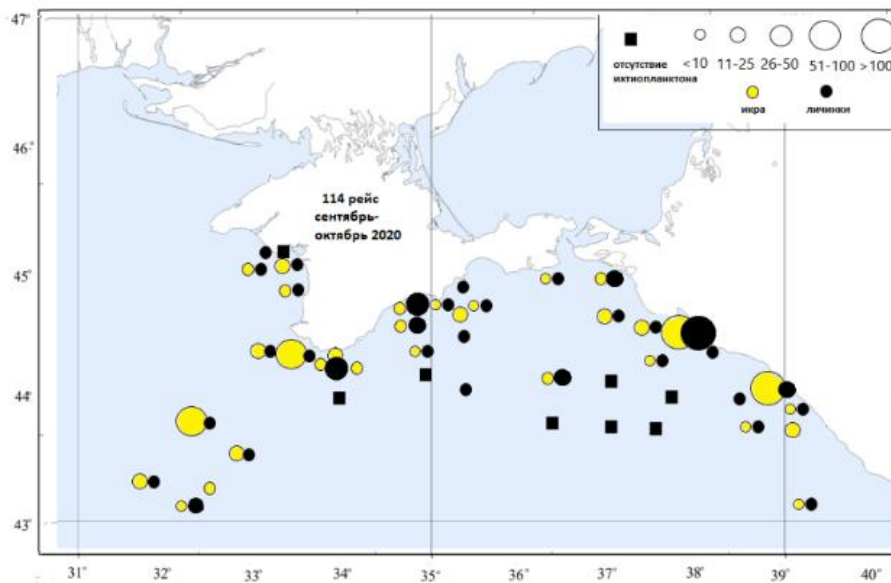


Рисунок 1 – Карта-схема распределения ихтиопланктона в сентябре-октябре 2020 г.

У берегов Крыма в ихтиопланктоне были отмечены 13 видов из 9 семейств (3 вида икры и 11 видов личинок). Средняя численность икры составляла 12,8, а личинок – 6,7 экз./м². В пробах доминировала тепловодная *E. encrasicolus*, доля ее икры составляла 92,2%, а личинок 82,1%. Максимальная численность икры (80 экз./м²) в сентябре обнаружена на глубоководной станции Векового разреза, а в октябре (18 экз./м²) – на шельфе Каламитского залива. Максимальная численность личинок (~30 экз./м²) как в сентябре, так и в октябре наблюдалась на шельфе Южного берега Крыма. Доля мертвой икры составляла около 50%. Икра умеренноводных *S. sprattus* и *M. merlangus* составляла 7,8%, а единственная личинка *T. luscus* была поймана у м. Меганом.

У берегов Кавказа в ихтиопланктоне были отмечены также 13 видов из 9 семейств (7 видов икры и 7 видов личинок). Средняя численность икры составляла 31 а личинок – 7,3 экз./м². В пробах доминировала *E. encrasicolus* (икра 92,9%, личинки 82,2%). Максимальная численность икры (290 экз./м²) наблюдалась на траверзе г. Туапсе, а личинок (118 экз./м²) – на траверзе г. Геленджика. Несмотря на более высокую численность икры *E. encrasicolus*, средняя численность личинок оказалась вполне сопоставимой с таковой в районе Крымского полуострова, что, вероятно, связано с высокой долей мертвой икры в пробах (70%). Нерест умеренноводных рыб (*S. sprattus*, *M. merlangus* и *G. mediterraneus*) был безрезультативным, доля их икры в сумме не превышала 5,2% (см. таблицу 1).

Видовой состав и численность ихтиопланктона в сентябре-октябре 2020 г. были нетипичны для данного периода исследований и соответствовали не осеннему гидрологическому сезону, а летнему [Климова, Вдодович, Аннинский, 2010; Климова, Субботин, Мельников и др., 2019; Klimova, Podrezova, 2018]. Их соответствие данным июля-августа 2019 г., полученными в период массового нереста теплолюбивых видов рыб иллюстрируют индексы разнообразия [Одум, 1986] (таблица 2).

Ихтиопланктонные исследования в сентябре-октябре 2020 г. проводились в тех же районах, что и в июле-августе 2019 г., когда ЛГС продолжался с июня по сентябрь включительно. Значения ТПМ на большей части акватории изменялись с 23-24°С в начале съемки до 25-26°С – в конце, а толщина ВКС к концу съемки составляла 20-25 м. Сходство термических условий в июле-августе 2019 и 2020 гг. позволяет рассматривать состояние ихтиопланктона в сентябре-октябре 2020 г. как логичное продолжение массового нереста тепловодных видов

рыб в конце ЛГС. Несмотря более низкую численность и количество видов в пробах в сентябре-октябре 2020 г. по сравнению с июлем-августом 2019 г., индексы разнообразия [Одум, 1986] оказались вполне сопоставимыми (таблица 2).

Таблица 2 – Индексы разнообразия ихтиопланктона в июле-августе 2019 гг. и сентябре-октябре 2020 г.

Индекс	Июль-август 2019 г.	Сентябрь-октябрь 2020 г.
Видового разнообразия	0,84	0,78
Видового богатства	13,78	12,74
Доминирования	0,76	0,82
Выровненности	0,17	0,18
Вид/Семейство	29/19	19/12
Температура поверхности моря	24,2°C	23,2°C

Обычно в сентябре-октябре *E. encrasicolus* завершает свой нерест. В сентябре икра немногочисленна, максимальная численность личинок не превышает 20 экз./м². В октябре икра в ихтиопланктоне отсутствует, а личинки единичны [Дехник, 1973]. Состояние ихтиопланктонного комплекса в сентябре-октябре 2020 г. соответствовало летнему нерестовому сезону, что подтверждается результатами исследований размерно-массовых характеристик 118 личинок *E. encrasicolus*, собранных на шельфе и в глубоководных районах исследований. Размерный состав личинок колебался от 1,5 до 10,0 мм. В наших сборах доминировали личинки на желточном типе питания длиной до 3,5 мм, их доля на шельфе составляла 62%, а в глубоководных районах исследований – 68%, в то время как доля личинок на внешнем типе питания не превышала 12 и 7% соответственно. Преобладание в ихтиопланктоне личинок младшей возрастной группы свидетельствовало о продолжении результативного нереста.

Пролонгирование летнего гидрологического сезона 2020 г. на сентябрь-октябрь с сохранением высоких значений температуры ВСМ, характерных для периода активного нереста тепловодных видов рыб, способствовало продолжению результативного нереста *E. encrasicolus*, икра и личинки которой доминировали в ихтиопланктоне. Максимальные значения численности в ихтиопланктоне соответствовали прибрежно-шельфовой зоне на фоне сезонного распределения температур поверхности моря на шельфе и в глубоководных районах моря с повышением ее значений с северо-запада (район Крымского полуострова) на восток (район Кавказа).

Работа выполнена по темам госзадания №121030100028-0 и №121030300149-0

Библиографические ссылки

Белокопытов В. Н. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря: Автореф. дис. ... д-ра геогр. наук : 25.00.28. Севастополь, 2017. 42 с.

Дехник Т. В. Ихтиопланктон Чёрного моря. Киев: Наукова думка, 1973. 234 с.

Климова Т. Н., Вдодович И. В., Аннинский Б. Е. Состояние ихтиопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Вопросы ихтиологии. 2010. Т. 50, №3. С. 349-355.

Климова Т. Н., Субботин А. А., Мельников В. В. и др. Пространственное распределение ихтиопланктона у Крымского полуострова в летний нерестовый сезон 2013 г. // Морской биологический журнал. 2019. Т. 4, №1. С. 63-80.

Морской портал. Архив данных по Черному морю. http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml (дата обращения 23.04.2021).

Одум Ю. Экология. Москва: Мир, 1986. Т. 2. 373 с.

Auth T. D., Daly E. A., Brodeur R. D., Fisher J. L. Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean // Glob Change Biol. 2018. 24: 259-272. DOI.org/10.1111/gcb.13872.

УДК 582.276 (28:470)

Л. Г. Корнева
(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;
korneva@ibiw.ru)

ДИНАМИКА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКСОТРОФНЫХ ФИТОФЛАГЕЛЛЯТ В КРУПНЫХ РАВНИННЫХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ БАССЕЙНА ВОЛГИ

Представлены сведения о динамике и пространственном распределении миксотрофных фитофлагеллят в водохранилищах волжского бассейна. Установлено постепенное увеличение их разнообразия и обилия, что рассматривается как симптом начального этапа гетеротрофной фазы планктонной сукцессии.

Ключевые слова: миксотрофные фитофлагелляты, водохранилища Волги

Миксотрофия у водорослей (гетеротрофия через фаготрофию и автотрофия) – распространенное явление в водных экосистемах в условиях светового лимитирования, недостатка или слабой доступности минеральных питательных веществ в воде [Ollrik, 1998]. В фитопланктоне морских, солоноватых и пресноводных экосистем к миксотрофии способны по меньшей мере восемь групп водорослей: криптофитовые, золотистые, динофитовые, эвгленовые, рафидофитовые, диктиоховые, примнезивые и прازیнофитовые. Их мобильность и толерантность к низкому уровню освещенности расширяют фотосинтетическую способность пелагического планктона в целом в пространстве и времени, а способность к фаготрофии обеспечивают более эффективный перенос энергии с меньшим отвлечением на детритный путь.

Задача данного исследования – оценить сезонную и многолетнюю динамику миксотрофных фитофлагеллят и их распределение по акваториям крупных водохранилищ волжского бассейна.

Водоохранилища Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское) и примыкающее к ним Шекснинское расположены в трех разных географических зонах и относятся к разряду крупных, очень крупных и крупнейших водохранилищ мира. Трансформация речного стока превратила Волгу в цепочку водоемов, соединенных единым стоком, характеризующихся замедленным водообменом, активным процессом аккумуляции и седиментации и обогащением минеральными и органическими веществами. Водоохранилища различаются по площади акватории (249-6450 км²), степени водообмена (0,8-20,9 раз в год), глубине (средняя глубина 3,4-10 м), морфометрии, генезису образующих котловин и характеру регулирования стока. Прозрачность воды и общая сумма ионов в водохранилищах увеличивается от Верхней к Нижней Волге, а цветность воды и количество взвешенного вещества снижаются в этом же направлении, что определяется географической зональностью [Корнева, 2005, 2015; Корнева и др., 2016, 2018б].

По биопродукционным характеристикам водохранилища относятся к мезо-эвтрофному типу [Корнева, Solovyova, 1998; Минеева, 2003]. Согласно последним исследованиям (2017-2018 гг.) по содержанию концентрации хлорофилла в воде в летний период Иваньковское, Угличское и Чебоксарское водохранилища характеризовались как эвтрофные, Саратовское и Волгоградское – как мезотрофные. Трофический статус остальных водохранилищ (Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского) – мезотрофно-эвтрофный [Mineeva et al., 2020].

Для анализа использованы данные экспедиций по волжским водохранилищам, проведенные в 1989-1992 гг. и 2015-2020 гг., по Шекснинскому водохранилищу в 1976-1977 гг. и 1994-1995 гг., а также сведения по фитопланктону Рыбинского водохранилища, полученные в 1953-2016 гг. Отбор проб, концентрация, консервация, определение численности и биомассы фитопланктона осуществлялись по одной методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика изучения биогеоценозов ..., 1975; Корнева, 2015].

Многолетние исследования фитопланктона (1950-2020) водохранилищ волжского бассейна показали, что, начиная с 1959 г., весной и летом к доминирующим комплексам фитопланктона Рыбинского водохранилища (Верхняя Волга) начали присоединяться криптофитовые водоросли. Их обилие заметно увеличилось в конце маловодной – начале многоводной фазы (1976-1977 гг.), совпадающей с началом увеличения стока р. Волги и подъема уровня Каспийского моря. В 1976 г. биомасса криптоноад достигала в отдельных случаях до 73% от общей средневегетационной, до 20% – в 1977 г., до 70% – в 2003 г. в фазу «чистой воды», а в 2008 г. – до 50-60% весной и летом на отдельных участках.

Криптомонады поэтапно завоевывали акватории остальных водохранилищ волжского бассейна. В начале 70-х годов XX века они отмечались среди доминирующих видов в старейшем высокотрофном Ивановском, в 80-е годы – в Чебоксарском и Куйбышевском, в 90-е годы – в Угличском, Шекснинском, Горьковском, Саратовском и Волгоградском. В 70-е годы они обычно встречались в небольшом количестве только весной, а в последующие – весной и летом. В настоящее время криптофитовые водоросли – один из основных структурообразующих компонентов фитопланктона всего каскада водохранилищ Волги [Корнева, 2015].

В отличие от криптофитовых золотистые водоросли не входят в состав доминирующих комплексов фитопланктона водохранилищ в безледный период. В ходе многолетних исследований установлена достоверная положительная статистическая связь видового богатства золотистых с морфометрическими показателями водохранилищ и количеством атмосферных осадков, а также их относительной биомассы (%) – с рН воды и концентрацией хлорофилла «а» [Корнева, Solovyeva, 2017]. Удельное богатство (число видов в пробе) золотистых в каскаде волжских водохранилищ снижалось в направлении от Верхней к Нижней Волге по мере снижения цветности и увеличения прозрачности воды в соответствии с географической зональностью. Выявлен положительный многолетний тренд в изменении удельного богатства и обилия золотистых в Рыбинском водохранилище и положительная связь этих показателей с температурой воды. Фитофлагелляты – обычный компонент литоральных сообществ водохранилищ [Корнева, 1983; Sakharova, Korneva, 2018]. Отмечено возрастание их обилия в устьях рек и зонах, подверженных влиянию промышленных стоков [Корнева и др., 2020].

В Ивановском и Угличском водохранилищах (Верхняя Волга) во втором десятилетии XXI века стало проследиваться также увеличение биомассы и динофитовых водорослей. Как и в 90-е годы эти верхневолжские водохранилища отличались наибольшей биомассой динофлагеллят [Корнева, 2015; Корнева и др., 2018б]. С 80-х годов в р. Волге и ее притоках отмечено появление и распространение нового инвазионного вида *Unruhadinium kevei* (Grigorszky et F. Vasas) Gottschling in Gottschling & al. 2017 (Syn.: *Peridiniopsis kevei* Grigorszky et Vasas) [Korneva et al., 2015; Воденеева и др., 2016]. В конце лета 2020 г. в Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Нижняя Волга) обнаружена новая для российских водоемов разновидность *Unruhadinium penardii* var. *robustum* [Zhang, Liu, Hu, 2011] Gottschling in Gottschling & al. 2017, впервые идентифицированная в водохранилище Манвань (провинция Юньнань, Китай) [Zhang et al., 2011].

Летом 2017 г. впервые в фитопланктоне Горьковского, Чебоксарского, Куйбышевского водохранилищ, реки Оки и на незарегулированной части Нижней Волги обнаружен представитель рафидофитовых водорослей *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing [Герасимов и др., 2018].

Современные климатические изменения, сопровождающиеся увеличением температуры воздуха, воды и атмосферных осадков в бассейне р. Волги, способствовали трансформа-

ции состояния и динамики биологических сообществ водохранилищ, характерной при увеличении трофии пресноводных экосистем [Корнева и др., 2018a]. Дальнейшее увеличение количества осадков и гумидизации климата на фоне положительного тренда бактериальной продукции, как показано на Рыбинском водохранилище [Копылов, Косолапов, 2008], повлечет дальнейший рост обилия и разнообразия миксотрофных фитофлагеллят. Подобное можно рассматривать как признак начального этапа гетеротрофной фазы планктонной сукцессии.

Библиографические ссылки

Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Охапкин А. Г. О развитии инвазийного вида *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) в среднем течении р. Керженец (Нижегородская область) // Труды ФГБУ «Государственный заповедник «Керженский». 2016. Т. 8. С. 68-75.

Герасимов Ю. В., Малин М. И., Соломатин Ю. И., Косолапов Д. Б., Лазарева В. И., Сабитова Р. З., Соколова Е. А., Перова С. Н., Пряничникова К. Г., Соколова А. С., Томилина И. И., Ложкина Р. А., Цветков А. И., Корнева Л. Г. Итоги комплексного исследования структуры и функционирования экосистем каскада волжских водохранилищ // Экспедиционные исследования на научно-исследовательских судах ФАНО России и архипелаге Шпицберген в 2017 г.: тезисы конференции «Итоги экспедиционных исследований на научных судах ФАНО России» (Москва, 21-22 февраля 2018 г.). Севастополь: ФГБУН МГИ, 2018. С. 178-187. http://mhi-ras.ru/assets/files/Sbornik_FANO_2018.pdf.

Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Современ. гуманитар. ун-т, 2008. 377 с.

Корнева Л. Г. Планктонные альгоценозы побережья Рыбинского водохранилища // Пресноводные гидробионты и их биология. Л.: Наука, 1983. С. 38-51.

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромск. печат. дом, 2015. 284 с.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: ОАО «Рыб Дом печати», 2005. С. 119-141.

Корнева Л. Г., Лазарева В. И., Минеева Н. М., Сигарева Л. Е., Соколова Е. А., Тимофеева Н. А., Митропольская И. В., Соловьева В. В. Состояние и динамика биологических сообществ Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Журнал Сибирского федерального ун-та, сер. Биология. 2018a. №1. С. 1-20.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Макарова О. С. Разнообразие и динамика планктонных альгоценозов водохранилищ Верхней и Средней Волги (Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское) в условиях эвтрофирования и изменения климата // Экология, морфология и систематика водных растений. Труды ИБВВ РАН, 2016. Вып. 76 (79). С. 35-46.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Макарова О. С. Экологическое состояние Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по фитопланктону // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: сб. матер. VII Всерос. конф. по водной экотоксикологии, посвященной памяти д.б.н., проф. Б. А. Флерова «Современные методы исследования и оценки качества вод, состояния водных организмов и экосистем в условиях антропогенной нагрузки» (16-19 сентября, 2020 г.). Ярославль: Филигрань, 2020. С. 95-97.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Макарова О. С., Гречухина Л. Г., Тарасова Н. Г. Распределение фитопланктона в волжских водохранилищах летом 2015 г. // Тр. ИБВВ РАН «Разнообразие, распределение и обилие гидробионтов в водохранилищах Волжского каскада». 2018б. Вып. 82 (85). С. 21-27.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Минеева Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Нижний Новгород, 2003. 42 с.

Соловьева В. В., Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона мелководий и пелагиали волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод. 2006. №4. С. 34-41.

Korneva L. G., Solovyeva V. V. Golden Algae (Chrysophyta) in Plankton of the Volga River Reservoirs: Taxonomic Structure, Dynamics of Diversity, and Abundance // Inland Water Biology. 2017. Vol. 10, №2. P. 168-175.

Korneva L. G., Solovyeva V. V., Sakharova E. G. On the Distribution of *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) in the Upper Volga Reservoirs // Inland Water Biology. 2015. Vol. 8, №4. P. 414-416.

Korneva L. G., Solovyova V. V. Spatial organization of phytoplankton in reservoir of Volga river // Int. Rev. Hydrobiology. 1998. Vol. 83. P. 163-166.

Mineeva N. M., Semadeny I. V., Makarova O. S. Chlorophyll Content and the Modern Trophic State of the Volga River Reservoirs (2017-2018) // Inland Water Biology. 2020. Vol. 13, №2. P. 327-330.

Olrik K. Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes // Hydrobiologia. 1998. Vol. 369/370. P. 329-338.

Sakharova E. G., Korneva L. G. Phytoplankton in the Littoral and Pelagial Zones of the Rybinsk Reservoir in Years with Different Temperature and Water-Level Regimes // Inland Water Biology. 2018. Vol. 11, №1. P. 6-12.

Zhang Q., Liu G. X., Hu Z.Y. Morphological differences and molecular phylogeny of freshwater blooming species, *Peridiniopsis* spp. (Dinophyceae) from China // Europ. J. Protistol. 2011. Vol. 47 (3). P. 149-160.

УДК 574.5

Н. М. Коровчинский

(Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)

nmkor@yandex.ru

О НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ РАЗВИТИЯ РОССИЙСКОЙ ЗООПЛАНКТНОЛОГИИ

Обобщены данные по исследованию зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Copepoda) континентальных водоемов России в XIX – начале XX века.

Ключевые слова: зоопланктон, Россия, континентальные водоемы, систематика, фаунистика, экология

Зоопланктонология занимается преимущественно всесторонним изучением мелких водных организмов, осуществляющих весь свой жизненный цикл или часть его в толще воды без связи с субстратом. Первые достоверные сведения о таких организмах, обитавших в пределах Российской Империи, можно найти в работах Фишера и Цаддаха [Fischer, 1850; Zaddach, 1855 и др.] по микроракообразным Cladocera и Copepoda (*Daphnia*, *Moina*, *Diaphanosoma*, *Bosmina*, *Polyphemus*, *Holopedium*, *Cyclops*) и Эйхвальда и Вейссе [Eichwald, 1844; Weisse, 1845 и др.] по коловраткам (Rotifera) окрестностей Санкт-Петербурга и Прибалтийского региона. К. Кесслер впервые описал несколько видов планктонных ракообразных Онежского озера, найденных в желудках рыб [Кесслер, 1868].

Последующие интенсивные исследования проводились на территории Московской губернии [Ульянин, 1874; Корчагин, 1887; Каврайский, 1888; Matile, 1890 и др.], Финляндии, Карелии и других регионов севера Европейской России [Nordqvist, 1888; Stenroos, 1897; Линко, 1898 и др.], в Киевской губернии и Юго-Западном крае [Совинский, 1888 и др.]. Первые данные по зоопланктону озер Средней Азии и Закавказья представили Ульянин, Брандт и Ришар [Ульянин, 1875; Brandt, 1879; Richard, 1895], Сибири – Гурни и Ришар [Guerne, Richard, 1891].

Первыми описанными зоопланктерами озера Байкал были представители эндемичного хищного вида *Macrohectopus branickii* Dybowski (Amphipoda) [Dybowski, 1874], затем – массового вида пелагиали этого озера *Epischura baikalensis* Sars (Copepoda, Calanoida) [Sars, 1900], первые данные о байкальских коловратках представлены Г. Яхонтовым [Яхонтов, 1904]. Зоопланктон Черного моря впервые начали изучать В. Ульянин и Н. А. Гребницкий, Азовского – Н. Пенго, А.А. Остроумов и С. А. Зернов, Каспийского – О. А. Гримм и Г. О. Сарс, Аральского – С.А. Зернов [Ульянин, 1871; Гребницкий, 1873; Пенго, 1880а; Остроумов, 1892; Зернов, 1901а, 1903; Гримм, 1877; Sars, 1897, 1902].

Все вышеуказанные исследования были посвящены исключительно выяснению таксономического, прежде всего видового, состава зоопланктонных сообществ. Первый в мире опыт количественного изучения речного планктона, его численности и пространственного распределения был осуществлён А. С. Скориковым [Скориков, 1897].

Экологическим изучением зоопланктона Глубокого озера (Московская губерния) и питанием рыб начали заниматься С. А. Зернов и Н. В. Семенов [Зернов, 1900; Семенов, 1897]. Но основной вклад в начальный этап экологического изучения озерного зоопланктона внесли исследователи, работавшие на водоемах Никольского рыбоводного завода и на других водоемах Новгородской губернии [Арнольд, 1900; Кучин, 1903; Скориков, 1904; Гейнеман, 1902 и др.], что в настоящее время почти забыто. Они проводили детальные круглогодичные исследования динамики численности и пространственного распределения зоопланктона, выяснения его роли в питании рыб.

Библиографические ссылки

Арнольд И. Н. О летнем и зимнем составе планктона некоторых водоёмов Валдайской возвышенности в связи с вопросом о питании рыб // Из Никольского рыб. завода. 1900. №3. С. 1-38.

Гейнеман Б. А. Пища некоторых видов рыб в различных возрастах // Из Никольского рыб. завода. 1908. №6. С. 39-59.

Гребницкий Н. А. Предварительное сообщение о сродстве фауны Черного моря // Зап. Новорос. общ. естеств. 1873. Т. 2. В. 2. С. 207-229.

Гримм О. А. Каспийское море и его фауна. Тетрадь 1 // Тр. С.-Пет. общ. естеств. Приложение: Тр. Арало-Касп. Экспедиции. 1877. Т. 2. С. 1-105.

Зернов С. А. О планктоне Глубокого озера за июнь и июль месяцы 1897 года // Раб. Гидробиол. ст. на Глубоком озере. 1900. Т. 1. С. 6-16.

Зернов С. А. Результаты зоологической экскурсии по Азовскому морю на п/х «Ледокол донских гирл» с 10 по 20 мая 1900. Выпуск 2. Планктон Азовского моря и его лиманов // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. Наук. 1901а. Т. 6. Вып. 4. С. 559-584.

Зернов С. А. О животном планктоне Аральского моря по материалам, собранным Л. С. Бергом в 1900 г. // Изв. Туркм. отдел. Имп. Русс. географ. об-ва. 1903. Т. 3. С. 1-38.

Каврайский Ф. К фауне озёр Рузского, Подольского и Московского уездов Московской губернии // Изв. ИОЛЕАЭ. 1888. Т. 54. С. 141-144.

Кесслер К. Материалы для познания Онежского озера и Обонежского края, преимущественно в зоологическом отношении. СПб.: Имп. Акад. Наук. 1868. 143 с.

Корчагин А. Фауна Московских окрестностей. 1. Ракообразные // Изв. ИОЛЕАЭ. 1887. Т. 52. В. 2. С. 1-32.

Кучин И. В. Планктонные исследования на оз. Ильмене летом и осенью 1902 г. // Из Никольского рыб. завода. 1903. №7. С. 14-42.

Линко А. К. Материалы для фауны Онежского озера // Тр. Имп. С.-Пет. общ. естеств. 1898. Т. 29. В. 1. С. 246-258.

Остроумов А. А. Отчет об участии в научной поездке по Азовскому морю на транспорте «Казбек» летом 1891 г. // Зап. Имп. Акад. Наук. Приложение №6. 1892. Т. 69. С. 1-19.

Пенго Н. О новом ракообразном из сем. Polyphemidae // Тр. Общ. испыт. прир. при Имп. Харьк. унив. 1880а. Т. 13. С. 9-20.

- Семенов Н. В. К вопросу о пище пресноводных рыб // Тр. Отдела ихтиол. Имп. Русского Общ. акклимат. животных и растений. 1897. Т. 2. С. 223-228.
- Скориков А. С. Материалы для изучения распределения беспозвоночных животных в реке Удах. Статистический материал 1896 г. // Тр. Имп. Харьковск. общ. испыт. природы. 1897. Т. 31. С. 39-48.
- Скориков А. С. К сведениям о планктоне оз. Пестова // Из Никольского рыб. завода. 1904. №9. С. 41-112.
- Совинский В. К. Очерк фауны пресноводных ракообразных окрестностей Киева и северной части Киевской губернии // Зап. Киевск. общ. естеств. 1888. Т. 9. С. 225-298.
- Ульянин В. Материалы для фауны Черного моря. Отчет о поездке к берегам Черного моря в летние месяцы 1868 и 1869 годов // Изв. ИОЛЕАЭ. 1871. Т. 9. С. 79-132.
- Ульянин В. Cladocera и Copepoda некоторых озёр средней полосы России // Изв. ИОЛЕАЭ. 1874. Т. 10. Вып. 2. С. 78-81.
- Ульянин В. Ракообразные (Crustacea). Путешествие в Туркестан А.П. Федченко // Изв. ИОЛЕАЭ. 1875. Т. 11. Вып. 6. С. 1-56.
- Яхонтов Г. Сообщение об экскурсии на оз. Байкал летом 1902 г. // Протоколы засед. Общ. естеств. при Казанском ун-те 1902-1903, Прилож. к проток. №212. 1904. С. 1-12.
- Brandt A. Von den armenischen Alpenseen // Zool. Anz. Bd. 1879. 2: 522-527.
- Dybowsky B. Beitrage zur naherer Kenntniss de rim Baikalsee vorkommenden niederen Krebse aus der Gruppe der Gammariden // Horae Soc. Ent. Rossica. Sr. Peterb. Bd. 1874. 10. 188 p.
- Eichwald E. Beitrag zur Infusorienkunde Russlands. II. Raederthiere (Rotatoria) // Bull. Soc. Imp. Natural. Moscou. 1844. Т. 17/2. P. 653-706.
- Fischer S. Ergänzungen, Berichtigungen und Fortsetzung zu der Abhandlung über die in der Umgebung von St. Petersburg vorcommenden Crustaceen aus der Ordnung der Branchiopoden und Entomostraceen. // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersb. 1850. Т. 7. P. 1-14.
- Guerne J., Richard J. Entomostraces recuellis par M. Charles Rabot en Russie et en Sibirie (Gouvernements de Kasan, de Perm, de Vologda et de Tobolsk) // Bull. soc. zool. France. 1891. Vol. 16. P. 232-236.
- Matile P. Die Cladoceren der Umgegend von Moskau // Bull. Soc. Impér. Natur. Moscou/ 1890. №1. P. 104-169.
- Nordqvist O. Bidrag till Kannedomen om Ladogasjos crustacefauna // Medd. Soc. Fauna. Flora Fenn. Bd. 1888. 14: 116-142.
- Richard J. Cladoceres et Copepodes recueillis par M. Kavraisky pres de Tiflis et dans le lac Goktsha // Bull. Soc. Zool. France. 1895. Vol. 20. P. 91-92.
- Sars G. O. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. Наук. 1897. Т. 2. С. 1-73.
- Sars G. O. On *Epischura baikalensis*, a new Calanoids from Baikal Lake // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. Наук. 1900. Т. 5. С. 226-237.
- Sars G. O. On the Polyphemidae of the Caspian Sea // Ежег. Зоол. музея Имп. Акад. наук. 1902. Т. 7. С. 31-54.
- Stenroos K. E. Zur Kenntnis der Crustaceen-Fauna von Russisch-Karelien. Cladocera, Calanidae // Acta Soc. Fauna Flora Fenn. 1897. Vol. 15, №2. P. 1-72.
- Weisse J. F. Beschreibung einiger neuer Infusorien, welche in stehenden Wässern bei St. Petersburg vorkommen // Bull. Classe Physico-Math. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. 1845. Vol. 4. P. 138-143.
- Zaddach E. G. *Holopedium gibberum*, ein neues Crustaceum aus der Familie der Branchiopoden // Arch. Naturgesch. Jahr. 1855. 21 (1): 159-188.

П. В. Кулизин, Е. Л. Воденеева, А. Г. Охапкин
(Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
KulizinPavel@yandex.ru

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА РЕКИ ВЕТЛУГИ (БАССЕЙН ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА) В ЛЕТНЮЮ МЕЖЕНЬ 2018-2019 гг.

В статье приведены сведения о составе, структуре и динамике фитопланктона крупной равнинной реки в пространственном аспекте. Альгофлора характеризовалась как диатомово-зеленая со значительным участием охрофитовых водорослей. Показано возрастание структурных показателей от верховья реки к устью.

Ключевые слова: фитопланктон, альгоценозы, пространственное распределение, Ветлуга, Чебоксарское водохранилище

Река Ветлуга является крупным Левобережным притоком Чебоксарского водохранилища (длина 889 км, площадь водосбора 39400 км²), протекающим по территории Кировской, Костромской, Нижегородской областей и республики Марий Эл. Водосбор данного водотока характеризуется как залесенный (лесами занято до 70% площади водосбора) и заболоченный (до 1%), что заметно отражается на гидрохимических показателях воды. Первые сведения о видовом составе и некоторых структурных характеристиках фитопланктона р. Ветлуги датируются серединой 60-х годов XX века [Охапкин, 1997], однако более подробные исследования начаты с начала 2008 г., в основном путем стационарных наблюдений [Кулизин и др., 2021], а в 2018-2019 гг. в виде маршрутных съемок. Цель работы: выявление закономерностей формирования таксономической и ценотической структуры фитопланктона р. Ветлуги в пространственном аспекте. Материалом для исследования послужили результаты полевых наблюдений, выполненных авторами в 2018-2019 гг. на 15 станциях, расположенных по продольному профилю р. Ветлуги. Отбор проб осуществлялся в сжатые сроки (27.07.2018-29.07.2018 и 10.08.2019-11.08.2019) от истока к устью, что позволило изучить пространственную структуру фитопланктона, особенности формирования ее «континуума» минимизируя влияние сезонной сукцессии. Пробы отбирались из поверхностного горизонта воды (0-0,3 м) в основном русле реки и в устьевом участке. Отбор и обработка материала осуществлялась согласно принятым в гидробиологии методам [Методика изучения биоценозов ..., 1975].

В период исследования в фитопланктоне реки зарегистрировано 268 видов водорослей (281 таксон рангом ниже рода, включая номенклатурный тип вида) из 8 отделов, 14 классов, 34 порядков, 122 родов, при общем видовом богатстве 488 видов (543 в.в.т.) [Кулизин и др., 2021]. По видовому богатству преобладают представители отдела *Bacillariophyta* (40,7% от общего числа видов), *Chlorophyta* (37,3%), *Ochrophyta* (9,3%) с незначительной долей *Euglenozoa* (3,7%). На долю других отделов приходится менее 10%. Основу выявленного сводного списка на 87,3% составляют диатомовые, зеленые и охрофитовые водоросли. Кластерный анализ по структурным характеристикам фитопланктона (число видов, численность, биомасса) позволил выделить несколько участков, соответствующим верхнему, среднему течению реки и устью, каждый из которых имел свои особенности. В зависимости от условий, формирующихся на разных по течению реки станциях, наблюдается смена доминантов от характерных для рек левобережья *Melosira varians* C. Agardh, пеннатных диатомей (виды родов *Navicula*, *Nitzschia*, *Surirella*) с участием харофитовых водорослей (*Cosmarium punctulatum* Brébisson var. *punctulatum*) [Воденеева, 2006а, 2006б; Кулизин и др., 2021] до *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.) E. Y. Haw., *A. granulata* (Ehrenb.) Simonsen, являющихся типичными доминантами волжских вод [Охапкин, 1997; Корнева, 2015]. Число видов водорос-

лей на разных станциях варьировало от 52 (в устьевом участке, станция 15) до 84 (станция 11) при удельном видовом богатстве $55,5 \pm 2,68$ в 2018 г. и $44,4 \pm 1,6$ в 2019 г. и в целом имело тенденцию к возрастанию от верхнего участка реки к среднему и снижалось в устье. Показатели количественного развития фитопланктона характеризовались формированием 3-4 вершинной кривой. Численность фитопланктона варьировала от 3,92 до 24,74 млн кл./л в 2018 г. и от 0,78 до 15,35 млн кл./л в 2019 г., а биомасса – от 0,87 до 6,83 г/м³ в 2018 г. и от 1,08 до 2,03 г/м³ в 2019 г. в основном за счет развития диатомовых и зеленых водорослей. В верхнем течении реки по числу видов преобладали зеленые (46,3% от общего числа видов), диатомовые (32,9%) со значительной долей охрофитовых водорослей (10,9%). Беден состав криптофитовых (3,6%), синезеленых (3%) и динофитовых (1,2%) водорослей.

Количественные показатели развития фитопланктона в верховьях реки (ст. 1-4) достигли 15,28 млн кл./л и 6,12 г/м³ (в 2018 г.), 1,21 млн кл./л и 1,08 г/м³ (в 2019 г.). По численности основу фитопланктона в разные годы составляли зеленые (до 85,6% общей численности) и диатомовые (до 38,6%) водоросли. В планктоне отмечено доминирование планктонных и бентосных видов диатомей (*Iconella capronii* (Brébisson & Kitton) Ruck & Nakov, *Cyclotella meneghiniana* Kützing, *Melosira varians*, *Ulnaria ulna* (Nitzsch) Compère, *Navicula radiosa* Kützing, *Nitzschia vermicularis* (Kützing) Hantzsch), при развитии в 2018 г. харофитовых (*Cosmarium punctulatum* var. *punctulatum*), зеленых (*Chlamydomonas* spp.) и динофитовых (*Gymnodinium* sp.) групп водорослей. В среднем течении реки по числу видов преобладали зеленые (54,7%) и диатомовые (22,6%) водоросли. В отличие от вышележащего участка здесь более разнообразно представлены охрофитовые (15,4%), синезеленые (6,4%) и динофитовые (3,8%) группы. Уровень количественного развития в среднем течении реки ниже, чем в верховье в 2018 г. (до 3,15 г/м³ и 24,74 млн кл./л) и выше в 2019 г. (до 2,39 г/м³ и 6,38 млн кл./л). Доминирующими группами по численности выступали мелкоклеточные группы синезеленых (до 41,1%), зеленые (до 39,9%) и диатомовые (до 22,9%) водоросли в 2018 г., диатомовые (до 38,6%) и зеленые (до 31,4%) в 2019 г. По биомассе доминировали *Bacillariophyta* (до 65,1%) и *Chlorophyta* (до 41,5%). В планктоне состав структурообразующих видов значительно расширился за счет развития центрических – *Melosira varians*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata* и пеннатных (*Asterionella formosa*, *Ulnaria ulna*, *Navicula radiosa*, *Surirella* sp., *Plagiotropis lepidoptera* (W. Gregory) Kuntze) диатомей, зеленых (*Coelastrum astroideum* De Notaris, *Pandorina morum* (O. F. Müller) Bory, *Chlamydomonas* sp.), харофитовых (*Cosmarium* sp.) и в отдельные годы (2018 г.) золотистых (*Dinobryon divergens* O. E. Imhof, *D. elegans* Reverdin) водорослей. В устьевом участке (ст. 15) заметно возрастает обилие синезеленых водорослей (до 15,4%). Беден состав охрофитовых (до 9,7%), криптофит (до 5,8%) и динофитовых (до 5,6%) водорослей. Из *Euglenozoa* в планктоне отмечены только 3 вида. Значения количественного развития фитопланктона низовьев р. Ветлуги выше, чем в среднем течении – до 19,84 млн кл./л и до 6,83 г/м³ в 2018 г.; до 15,35 млн кл./л и до 3,18 г/м³ в 2019 г. По численности на данном участке господствуют представители отдела *Chlorophyta* (до 61,1%), по биомассе – *Bacillariophyta* (до 81,5%). В составе нижнего течения комплекс доминирующих видов был схож с вышележащим участком реки и представлен диатомовыми (*Cyclotella meneghiniana*, *Aulacoseira subarctica*, *A. granulata*, *Navicula radiosa*, *Ulnaria acus* (Kützing) Aboal, *Tabellaria* sp.), динофитовыми (*Unruhadinium kevei* (Grigorszky & F. Vasas) Gottschling) и синезелеными (*Dolichospermum spiroides* (Klebhan) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing) водорослями. На станции 15, расположенной в зоне слияния ветлужских и волжских вод, отмечено иное соотношение доминирующих групп водорослей. По численности преобладали синезеленые водоросли (до 78,2%), при господстве по биомассе диатомей (до 61,1%). Значения индексов видового разнообразия Шеннона-Уивера, рассчитанные по численности (HN) и биомассе (HB) фитопланктона, варьировали в пределах от 2,77 до 4,91 (HN), от 1,92 до 4,85 (HB) в 2018 г. и от 3,23 до 4,48 (HN), от 3,02 до 4,34 (HB) в 2019 г. Средние значения индексов в период исследования составляли $4,18 \pm 0,14$ (HN) и $3,09 \pm 0,19$ (HB) в 2018 г. и $4,15 \pm 0,07$ (HN) и $3,98 \pm 0,10$ (HB) в 2019 г. Изменения индексов Шеннона-Уивера от верховья к устью были относительно синхронными (ко-

эффицент корреляции (r) между HN и HB составлял 0,44 в 2018 г. и 0,48 в 2019 г.). Данные значения коэффициента корреляции показывают почти равное соотношение вклада численности и биомассы одного и того же таксона в общие показатели обилия. Средний за период исследования индекс Шеннона-Уивера был высоким за счет смены доминантных форм по руслу реки, что показывает формирование в реке сбалансированных и богатых в видовом отношении сообществ. Значения индексов сапробности в разные годы, рассчитанных по численности (SN) и биомассе (SB) фитопланктона варьировали незначительно от 1,84 до 2,14 ($1,99 \pm 0,04$) и от 1,78 до 2,32 ($1,98 \pm 0,04$) соответственно, соответствуя на всем протяжении реки уровню умеренно загрязненных вод (β -мезосапробная зона).

Работа выполнена в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритет 2030» (проект №Н-477-99_2021-2023)

Библиографические ссылки

Воденеева Е. Л. Состав и структура фитопланктона гумозно-ацидных водоемов (на примере водных объектов заповедника «Керженский»): Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. Нижний Новгород, 2006а. 165 с.

Воденеева Е. Л. Динамика биомассы и доминирующие виды фитопланктона в водных объектах заповедника «Керженский» // Тр. ГПБЗ «Керженский». Нижний Новгород, 2006б. Т. 3. С. 46-57.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и её притоков): Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 280 с.

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

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Под. ред. А. И. Копылова. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 248 с.

Методика изучения биоценозов внутренних водоёмов. М., 1975. 240 с.

УДК 581.526.325:574.52+621.311.25 (261.243)

Е. К. Ланге

*(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
evlange@gmail.com*

ВЛИЯНИЕ ТЕПЛООВОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПОКАЗАТЕЛИ ФИТОПЛАНКТОНА В ЗОНЕ ЛАЭС В КОПОРСКОЙ ГУБЕ (ФИНСКИЙ ЗАЛИВ, БАЛТИЙСКОЕ МОРЕ)

Приведены данные о структуре доминантного комплекса и количественных показателей фитопланктона в зоне ЛАЭС в Копорской губе в июне-сентябре 2019 г., которые были аналогичны таковым в районах восточной части Финского залива с соленостью ниже 3-4‰. Сравнение структурно-функциональных характеристик фитопланктона природных вод (подводящий канал) и трансформированных после прохождения в системе охлаждения ЛАЭС (отводной канал) показало, что после прохождения через систему охлаждения электростанции состав доминантного комплекса микроводорослей заметно менялся (коэффициент сходства 0,65), достоверных различий в количественных показателях фитопланктона не отмечено.

Ключевые слова: тепловое загрязнение, фитопланктон, Ленинградская атомная электростанция (ЛАЭС), Копорская губа, Финский залив

Реакция фитопланктонного сообщества на тепловое загрязнение может выражаться в удлинении сроков вегетационного сезона, в изменении таксономического разнообразия, структуры доминантного состава и продукционных показателей, способности к самоочищению в зоне влияния сбросных вод, что, в свою очередь, во многом определяет функционирование всей водной экосистемы водоема-охладителя [Лунева, 2014; Бегун, Масленников, 2021]. Цель данной работы – оценить состояние фитопланктона в зоне возможного влияния ЛАЭС в Копорской губе в 2019 г.

В июне-сентябре 2019 г. исследование фитопланктона в Копорской губе проведено в двух локациях – в подводящем канале ЛАЭС-1 и в отводном канале ЛАЭС-2. Отбор проб фитопланктона и дальнейший их анализ проводился в соответствии с методиками, принятыми в Роскомгидромете, и с рекомендациями HELCOM [Руководство по гидробиологическому мониторингу ..., 1992; HELCOM, 1988]. Воды в поверхностном слое в подводящем канале характеризовались естественным температурным режимом – 11,2-20,4°C, в отводном канале величина температуры была выше – 20,0-27,2°C, превышающей естественные значения примерно на 7°C. Соленосный режим на обоих участках был сходным, величина солености в период исследования варьировала в пределах 2,3-3,6‰.

Всего в зоне исследования в Копорской губе в фитопланктоне встречено 94 таксона микроводорослей из 8 систематических групп. Преобладали пресноводные виды и индифферентны, наряду с которыми отмечены солоноватоводные и морские формы. Таксономическое разнообразие фитопланктоценозов (α -разнообразие) сравниваемых участков Копорской губы вблизи ЛАЭС варьировало от 10 (июнь) до 37 (август), в среднем – 23 ± 3 таксона/проба. На фоне сезонных изменений температуры в подводящем канале отмечено увеличение α -разнообразия фитопланктона в августе в среднем в 2 раза при температуре выше 18°C. При прогреве воды отмечено скачкообразное увеличение числа таксонов цианобактерий с 4 в июне-июле до 17 таксонов в августе. В отводном канале в течение всего периода температура воды соответствовала летнему сезону (не ниже 20°C). В то же время, максимум α -разнообразия фитопланктона (33 таксона) за счет вклада цианобактерий (16 таксонов) был отмечен только в августе, когда в фитопланктоне губы появилось большее число теплолюбивых видов. Возможно, в остальные сроки вегетацию летних форм альгофлоры лимитировали биогенные элементы.

Естественные сезонные изменения структуры доминантного комплекса и биомассы фитопланктона без техногенной трансформации после использования природной воды в охлаждающей системе ЛАЭС прослеживаются в подводящем канале. Сравнение доминантов за четыре одинаковых даты отбора проб в подводящем (11) и отводном каналах (13 таксонов), обнаружило 8 общих. Величина коэффициента видового сходства Серенсена (K_S) составила 0,67, что указывало на изменение структуры доминантного комплекса при прохождении через систему охлаждения ЛАЭС. За весь период исследования в 2019 г. доминанты фитопланктона в сравниваемых каналах имели сходство того же уровня: $K_S=0,65$.

В середине июня при температуре воды в фитопланктоне в массе вегетировал и доминировал характерный для весеннего фитопланктона Копорской губы и ряда других районов восточной части Финского залива вид диатомовых [Макарова, 1997] – *Diatoma tenuis*. Другим доминантом в эти же сроки стала гетеротрофная морская динофлагеллята – *Oblea rotunda*, отмеченная среди руководящих видов в Нарвском заливе в июне 2018 г.

Из цианобактерий в числе доминантов в разные сроки оказались нитчатые потенциально токсичные виды: *Aphanizomenon flosaquae* (максимум 0,33 г/м³) и *Planktothrix agardhii* (1,04 г/м³), а также токсичная *Nodularia spumigena* (0,11 г/м³). Это, например, согласуется с данными состояния позднелетнего фитопланктона восточной части Финского залива, полученными в ходе комплексных исследований РГГУ (Санкт-Петербург) в 2002-2015 гг. [Ланге и др., 2016]. В эти годы развитие характерных для Балтийского моря азотфиксирующих видов этой группы (*Aphanizomenon*, *Nodularia*, *Dolichospermum*) [Finni et al., 2001] не было массовым, в среднем по районам их суммарная биомасса варьировала по годам от 0,01 до 0,95 г/м³. Во всех исследованных районах залива чаще других превалировал *Aph. flosaquae* с

наибольшей биомассой до $0,31 \pm 0,05$ г/м³. Во внешнем глубоководном районе в отдельные годы в числе доминантов оказывались *Nodularia* и *Dolichospermum*. Кроме того, в мелководном и внутреннем глубоководном районе периодически доминировала *P. agardhii*, распространение которой в Финском заливе ограничено соленостью 3,5-4 ‰ [Макарова, 1997; Трифонова, 2006; Никулина, 2008; Koponen, 1992]. Наименьшие значения максимальной биомассы этого вида (не более 0,3 г/м³) отмечены в годы значительного осолонения вод [Ланге и др., 2016].

К характерным доминантам позднелетнего и осеннего фитопланктона восточной части Финского залива относились и другие виды, вошедшие в число лидеров в зоне ЛАЭС: зеленые *Mougeotia* spp. и *Pyramimonas* spp., желтозеленая *Tribonema affine*, диатомеи *Actinocyclus octonarius*, *Cylindrotheca closterium*, *Diatoma tenuis*, виды рода *Skeletonema*, разноразмерные криптомонады. Ставшие доминантами в зоне ЛАЭС в 2019 г. крупноклеточные диатомеи (*Melosira moniliformis*, *Gyrosigma attenuatum*) и *Diatoma vulgaris* относятся к условно планктонным видам, и попадают в толщу воды из фитобентоса. На обогащение фитопланктона бентосными диатомовыми из водозаборного тоннеля в системе охлаждения теплоэлектростанции указано и в работе [Бегун, Масленников, 2021]. Следует отметить среди доминантов в подводном канале в середине августа динофлагелляту *Jadwigia hiemalis* (\equiv *Woloszynskia hiemalis*), вероятно попадающую в Копорскую губу со стоком рек. Так, в июле 2014-2015 гг. этот вид в массе вегетировал в фитопланктоне (биомасса до 8 г/м³) в нескольких водоемах и водотоках водосборного бассейна Копорской губы: оз. Калищенское и пр. Коваши, Систа.

Основу биомассы фитопланктона на обоих участках во все сроки, кроме середины июня и третьей декады июля обеспечивали цианобактерии (18-74% общего показателя). Диатомовые доминировали также во все даты отбора проб, за исключением третьей декады сентября. Зеленые превалировали в фитопланктоне в июле-августе, желтозеленые – в начале июля, динофитовые – в середине июня и августа, криптофитовые – в конце июня-начале июля. Экстремумы величины биомассы фитопланктона в подводном канале различались в 73 раза, в отводном со слабо меняющимся температурным режимом – в 7 раз (таблица 1).

Таблица 1 – Описательная статистика биомассы (г/м³) фитопланктона в зоне ЛАЭС в Копорской губе в июне-сентябре 2019 г.

Канал	n	Среднее \pm SE	Минимум	Максимум
Подводящий	7	1,70 \pm 0,70	0,07	4,79
Отводной	5	0,69 \pm 0,21	0,19	1,32
Всего	12	1,28 \pm 0,43	0,07	4,79

В трех из четырех случаев параллельного отбора проб на двух сравниваемых станциях биомасса фитопланктона имела сходную величину, только в середине августа в подводном канале она была выше в 3 раза. Максимум биомассы фитопланктона более 4 г/м³ зафиксирован в подводном канале в июне и августе. Ранее превышение биомассы фитопланктона на порядок отмечалось в зоне влияния сбросных теплых вод ЛАЭС, но достоверность различий фиксировалась только в отдельные даты, поэтому, влияния на ход сезонной сукцессии в целом не наблюдалось [Никулина, Порхачева, 1980; Погребов и др., 1984].

В целом в июне-сентябре 2019 г. в зоне ЛАЭС величина биомассы фитопланктона была характерна для данного района Финского залива и не выходил за пределы многолетних колебаний [Макарова, 1997; Лаврентьева и др., 1999; Басова и др., 1999; Терешенкова, 2006; Basova, Lange, 1998].

Таким образом, при прохождении природной воды в системе охлаждения ЛАЭС происходило изменение структуры доминантного комплекса микроводорослей, но достоверных различий в количественных показателях фитопланктона в подводном и отводном каналах не наблюдалось.

Автор выражает глубокую признательность за собранный материал д.б.н. М.И. Орловой. Анализ полученных данных проведен по теме госзадания ИО РАН №FMWE-2021-0007

Библиографические ссылки

Басова С. Л., Ланге Е. К., Ковалева В. В. Характеристика Невской губы и мелководного района восточной части Финского залива по гидробиологическим показателям // Охрана окружающей среды, природопользование и обеспечение экологической безопасности в Санкт-Петербурге в 1998 году: Обзор / Под ред. А. С. Баева, Н. Д. Сорокина. СПб.: Сезам, 1999. С. 202-210.

Бегун А. А., Масленников С. И. Влияние технической экосистемы электростанции (г. Владивосток) на фитопланктон Японского моря // Водные ресурсы. 2021. Т. 48, №3. С. 297-306.

Лаврентьева Г. М., Мещерякова С. В., Мицкевич О. И., Огородникова В. А., Суслопарова О. Н., Терешенкова Т. В. Гидробиологическая характеристика Выборгского залива, пролива Бьеркезунд, бухты Батарейной и Лужской губы (восточная часть Финского залива) // Финский залив в условиях антропогенного воздействия. СПб.: НИИХ СПбГУ, 1999. С. 211-256.

Ланге Е. К., Еремина Т. Р., Ершова А. А., Исаев А. В. Влияние термогалинного режима на структуру позднелетнего фитопланктона восточной части Финского залива Балтийского моря // Сб. матер. Всероссийской науч.-практич. конф. с международным участием «Морские биологические исследования: достижения и перспективы» (19-24 сентября 2016 г.). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 2. С. 335-338.

Лунова Е. В. Оценка влияния атомных электростанций России на экосистемы водоемов-охладителей // Известия КГТУ. 2014. №34. С. 20-33.

Макарова С. В. Видовой состав и количественные характеристики фитопланктона // Проблемы исследования и математического моделирования экосистемы Балтийского моря. Вып. 5. Экосистемные модели. Оценка современного состояния Финского залива. Ч. 2 Гидрометеорологические, гидрохимические, гидробиологические, геологические условия и динамика вод Финского залива. СПб.: Гидрометеиздат, 1997. С. 354-365.

Никулина В. Н. Фитопланктон эстуария реки Невы // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / Под ред. А. Ф. Алимова, С. М. Голубева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 76-95.

Никулина В. Н., Порхачева Н. А. Фитопланктон Копорской губы Финского залива в зоне сброса подогретых вод // Трофические связи пресноводных беспозвоночных. Л., 1980. С. 134-146.

Погребов В. Б., Рябова В. Н., Громова Г. В., Лутова Е. В. Планктонные организмы как биологические индикаторы нарушений температурных характеристик водной среды (на примере планктона прибрежной зоны Финского залива) / Биол. индикация в антропоэкологии. Матер. 2 Всесоюзн. совещ. по космической антропоэкологии. Л.: Наука, 1984. С. 126-132.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Терешенкова Т. В. Сравнительная характеристика летнего фитопланктона Выборгского залива, Лужской и Копорской губ, пролива Бьеркезунд и Мелководного района восточной части Финского залива // Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 2006. Т. 1. Вып. 331. С. 37-85.

Шилин М. Б., Коузов С. А., Ланге Е. К., Литвинчук Л. Ф., Лукьянов С. В., Максимов А. А. Результаты комплексных экспедиционных исследований на акватории создаваемого государственного природного заповедника «Ингерманландский» // Ученые записки РГГМУ. 2013. №35. С. 7-30.

Basova S. L., Lange E. K. Trends in late summer phytoplankton in the Neva Bay and eastern Gulf of Finland from 1978 to 1990 // Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica. 1998. Vol.

74 (1). P. 1-14.

Finni T., Kononen K., Olsonen R., Wallström K. The history of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea // *Ambio*. 2001. Vol. 30, №4-5. P. 172-178.

HELCOM. Baltic Marine Environmental Protection Commission – Helsinki Commission. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the third stage; Part D. Biological Determinands. 1988. 27 D. 161 p.

Kononen K. Dynamics of the toxic cyanobacterial blooms in the Baltic Sea // *Finnish Marine Research*. 1992. Vol. 261. P. 1-36.

УДК 591.524.12

В. В. Лидванов, О. Ю. Краснобородько
(Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия)
slavalidvanov@mail.ru

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ЭКОСИСТЕМЕ КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА ПОД ВЛИЯНИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Ключевые слова: зоопланктон, экосистема Канарского апвеллинга, структура, распределение, абиотические факторы

Материалом для исследования послужили 217 проб мезозоопланктона, собранных зимой 1994/95 г., летом 2007 г., осенью 2007 г. и осенью 2019 г. по стандартной сетке станций вдоль побережья Марокко. Сбор, камеральная обработка и статистический анализ полученных данных выполнены согласно стандартным методикам [Лидванов и др., 2018]. Зависимость характера распределения обилия и структуры зоопланктона от абиотических факторов выявлена с использованием метода множественной или парной ранговой корреляции Спирмена (PRIMER® 6) [Clarke, Warwick, 2001].

Фаунистический состав. В пелагиали зоны Марокко в слое 0-100 м (0-дно) в результате обработке указанных проб идентифицированы меро- и голопланктонные организмы, относящиеся к 26 крупным таксонам; среди ветвистоусых ракообразных выявлено 7 видов, среди веслоногих ракообразных – 184 вида [Лидванов и др., 2020].

Численность и биомасса мезозоопланктона. В исследованные периоды численность и биомасса варьировали в широком диапазоне от минимальных значений 2500 экз./м³ и 180 мг/м³, зарегистрированных в 1994 г., до максимальных значений, превышающих 15000 экз./м³ и 640 мг/м³, в 2007 г.

Отмеченные значения соответствуют ранее выявленным закономерностям межгодовой динамики зоопланктона [Шухгалтер, Лидванов, 2018]. До 1999 г., когда вдоль всего побережья Марокко отмечалась низкая интенсивность апвеллинга, наблюдались небольшие межгодовые колебания значений около 5000 экз./м³ и 250 мг/м³. Далее, в период с 1999 по 2003 г. произошел резкий скачок, как минимум в 3 раза, средней численности и биомассы мезозоопланктона и переход межгодовых колебаний на новый уровень вблизи значений 15000-20000 экз./м³ и 700-800 мг/м³. Этот период высокого обилия мезозоопланктона продлился вплоть до зимы 2007/08 г., и с климатической точки зрения он характеризовался стабильно высокой интенсивностью апвеллинга.

С 2008 г. начался климатический период, характеризующийся нестабильностью динамических процессов с квазидвухлетним циклом, когда резкое похолодание и активизация апвеллинга сменялось потеплением и снижением интенсивности подъема вод. С тех пор стали наблюдаться резкие колебания обилия зоопланктона от низких значений, характерных для квазистационарного периода низкой интенсивности апвеллинга, до высоких значений, отмеченных в квазистационарный период его высокой интенсивности.

Основу численности создавали неритические веслоногие ракообразные *Oncaea curta*, *Paracalanus indicus* и *Acartia clausi*; основу биомассы формировали щетинкочелюстные, ветвистоусые *Penilia avirostris* и веслоногие *Calanoides carinatus* ракообразные.

Пространственное распределение мезозоопланктона на исследованной акватории было неравномерным: показатели обилия изменялись в широком диапазоне от менее 100 экз./м³ и 5 мг/м³ (зимой 1994/95 г.) до 88 тыс. экз./м³ и 5400 мг/м³ (осенью 2007 г.). В его распределении проявлялась тенденция к понижению концентрации в направлении от берега, и пятна его локальных скоплений севернее м. Бохадор образовывались преимущественно в зоне шельфа, а южнее – как в зоне шельфа, так и мористее.

Выявляемые на шельфе зоны высокого обилия мезозоопланктона всегда были ассоциированы с водами, находящимися под влиянием прибрежного апвеллинга. Локальное интенсивное развитие мезозоопланктона, отмечаемое южнее м. Бохадор, обычно было обусловлено влиянием фронтальной зоны, развивающейся здесь между водами северного и южного происхождения.

Ценотическая организация, пространственное распределение и структура сообществ. Результаты многомерного анализа свидетельствуют, что в периоды исследований обособлялись два характерных для побережья Марокко сообщества: прибрежное неритическое сообщество I и дальне-неритическое сообщество II.

Распределение этих сообществ в поле температура – соленость свидетельствует, что независимо от сезона и интенсивности апвеллинга сообщество I биотопически тяготело к более холодной и менее соленой прибрежной апвеллинговой воде, а сообщество II – к океаническим водам Канарского течения.

Неритическое сообщество I характеризовалось относительно высокой численностью и биомассой (5-28 тыс. экз./м³, 153-1600 мг/м³), в его биотопической структуре доминировали неритические виды, в трофической структуре – тонкие фильтраторы, организмы со смешанным типом питания и мелкие хвататели, а в видовой структуре отмечалось кодоминирование трех неритических видов *Paracalanus indicus*, *Acartia clausi* и *Oncaea curta*. Индексы видового разнообразия (2,46-3,31 бит/экз.) и выравненности (0,55-0,69) были сравнительно низкими.

Дальне-неритическое сообщество II отличалось относительно низкой численностью и биомассой (1-7 тыс. экз./м³, 76-462 мг/м³), а также более изменчивыми биотопической, трофической и видовой структурами. Обычно здесь преобладала неритическо-океаническая экологическая группировка и отмечалась более высокая относительная численность океанических видов. В трофической структуре доминировали тонкие фильтраторы и мелкие хвататели. Сообщество имело высокие значения индексов видового разнообразия (3,77-4,33 бит/экз.) и выравненности (0,71-0,79). В его видовой структуре состав видов-доминантов и субдоминантов был менее стабилен.

Распределение зоопланктона в зависимости от факторов среды. Анализ зависимости показателей развития зоопланктона от различных комбинаций абиотических факторов свидетельствует, что независимо от времени года и климатического периода локальная структура и обилие зоопланктона обусловлены совместным влиянием трех-четырёх абиотических факторов: прежде всего температуры, солёности и характера мезомасштабной циркуляции воды в поверхностном слое, а также содержания минерального фосфора. Все вместе они определяют около 50% изменчивости (коэффициент детерминации $\rho^2=0,45-0,49$).

Оценка зависимости пространственного распределения численности основных структурообразующих таксонов зоопланктона от каждого из этих четырех выделенных абиотических факторов представлена в таблице 1.

Таблица 1 – Коэффициенты парной ранговой корреляции Спирмена данных численности таксонов зоопланктона и следующих абиотических факторов: T – температура (°C), S – солёность (%), Ph – фосфаты (мкг-ат/л), G – направление (за положительное направление принята циклоническая циркуляция) геострофического течения в подповерхностном слое

Таксон	Биотоп	Зима 1994/95 г.				Лето 2007 г.			
		T	S	Ph	G	T	S	Ph	G
<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	-0,62	-0,34	0,28	-0,31	-0,34	-0,41	0,42	-0,45
<i>Acartia clausi</i>	Н.	-0,64	-0,29	0,24	-0,38	-0,64	-0,45	0,56	-0,59
<i>Oncaea curta</i>	Н.	-0,45	-0,21	-	-0,21	-0,56	-0,62	0,41	-0,41
<i>Oithona nana</i>	Н.	-0,35	-0,23	-	-0,26	-0,78	-0,58	0,81	-0,74
<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	-0,46	-0,28	0,25	-	0,55	0,59	-0,69	0,53
<i>Oncaea media</i>	Н-О.	0,38	0,32	-	-	0,74	0,69	-0,66	0,66
<i>Temora stylifera</i>	Н-О.?	0,12	0,16	-	-	0,57	0,60	-0,75	0,63
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	0,20	0,21	-0,14	-	0,65	0,62	-0,79	0,65
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	-	-	-	-	0,45	-	0,63	-
<i>Acartia danae</i>	О.	0,45	0,34	-0,31	0,19	0,72	0,52	-0,61	0,53
<i>Clausocalanus</i> spp.	Н-О.	0,38	0,32	-	0,23	0,44	0,42	-0,70	0,57
<i>Penilia avirostris</i>	Н.	-0,15	-0,25	-	-	0,59	-	-0,62	-
Chaetognatha		0,28	-	-	0,26	0,49	-	-	0,61
Appendicularia				0,14		0,84	0,57	-0,63	0,64
Численность		-0,52	-0,32	0,31	-0,35	-0,40	-0,53	0,42	-0,56
Биомасса		-0,42	-0,38	0,36	-0,26	-0,34	-0,44	-	-0,43
Таксон	Биотоп	Осень 2007 г.				Осень 2019 г.			
		T	S	Ph	G	T	S	Ph	G
<i>Paracalanus indicus</i>	Н.	-0,59	-0,56	0,50	-0,38	-0,64	-0,67	0,65	-0,18
<i>Acartia clausi</i>	Н.	-0,63	-0,48	0,47	-0,45	-0,61	-0,51	0,51	-0,27
<i>Oncaea curta</i>	Н.	-0,58	-0,56	0,34	-0,42	-0,71	-0,73	0,53	-0,52
<i>Oithona nana</i>	Н.	-0,45	-0,38	0,29	-0,49	-0,17	-0,19	-	-0,35
<i>Centropages chierchiae</i>	Н-О.	-	-	-	-	-0,26	-0,37	0,17	-0,18
<i>Oncaea media</i>	Н-О.	0,52	0,44	-0,32	0,35	0,32	0,19	-0,22	0,23
<i>Temora stylifera</i>	Н-О.?	0,22	0,23	-0,24	0,19	-0,14	-0,22	0,16	-0,17
<i>Oithona plumifera</i>	Н-О.	0,47	0,35	-0,37	0,34	0,50	0,32	-	0,15
<i>Calanoides carinatus</i>	Н-О.	-	-	-	-	-0,14	-0,31	0,2	-
<i>Acartia danae</i>	О.	0,59	0,41	-0,46	0,39	0,36	0,23	-0,27	0,3
<i>Clausocalanus</i> spp.	Н-О.	0,27	0,25	-0,21	0,23	-	-	-	-
<i>Penilia avirostris</i>	Н.	-	-0,17	-0,21	-0,14	-0,14	-0,27	-	-0,42
Chaetognatha		0,21	-	-	0,29	-0,13	-0,21	-	-0,15
Appendicularia		0,41	0,29	-0,30	0,28	0,27	0,16	-0,26	0,1
Численность		-0,51	-0,52	0,43	-0,46	-0,58	-0,61	0,48	-0,42
Биомасса		-0,41	-0,44	0,26	-0,40	-0,41	-0,46	0,29	-0,43

Обращают на себя внимание умеренные отрицательные связи численности всех типичных неритических видов (*P. indicus*, *A. clausi*, *O. curta* и *O. nana*) с температурой, соленостью, направлением геострофической циркуляции, а также умеренные положительные связи их численности с концентрацией минерального фосфора. Более того аналогичные зависимости демонстрируют изменения общей численности и биомассы зоопланктона на исследованной акватории. В свою очередь типичные нерито-океанические и океанические таксоны проявляют противоположную зависимость: умеренные положительные связи их численности с температурой, соленостью, направлением геострофической циркуляции и умеренные отрицательные связи их численности с концентрацией минерального фосфора.

Таким образом, на акваториях с пониженными температурой и соленостью, с повышенной концентрацией биогенных элементов, где складывается антициклоническая мезомасштабная циркуляция, наблюдается интенсификация развития неритических видов и рост общей численности и биомассы зоопланктона. Именно такие условия обычно формируются в апвеллинговых циркуляционных ячейках вдоль побережья Марокко, что способствует бурному развитию и дифференцировке неритического сообщества зоопланктона. И, напротив, на акваториях с повышенной температурой и соленостью, с пониженной концентрацией биогенных элементов, где, как правило, складывается мезомасштабная циклоническая циркуляция, развиваются нерито-океанический и океанический зоопланктон. Такие условия форми-

руются мористее, в водах Канарского течения, и приводят к обособлению менее продуктивного дальне-неритического сообщества.

Библиографические ссылки

Лидванов В. В., Грабко О. Г., Кукуев Е. И., Королькова Т. Г. Структура мезозoopланктонного сообщества прибрежных вод Марокко // *Океанология*. 2018. Т. 58, №2. С. 230-245.

Лидванов В. В., Королькова Т. Г., Казакова Е. Ю. Состав и структура мезозoopланктона прибрежных вод Марокко в октябре-ноябре 2019 года // Калининград: АтлантНИРО, 2020. Т. 4, №2 (10). С. 58-69.

Шухгалтер О. А., Лидванов В. В. Многолетняя динамика мезозoopланктонных сообществ и паразитофауны европейской сардины (*Sardina pilchardus*) в прибрежной зоне Марокко в 1994-2011 гг. // *Общая биология*. 2018. Т. 79, №2. С. 108-123.

Clarke K. R., Warwick R. M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Plymouth: Plymouth Marine Laboratory, 2001. 175 p.

УДК 574.24

А. В. Лифанчук¹, А. С. Микаэлян¹, А. В. Сергеева², В. А. Силкин¹

(¹Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия;

²Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)

lifanchuk.anna@mail.ru

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ГРУППЫ *PSEUDO-NITZSCHIA DELICATISSIMA* В ЧЕРНОМ МОРЕ

С помощью лабораторных экспериментов и многолетних полевых наблюдений были исследованы эколого-физиологические характеристики группы *Pseudo-nitzschia delicatissima* (*P. delicatissima*, *P. pseudodelicatissima*, *P. calliantha*) Черного моря.

Ключевые слова: *Pseudo-nitzschia delicatissima*, Черное море, сезонная динамика, биогенные элементы

Род диатомовых водорослей *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 распространен по всему Мировому океану [Hasle, 2002]. В настоящее время в Черном море зарегистрировано 9 видов рода [Dzhembekova et al., 2021]. Из них три вида – *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden 1928, *P. pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle 1993 и *P. calliantha* Lundholm, Moestrup & Hasle, 2003 являются морфологически идентичными и не различимыми под световым микроскопом. В данном исследовании эти виды были объединены в группу *Pseudo-nitzschia delicatissima*, а для простоты обозначения использовалось название *P. delicatissima*. Вид имеет важное значение в морских экосистемах, часто образуя «цветения» и являясь основой биомассы (численности) фитопланктона.

Несмотря на важность *P. delicatissima* для экосистемы Черного моря, лимитирующие факторы этого вида мало изучены, особенно в открытых водах. Сезонная и многолетняя динамика в глубоководном бассейне практически не учитывалась. В некоторых экспериментальных исследованиях по влиянию азота и фосфора на структуру сообщества *P. delicatissima* рассматривалась как часть комплекса мелкоклеточных диатомей [Silkin et al., 2013, 2014]. Целью данной работы было изучить влияние элементов минерального питания на рост *P. delicatissima* и сравнить его с сезонной и межгодовой динамикой.

В экспериментах, проведенных в мае-июне, было показано положительное влияние совместных и отдельных добавок нитратов и фосфатов. Однако, максимальные биомассы (2704-9477 мг/м³) и максимальные удельные скорости роста (0,74-0,77 сут⁻¹) были в вариантах с совместной добавкой. В эксперименте, проведенном в октябре, добавки элементов минерального питания не влияли на рост *P. delicatissima*. В это время концентрация кремния

(Si) в море составляла 1,58 μM . Экспериментальные исследования, показывают, что мелко-клеточные диатомеи доминируют в фитопланктоне независимо от сезона, если содержание Si в среде превышает 2 μM [Egge, Aksnes, 1992]. Мы предполагаем, что низкий уровень Si имеет решающее значение в первую очередь для роста диатомовых водорослей с небольшим объемом клеток. У этих видов отношение площади поверхности к объему (S/V) является высоким. Отношение S/V для *P. delicatissima* составляло 2,3 мкм^{-1} , в то время как для крупноклеточной диатомеи *Pseudosolenia calcar-avis* это отношение равнялось 0,4 мкм^{-1} . Такое высокое отношение S/V у *P. delicatissima* означает, что доля кремнистой клеточной стенки в общем объеме клетки выше по сравнению с крупноклеточной диатомеей.

Сезонная и межгодовая динамика *Pseudo-nitzschia delicatissima* были проанализированы на основе многолетней базы данных, которая включает сведения о численности и биомассе фитопланктона, собранные в рейсах по Черному морю с 1948 по 2020 г. [Mikaelyan et al., 2007]. Были отдельно проанализированы временная и пространственная изменчивость на шельфе и в глубоководном бассейне, поскольку видовой состав, вертикальное распределение и сезонная сукцессия фитопланктона в этих двух районах существенно различаются. Граница между этими районами проходит по изобате 100 м. Сезонная смена численности *P. delicatissima* в глубоководном бассейне показывает один главный пик в феврале-марте, когда «цветение» происходит в верхнем перемешанном слое (ВПС), достигая численности 5×10^6 клеток м^{-3} . В апреле биомасса снижается и опускается в термоклин. Летом и осенью в ВПС можно обнаружить небольшие пики численности. На шельфе наблюдается аналогичная картина, при этом максимальная биомасса *P. delicatissima* в период весеннего «цветения» на порядок меньше, чем в глубоководном бассейне. Однако в отдельные годы интенсивное развитие вида наблюдается и летом. В глубоководном бассейне минимальная биомасса *P. delicatissima* приходится на сентябрь-октябрь.

Сезонные изменения интегральной по глубине биомассы *Pseudo-nitzschia delicatissima* в глубоководном бассейне обнаруживают некоторую связь с гидрохимическими свойствами ВПС. Увеличение Si и снижение отношения DIN:Si в верхнем слое происходило с февраля по июнь, когда наблюдаются высокие значения биомассы *P. delicatissima*. С июля по октябрь наблюдается снижение Si и увеличение соотношения DIN:Si. Минимум Si приходится на сентябрь-октябрь, а максимум отношения DIN:Si – на октябрь. В этот период высокого отношения DIN:Si, что указывает на ограничение роста диатомовых водорослей кремнием, биомасса *P. delicatissima* низкая.

Межгодовые изменения биомассы *Pseudo-nitzschia delicatissima* в период весеннего цветения (январь-февраль) не имеют статистически значимых трендов, как в глубоководном бассейне, так и на шельфе. В глубоководном бассейне в 1991 г. значения биомассы варьировали от 0,1 до более 1000 мкг/л , а на шельфе – от 1,0 до 100 мкг/л . Следует отметить, что максимальные значения были зафиксированы в середине 80-х и начале 90-х годов прошлого века. Ранее было показано, что интенсивность весеннего цветения зависит от интенсивности зимней конвекции в открытом море [Mikaelyan et al., 2018]. Таким образом, можно ожидать отрицательной связи между интенсивностью цветения и зимней температурой морского воздуха. Действительно, максимальные биомассы наблюдались при низкой зимней температуре морского воздуха. Однако в отдельные годы при таких же условиях среды *P. delicatissima* отсутствовала в фитопланктоне.

Таким образом, экспериментальные исследования показывают, что для интенсивного развития *Pseudo-nitzschia delicatissima* необходимы совместная добавка азота и фосфора. «Цветение» *P. delicatissima* происходит весной, что концентрации элементов минерального питания максимальны после зимней конвекции. В сентябре-октябре биомасса вида минимальна, а эксперименты не показывают влияния азота и фосфора. Это связано с низким содержанием кремния (~ 1 мкМ) и высоким соотношением неорганического азота и кремния в

эти месяцы. Предложена гипотеза высокой потребности *P. delicatissima* в Si, основанная на морфологии клеток, сезонной сукцессии и результатах экспериментов.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда №22-17-00066, <https://rscf.ru/project/22-17-00066/>

Библиографические ссылки

Dzhembekova N., Slabakova N., Slabakova V., Zlateva I., Moncheva S. Long-term trends in Pseudo-nitzschia complex blooms in the Black Sea-is there a potential risk for ecological and human hazards // *Ecologia Balkanica*. 2021. Vol. 13(1). P. 55-75.

Egge J., Aksnes D. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1992. Vol. 83. P. 281-289. DOI.org/10.3354/meps083281.

Hasle G. R. Are most of the domoic acid-producing species of the diatom genus Pseudo-nitzschia cosmopolites? // *Harmful Algae*. 2002. Vol. 1. P. 137-146. DOI.org/10.1016/S1568-9883(02)00014-8.

Mikaelyan A. S., Kubryakov A. A., Silkin V. A., Pautova L. A., Chasovnikov V. K. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*. 2018. Vol. 142. P. 44-57. DOI.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001.

Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Georgieva L. V., Dyakonov V. Yu. Database on phytoplankton of the Black Sea // *Oceanology*. 2007. Vol. 47. P. 445-448. DOI.org/10.1134/S0001437007030186.

Silkin V. A., Pautova L. A., Lifanchuk A. V. Physiological regulatory mechanisms of the marine phytoplankton community structure // *Russ. J. Plant. Physiol.* 2013. Vol. 60. P. 541-548. DOI.org/10.1134/S102144371304016X.

Silkin V. A., Pautova L. A., Pakhomova S. V., Lifanchuk A. V., Yakushev E. V., Chasovnikov V. K. Environmental control on phytoplankton community structure in the NE Black Sea // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2014. Vol. 461. P. 267-274. DOI.org/10.1016/j.jembe.2014.08.009.

УДК 582.26: 57.087.3+004.65:004.04

А. М. Лях

*(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
me@antonlyakh.ru*

АРХИП – АРХИВ ОПУБЛИКОВАННЫХ ИЗОБРАЖЕНИЙ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Таксономическая идентификация многих микроводорослей часто заключается в рутинном сличении организмов с опубликованными изображениями известных видов. АРХИП – это информационная система, которая предоставляет удаленный доступ к архиву опубликованных изображений диатомовых водорослей, что облегчает дальнейший процесс таксономической идентификации.

Ключевые слова: определение видов, сравнение фотографий, таксономическая информационная система, биологическая база данных

Диатомовые микроводоросли – широко распространенный многовидовой таксон водных планктонных и бентосных автотрофов. Диатомовые включают огромное число видов (несколько десятков тысяч) и родов (порядка двух тысяч), и исследователи продолжают ежегодно описывать новые виды и роды [Lyakh, Bedoshvili, 2018; Al-Handal et al., 2021; Guerrero

et al., 2021; Kocioleck et al., 2021; Kryk et al., 2021; Lin et al., 2021; Sims et al., 2021 и многие другие]. Диатомовые характеризуются большим морфологическим разнообразием структурных элементов кремневых панцирей, многие из которых используют в качестве диагностических или описательных признаков [Round et al., 1990]. При этом термины, обозначающие элементы панцирей, не всегда однозначны, что иногда приводит к недопониманию или ошибкам в диагнозах [Juttner et al., 2019; Van De Vijver et al., 2022] и появлению множества терминологических словарей или терминологических трактовок отдельных признаков [Ross, Sims, 1972; Anonymous, 1975; Cox, 2004; Bukhtiyarova, 2015; Давидович, 2017; Гогорев, 2018; Lyakh, Bedoshvili, 2018; Bukhtiyarova, 2019; Гололобова и др., 2022]. Все это сильно осложняет задачу построения адекватных определительных ключей и быстрой таксономической идентификации неизвестных исследователю представителей диатомовых. По этим причинам основным способом определения диатомовых микроводорослей остается *визуальное сравнение изображения исследуемого организма с опубликованными изображениями известных видов*. Многие атласы диатомовых рассчитаны именно на такое применение, например [Round et al., 1990; Ector et al., 2015; Куликовский и др., 2016; Генкал т др., 2020].

К сожалению, выпущенные в бумажном виде атласы и многочисленные статьи с описаниями видов диатомовых, и даже их электронные копии, лишены многих достоинств интерактивных систем. Так, из опубликованного атласа невозможно «одним кликом» извлечь все изображения видов диатомовых, створки которых, например, имеют центрально расположенный шов или ряды ареол заданного типа. Или, к примеру, без соответствующей информационной системы достаточно сложно составить список работ конкретного автора, где опубликованы фотографии указанного вида. Даже на простейшую задачу просмотра всех изображений, опубликованных в работе, уйдет время, причем часть этого времени придется потратить на листание страниц.

По этим причинам автор инициировал создание АРХИПА – библиотеки опубликованных изображений диатомовых микроводорослей. Цель проекта: сформировать единую базу данных изображений (чаще всего – фотографий) диатомовых водорослей, опубликованных в таксономических работах и атласах, и предоставить дистанционный доступ к этой базе зарегистрированным пользователям. Так как число видов диатомовых огромно, то автор понимает, что собрать в обозримом будущем доступные изображения всех видов диатомовых невозможно. Вместо этого первоочередной задачей АРХИПА является сбор изображений выборочных представителей родов диатомовых.

В настоящее время АРХИП позволяет просмотреть выходные данные сохраненных в базе данных статей, выбрать одну из них и увидеть опубликованные в ней фотографии представителей видов диатомовых. Таким же образом можно просмотреть сохраненный список видов, увидеть все доступные фотографии одного вида и узнать, из каких работ они извлечены. Изображения при просмотре можно отфильтровать по типу инструмента, используемого для получения изображения: рисунок от руки, черно-белое фото светового микроскопа, цветное фото светового микроскопа, фотография конфокального микроскопа, фотография сканирующего электронного и трансмиссионного микроскопов. Также можно выбрать изображения видов, которые относятся к указанной морфологической группе диатомовых: центрические однополюсные и многополюсные, пеннатные бесшовные, одношовные и двушовные. В дальнейшем автор планирует расширить список параметров, предназначенных для фильтрации изображений.

АРХИП облегчает поиск изображений видов диатомовых водорослей, что помогает их морфологической идентификации. Автор приветствует любую помощь в пополнении базы данных. АРХИП доступен по адресу: 3d-microalgae.org/arxip.

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ФИЦ ИнБЮМ №121030100028-0 «Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана»

Библиографические ссылки

- Генкал С. И., Куликовский М. С., Кузнецова И. В. Современные пресноводные центрические диатомовые водоросли России. Ярославль: Филигрань, 2020. 433 с.
- Гогорев Р. М., Чудаев Д. А., Степанова В. А., Куликовский М. С. Русский и английский терминологический словарь по морфологии диатомовых водорослей // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52, №2. С. 265-309. DOI: 10.31111/nsnr/2018.52.2.265.
- Гололобова М. А., Гогорев Р. М., Лях А. М., Дорофеюк Н. И. Основные формы створок диатомовых водорослей: терминология. I. Формы створок, симметричные относительно апикальной оси, и формы с радиальной симметрией // Новости систематики низших растений. 2022. Т. 56, №1. С. 29-54. DOI: 10.31111/nsnr/2022.56.1.29.
- Давидович Н. А. Определения и понятия репродуктивной биологии диатомовых водорослей (терминологический словарь) // Новости систематики низших растений. 2017. Т. 51. С. 71-105. DOI: 10.31111/nsnr/2017.51.71.
- Куликовский М. С., Глущенко А. М., Генкал С. И., Кузнецова И. В. Определитель диатомовых водорослей России. Ярославль: Филигрань, 2016. 804 с.
- Al-Handal A. Y., Romero O. E., Eggers S. L., Wulff A. *Navithidium* gen. nov., a new monoraphid diatom (Bacillariophyceae) genus based on *Achnanthes delicatissima* Simonsen // Diatom Research. Vol. 36, №2. P. 133-141. DOI: 10.1080/0269249X.2021.1921039.
- Anonymous. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnoses // Nova Hedwigia, Beiheft. 1975. Vol. 53. P. 323-354.
- Bukhtiyarova L. N. Classification of uniserial striae in Bacillariophyta with bipolar frustule // Альгология. 2015. Т. 25, №2. С. 198-210. DOI: 10.15407/alg25.02.198.
- Bukhtiyarova L. N. The genus *Eunotia* Ehrenb. (Bacillariophyta) in the Cheremsky Nature Reserve, Ukrainian Polissya, and refined terminology relevant to the raphe system morphology // PhytoKeys. 2019. Vol. 128. P. 1-31. DOI: 10.3897/phytokeys.128.35566.
- Cox E. J. Pore occlusions in raphid diatoms – a reassessment of their structure and terminology, with particular reference to members of the Cymbellales // Diatom. 2004. Vol. 20. P. 33-46.
- Ector L, Wetzel C. E., Novais M. H., Guillard D. Atlas des diatomees des rivieres des Pays de la Loire et de la Bretagne. DREAL Pays de la Loire, Nantes, 2015. 649 p.
- Guerrero J. M., Riaux-Gobin C., Debandi J., Zacher K., Quartino M. L., Campana G. L. Morphology of *Australoneis* gen. nov. and *A. frenguelliae* comb. nov. (Achnanthes, Bacillariophyta) from the Antarctic Peninsula // Phytotaxa. 2021. Vol. 513, №2. DOI: 10.11646/phytotaxa.513.2.1.
- Juttner I., Wetzel C., Williams D. M., Ector L. Investigations of the type materials of *Achnanthes parallela* J. R. Carter and *Achnanthes petersenii* Hustedt (Bacillariophyceae) with comments on the genus *Rossithidium* Round & Bukhtiyarova // Botany Letters. 2019. DOI: 10.1080/23818107.2019.1668297.
- Kociolek J. P., You Q., Yu P., Li Y., Wang Y., Lowe R., Wang Q. Description of *Gomphothidium* gen. nov., with light and scanning electron microscopy: a new freshwater monoraphid diatom genus from Asia // Fottea, Olomous. 2021. Vol. 21, №1. P. 1-7. DOI: 10.5507/fot.2020.011.
- Kryk A., Witkowski A., Ribero L., Kociolek J. P., Maya A. S., Wrobel R. J. Novel diatoms (Bacillariophyta) from tropical and temperate marine littoral habitats with the description of *Catenulopsis* gen. nov., and two *Catenula* species // Diatom Research. 2021. Vol. 36, №3. P. 265-280. DOI: 10.1080/0269249X.2021.1974572.
- Lin H., Wu W., Sun L., Witkowski A., Li X., Patil V., Liang J., Li X., Gao Y., Chen C. *China* gen. nov. – the second diatom genus simonsenioid raphe from mangroves in Fujian, China // Journal of Oceanology and Limnology. 2021. DOI: 10.1007/s00343-021-1067-0.
- Lyakh A. M., Bedoshvili Ye. D. Tiny diatoms *Minidiscus vodyanitskiyi* sp. nov. (Bacillariophyta) from the Sea of Azov and consideration of polygonal areolae pattern // Phytotaxa. 2018. Vol. 375, №2. P. 171-181. DOI I: 10.11646/phytotaxa.375.2.4.

Ross R., Sims P. A. The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology // *British Phycological Journal*. 1972. Vol. 7. P. 139-163.

Round F. E., Crawford R. M., Mann D. G. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, 1990. 747 p.

Sims P. A., Witkowski J., Cesar E. A. *Crawfordia* gen. nov.: solving the riddle of *Triceratium hardmannianum* Grev. (Bacillariophyta) // *Nova Hedwigia, Beihefte*. 2021. Vol. 151. P. 205-221.

Van de Vijver B., Lange-Bertalot H., Goeyers C., Mertens A., Schuster T. M., Ector L. The identity of *Eunotia paludosa* Grunow 1862 (Eunotiaceae, Bacillariophyta), a revision, and the description of three new species of *Eunotia* Ehrenberg // *Phytotaxa*. 2022. Vol. 545, №3. DOI: 10.11646/phytotaxa.545.3.2.

УДК 574.583

*П. Р. Макаревич, В. В. Водопьянова, А. С. Булавина,
П. С. Ващенко, Т. Г. Ишкулова
(Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия)
makarevich@mmbi.info*

ПРОДУКТИВНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ПРИБРЕЖНЫХ ЗОН БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Весной 2016 г. были изучены термохалинные характеристики водных масс и структура планктонного сообщества пелагиали побережья восточной части Баренцева моря. Показана связь между распределением водных масс, концентрации хлорофилла и обилия зоопланктона.

Ключевые слова: планктон, водные массы, хлорофилл, продуктивность

Изменения климатических и гидрологических параметров Баренцева моря под влиянием естественного воздействия глобальных климатических факторов коренным образом меняют динамику развития планктонного сообщества. Прежде всего, это касается таксономического состава сообщества, его продукционных характеристик, фенологии. При этом уровни продукционных характеристик пелагических альгоценозов и зоопланктонных сообществ сильно зависят от значительных межгодовых флуктуаций, сезонности развития сообщества, сроков начала таяния льдов, годовых и межсезонных колебаний гидрологических характеристик водных масс [Ardyna, Arrigo, 2020].

Весной 2016 г. были изучены структурные гидролого-гидрохимические и продукционные характеристики водных масс в пелагиали восточной части Баренцева моря. Был выполнен комплекс гидробиологических работ на разрезе, пересекающем Баренцево море с юга на север в широтном направлении вдоль западного побережья архипелага Новая Земля.

Выбор района и время проведения исследований были связаны в первую очередь с возможностью охвата различных по генезису водных масс Баренцева моря в наиболее продуктивный весенний сезон и в наиболее продуктивной зоне – прибрежной.

Начало весенней вегетации фитопланктона приурочено в первую очередь к зонам побережья восточного мелководья и прикромочным районам [Biological Atlas ..., 2000] и именно в этот период сукцессионного цикла продуцируется большая часть годовой биомассы арктического фитопланктона.

Прибрежные экосистемы являются основными экологическими посредниками в системе взаимодействия суши и открытых акваторий морей. Именно здесь происходит процесс первичного накопления и трансформации вещества, поступающего с речным и береговым стоком, что поддерживает высокий продукционный потенциал. Главной особенностью прибрежных районов арх. Новая Земля является наличие сезонного ледяного покрова припайно-

го типа, который присутствует здесь большую часть года и фактически полностью определяет сезонную динамику прибрежных пелагических систем.

В мае 2016 г. вдоль западного побережья Новой Земли были выделены три типа вод – арктические (с самой низкой температурой $-1,3^{\circ}\text{C}$), трансформированные атлантические Новоземельского и Колгуево-Печорского течений, где температура воды была самой высокой $1,3-2,2^{\circ}\text{C}$ и баренцевоморские, где интервал температуры вод составлял $-0,4-0,8^{\circ}\text{C}$.

В период исследований содержание фосфатов в слое 0-50 м изменялось в небольшом диапазоне – $0,09-0,31\ \mu\text{M}$. Существенных различий по этому показателю между станциями, расположенными в различных водных массах не наблюдалось. Гораздо большая контрастность между различными типами вод в слое 0-50 м наблюдалась в содержании нитратов. В трансформированных атлантических водах Новоземельского и Колгуево-Печорского течений их содержание изменялось в пределах $0,54-2,18\ \mu\text{M}$. На станциях, выполненных в Баренцевоморских водах содержание нитратов в слое 0-50 м было несколько большим и составило $1,25-7,42\ \mu\text{M}$. В арктических водах этот показатель доходил до $3,84\ \mu\text{M}$. Концентрации кремния колебались в пределах $0,37-10,61\ \mu\text{M}$, достигая максимума в северной части разреза, т.е. в арктических водах. В целом, концентрации биогенных элементов на исследованной акватории можно рассматривать как характерные для весеннего цветения фитопланктона.

Таксономическая, экологическая и фитогеографическая характеристики микроводорослевого сообщества и показатели его количественного развития свидетельствовали о том, что пелагический альгоценоз находился на весенней стадии сезонной сукцессии [Biological Atlas ..., 2000]. Фитопланктон был представлен комплексом арктобореальных диатомовых неритического происхождения. Повышенные концентрации хлорофилла и биомассы фитопланктона прослеживались на всей исследуемой акватории, т.е. вся прибрежная зона была охвачена вегетацией фитопланктона. Однако, интенсивное цветение протекало не по всей линии ледовой кромки, а мозаично, на ограниченных участках. Характер распределения концентрации хлорофилла-*a*, как показателя общего обилия фитопланктона, соответствовал выделенным нами типам вод.

Наибольшие концентрации хлорофилла-*a* соответствовали поверхностной арктической воде ($5,56\ \text{мг/м}^3$). Несколько меньшие значения были определены в трансформированных атлантических водах новоземельского и колгуево-печорского течений ($3,53\pm 0,97-3,71\pm 1,04\ \text{мг/м}^3$), самые низкие в баренцевоморских водах ($1,24\pm 0,84-1,45\pm 1,13\ \text{мг/м}^3$).

Сообщество зоопланктона характеризовалось большим разнообразием и обилием таксонов [Dvoretzky, Dvoretzky, 2022]. Всего в пробах было обнаружено 54 таксона мезозоопланктона. На станциях, расположенных в трансформированных атлантических водах, биомасса зоопланктона колебалась в пределах $4,5-9\ \text{мг сухой массы/м}^3$. В баренцевоморской водной массе показатели биомасс возрастали более чем в 2 раза ($6-21,2\ \text{мг сухой массы/м}^3$). Максимальные биомассы зоопланктона в исследуемый период были зарегистрированы в арктических водах, достигая значений выше $40\ \text{мг сухой массы/м}^3$.

Таким образом, данные, полученные в ходе исследований, свидетельствовали, что сообщество планктона находилось в рамках одного сукцессионного цикла [Макаревич, Дружкова, 2010]. Но продуктивность различных районов, охваченных исследованиями, существенно различалась, что отражало сложную пространственно-временную организацию весенней фазы развития планктонного сообщества прибрежной зоны.

На исследованной акватории, зоны с различными уровнями количественного развития планктонных сообществ были локализованы в определенных водных массах различного генезиса. Мозаичность распределения концентраций хлорофилла-*a* вдоль западного побережья Новой земли, несомненно, обусловлена влиянием различных водных масс на его величины. Именно фронтальные зоны разделяли водные массы с различным уровнем содержания пигмента. Личейной зависимости между изменениями концентрации хлорофилла-*a* и температурными или соленостными характеристиками воды не наблюдалось. Наибольшие концентрации хлорофилла-*a* в период наших изысканий соответствовали поверхностной арктической воде.

Корреляционный анализ выявили сильную связь между распределением водных масс, концентрации хлорофилла и обилия зоопланктона на исследуемой акватории. Более высокие

значения концентрации хлорофилла-*a*, общей численности, биомассы и видового разнообразия зоопланктона отмечены в северной части исследуемой акватории, что, по-видимому, связано с высоким уровнем развития фитопланктона сообщества.

Библиографические ссылки

Макаревич П. Р., Дружкова Е. И. Сезонные циклические процессы в прибрежных планктонных альгоценозах северных морей. Ростов н/Д.: ЮНЦ РАН, 2010. 280 с.

Ardyna M., Arrigo K. R. Phytoplankton dynamics in a changing Arctic Ocean. *Nat. Clim. Chang.* 2020. 10: 892-903. DOI.org/10.1038/s41558-020-0905-y.

Biological Atlas of the Arctic Seas 2000: Plankton of the Barents and Kara Seas. Available online: <https://www.nodc.noaa.gov/OC5/BARPLANK/start.html> (accessed on 6 November 2021).

Dvoretzky V. G., Dvoretzky A. G. Coastal mesozooplankton assemblages during spring bloom in the eastern Barents Sea. *Biology.* 2022. 11: 204.

УДК 581.526.325.(261.24)

А. С. Мельник, Е. Е. Ежова, О. А. Дмитриева
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
AnastassizaHabar@mail.ru

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА ДИАТОМЕЙ *DACTYLIOSOLEN FRAGILISSIMUS* И *CERATAULINA PELAGICA* В ОСЕННЕМ ФИТОПЛАНКТОНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ В 2020-2021 гг.

Осенью 2020-2021 гг. в прибрежной зоне Самбийского полуострова обнаружены два вида диатомовых, не характерные для данного района моря, – *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica*. В октябре-ноябре 2020-2021 гг. оба вида присутствовали повсеместно в акватории российской экономической зоны Юго-Восточной Балтики: в 2020 г. по биомассе доминировал *D. fragilissimus*, в 2021 г. *C. pelagica*.

Ключевые слова: Балтийское море, диатомовые водоросли, осеннее цветение воды, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica*

Сезонная динамика развития фитопланктона в Балтийском море характеризуется тремя основными максимумами биомассы, приводящими к цветению воды: весенним, который формируется в марте-апреле и обусловлен, главным образом, массовой вегетацией диатомовых водорослей и динофлагеллят [Thamm et al., 2004; Kahru, Elmgren, 2014]; летним, который возникает в июне-июле – в период, когда преимущество в развитии получают цианобактерии (*Nodularia spumigena*, *Aphanizomenon* spp., *Dolichospermum* spp.); осенним, наблюдающимся, как правило, в сентябре-октябре, когда процессы выравнивания температуры воды по вертикали в результате перемешивания, приводят к развитию третьего годового максимума развития фитопланктона. В этот период доминируют диатомовые водоросли, например, *Coscinodiscus granii* [Thamm et al., 2004; Евтушенко и др., 2016].

В середине октября 2020 г. вдоль побережья Самбийского полуострова было зарегистрировано цветение диатомовой водоросли *D. fragilissimus* и массовое развитие диатомей *C. pelagica*. Оба вида обнаружены в прибрежной зоне до глубин 32 м западного и северного побережья Самбийского полуострова на всем протяжении от Балтийского пролива до п. Пионерский. В начале ноября 2021 г. была зарегистрирована массовая вегетация *C. pelagica* – как в мелководной прибрежной зоне северного побережья Самбийского полуострова, так и в глубоководной зоне Юго-Восточной Балтики. Оба вида диатомей вегетировали в пределах всей Российской ИЭЗ, за исключением вод над южным склоном Готланской впадины.

Пробы отбирали в середине и конце октября 2020 г. в мелководной прибрежной зоне Самбийского полуострова (22 пробы) и конце октября – начале ноября 2021 г. в Юго-Восточной Балтике в границах территориальных вод и исключительной экономической зоны (ИЭЗ) России, включающих районы Гданьской впадины, южного склона Готландской впа-

дины, Самбийско-Куршского плато, а также мелководную прибрежную зону Самбийского полуострова и Куршской косы (35 проб).

Пробы фитопланктона объемом 0,5 л отбирали из поверхностного горизонта (0-1 м) и интегрально 5-литровым батометром Нискина, облавливая фотический слой, нижняя граница которого соответствовала величине утроенной прозрачности (м) по диску Секки. Материал фиксировали раствором Кузьмина. Ступение проводили методом осаждения. Обработку выполняли по общепринятым методикам. Подсчет организмов вели в камере Нажотта объемом 0,05 мл. К доминирующим относили виды, составившие более 10% биомассы фитопланктона в пробе [Абакумов, 1992].

В середине октября 2020 г. в мелководной прибрежной зоне Самбийского полуострова на 6 станциях от Балтийского пролива до м. Таран в поверхностном горизонте и фотическом слое была зарегистрирована массовая вегетация двух видов диатомей *D. fragilissimus* и *C. pelagica*. Оба вида ранее регистрировали в акватории Юго-Восточной Балтики только однажды в 2009 г. В 2020 г. *D. fragilissimus* доминировал в составе сообществ. При этом его численность и биомасса варьировали от 296 тыс. кл./л до 2,5 млн кл./л и от 0,4 до 4,1 мг/л соответственно. Максимальное значение биомассы обнаружено в районе банки Бакалинская (ст. 3) – 4,1 мг/л. Средняя биомасса этого вида по побережью составила 2 мг/л. *C. pelagica* вегетировала на уровне субдоминанта, ее биомасса не превышала 0,3 мг/л. Средняя биомасса по побережью составила 0,15 мг/л. В конце октября 2020 г. в этих же точках была обнаружена смена структуры доминирующего комплекса фитопланктона в сторону увеличения доли нитчатых цианобактерий. При этом количественные показатели исследуемых видов диатомей снижались. Так, в районах, где была отмечена максимальная биомасса *D. fragilissimus* (ст. 3-4), отмечено резкое – в 100 раз – уменьшение его биомассы на ст. 3 и более чем в 20 раз – на ст. 4. Для *C. pelagica* обнаружена сходная тенденция. Анализ, проведенный на Северном побережье и в районе м. Таран в конце октября 2020 г. на трех участках с диапазоном глубин от 11 до 32 м, показал, что численность и биомасса *D. fragilissimus* варьировали от 32 до 138 тыс. кл./л и от 0,056 до 0,24 мг/л. Среднее значение биомассы составило 0,14 мг/л. В самом глубоководном районе (глубина 32 м) *D. fragilissimus* доминировал в составе сообществ и формировал наибольшую биомассу (0,24 мг/л). Субдоминант *C. pelagica* характеризовался невысокими значениями численности и биомассы: от 5 до 11 тыс. кл./л и от 0,013 до 0,03 мг/л соответственно.

В мелководной прибрежной зоне северного побережья Самбийского полуострова и вдоль всего побережья Куршской косы до границы с Литвой *C. pelagica* доминировала в составе сообществ, составляя на отдельных участках 80% суммарной биомассы. Максимальная биомасса *C. pelagica* в мелководной прибрежной зоне (изобата 10 м) составила 0,6 мг/л, а биомасса *D. fragilissimus* не превышала 0,002 мг/л. Мористее (на изобате 30 м), в районе м. Таран биомасса *C. pelagica* в поверхностном горизонте оставалась на уровне максимально зарегистрированной в прибрежной зоне и не превышала 0,6 мг/л. В глубоководной зоне на изобате 80 м (ст. 40) на границе ИЭЗ России с Литвой в поверхностном горизонте биомасса *C. pelagica* уменьшилась до 0,03 мг/л. Пробы, собранные над южным склоном Готланской впадины (ст. 9, 12), показали полное отсутствие обоих видов диатомей – как в фотическом слое, так и в поверхностном горизонте.

D. fragilissimus спорадически встречается в прибрежных водах в течение года в северных европейских морях [Kraberg et al., 2010] и создает вспышки цветения осенью или в начале зимы в некоторых районах Балтийского моря: район Бельтов, Арконский бассейн и Мекленбургский залив [Wasmund et al., 2001]. Цветение сопровождается массовой вегетацией следующих видов диатомовых: *Guinardia delicatula*, *Leptocylindrus danicus* и *Cerataulina pelagica* [Hasleand, Syvertsen, 1997].

Мы предполагаем два пути проникновения *D. fragilissimus* и *C. pelagica* в прибрежные воды Юго-Восточной Балтики. Первая гипотеза: привнесение не характерных видов диатомей с балластными водами из Арконского бассейна. Первая находка *D. fragilissimus* была впервые зарегистрирована в польских водах в 2001 г. Численность его варьировала от 6 до 45 тыс. кл./л [Witek, неопубл., цит. по Łotocka, 2006] и далее вид не встречался до 2005 г. Обнаруженная вспышка развития *D. fragilissimus* в районе Сопота в 2005 г. сопровождалась

массовым развитием *C. pelagica*. Оба вида были зарегистрированы той же осенью 2005 г. в водах Литвы [Łotocka, 2006; Olenina, 2010]. Такой прерывистый характер ареала распространения характерен для видов, занесенных с балластными водами в портовые акватории, откуда они расселяются в места с выгодными условиями для дальнейшей вегетации. Вторая гипотеза предполагает постепенное распространение *D. fragilissimus* и *C. pelagica* из Арконского бассейна с вдольбереговыми течениями в польские воды [Witek, неопубл., цит. по Łotocka, 2006] в 2001 г., а затем в 2005 г. и до 2007 г. регистрация *D. fragilissimus* для польских и литовских вод отсутствует. Первые находки *C. pelagica* после 2005 г. обнаружены в польской зоне в 2008 г., регистрация в литовской зоне отсутствует. Согласно исследованию И. А. Олениной, после 2008 г. оба вида встречались совместно – как в польской зоне Гданьского залива, так и в литовской части [Olenina, Kownacka, 2010]. Они стали постоянными видами для прибрежной зоны обеих акваторий. Однако одновременное обнаружение данных видов в двух сопредельных акваториях ИЭЗ России дает основание предполагать неполноту натуральных данных для прибрежной зоны Российской части за 2001 г. Для подтверждения или опровержения одной из гипотез запланирован повторный анализ проб и данных обработки проб фитопланктона из российской части Юго-Восточной Балтики за 2001-2020 гг.

Осенью 2020-2021 гг. в прибрежной зоне Самбийского полуострова ИЭЗ России обнаружены нехарактерные для данной акватории виды диатомовых водорослей *D. fragilissimus* и *C. pelagica*. Оба вида были впервые зарегистрированы в прибрежных водах Юго-Восточной Балтики в 2009 г. Во второй половине октября 2020 г. вдоль всего побережья Самбийского полуострова отмечалось массовое развитие диатомей: *D. fragilissimus* доминировал, *C. pelagica* субдоминировала в составе сообществ. В начале ноября 2021 г. оба вида были отмечены в фитопланктоне, но доминировала *C. pelagica*. Виды вегетировали по всей акватории ИЭЗ России, за исключением станций, расположенных над южным склоном Готландской впадины.

Работа выполнена в рамках госзадания №FMWE-2021-0012 (до 2022 г. №0128-2021-0012)

Библиографические ссылки

Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Евтушенко Н. В., Шеберстов С. В. Использование данных спутникового сканера MODIS-Aqua для исследования циклов цветения фитопланктона в Балтийском море // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2016. Т. 13, №3. С. 114-124.

Hasle G. R., Syvertsen E. E. Marine diatoms. In: C. R. Tomas (ed.) Identifying marine Phytoplankton. Academic Press, Inc., San-Diego. 1997. P. 5-385.

Kahru M., Elmgren R. Multidecadal time series of satellite-detected accumulations of cyanobacteria in the Baltic Sea // Biogeosciences. 2014. Vol. 11. P. 3619-3633.

Kraberg A., Baumann M., Durselen C. D. Coastal Phytoplankton: Photo Guide for Northern European Seas. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen, Germany. 2010. P. 204.

Łotocka M. The first observed bloom of the diatom *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle 1996 in the Gulf of Gdańsk // Oceanologia. 2006. Vol. 48(3). P. 447-452.

Olenina I., Kownacka J. An unusual phytoplankton event five years later: the fate of the atypical range expansion of marine species into the south-eastern Baltic. HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheet. 2010.

Thamm R., Schernewski G., Wasmund N., Neumann T. Spatial phytoplankton pattern in the Baltic Sea. // Coastline Reports, Baltic Sea Typology. 2004. №4. P. 85-109.

Wasmund N., Pollehne F., Postel L., Siegel H., Zettler M. L. Biological state assessment of the Baltic Sea in 2000 // Meereswiss. Ber. / Mar. Sci. Rep. 2001. P. 46-74.

Е. Б. Мельникова¹, А. Н. Серебренников¹, А. В. Мельников²
(¹Институт природно-технических систем, Севастополь, Россия)
(²Севастопольский государственный университет, Севастополь, Россия)
helen_a_melnikova@mail.ru; swsilv@gmail.com; mel.anat@mail.ru

**РЕГИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ
ИЗМЕНЧИВОСТИ ИНТЕНСИВНОСТИ БИОЛЮМИНЕСЦЕНЦИИ
ПЛАНКТОНА И КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА
В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА**

Исследованы региональные особенности пространственной изменчивости интенсивности биолюминесценции планктонного сообщества и изменений концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое прибрежных вод Крыма (Черное море) в осенний период. Подтверждена высокая корреляционная связь ($r=0,83$) между изменениями поверхностной концентрации хлорофилла *a* и изменениями интенсивности биолюминесценции планктонного сообщества. Пояснено влияние региональных мезомасштабных вихревых образований на изменения интенсивности биолюминесценции планктонного сообщества.

Ключевые слова: Черное море, концентрация хлорофилла, планктонные сообщества, интенсивность биолюминесценции, вихревые образования

Известно, что суммарное свечение фитопланктона, происходящее в процессе его жизнедеятельности (биолюминесценция), и концентрация хлорофилла *a* отражают пространственную структуру и коррелируют с концентрацией планктонного сообщества [Ведерников, Виноградов, Флинт, 1989; Битюков, Хлыстова, 1975; Гительзон и др., 1969; Заворуев, Заворуева, Крум, 2012].

Следует отметить, что для исследования морских экосистем возможно применение двух методов: дистанционные методы с использованием спутниковых систем [Суслин, Чурилова, Сосик, 2008] и анализ данных, полученных в рамках традиционных морских экспедиций. Сочетание этих двух методов позволяет детально изучить процессы, происходящие в исследуемом регионе под воздействием гидрологических, гидродинамических и других факторов.

Цель работы заключается в оценке пространственной изменчивости вертикальной структуры биолюминесценции планктонного сообщества и изменений концентрации хлорофилла *a* в осенний период в поверхностном слое прибрежных вод Крыма на основе анализа данных, полученных в морских экспедициях и спутниковой информации, с учетом влияния циркуляционных процессов, вызывающих эти изменения.

Исследование пространственной структуры изменения интенсивности биолюминесценции фитопланктонного сообщества проводили в осенний период (октябрь–ноябрь) в рейсах №67 и №68 НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ». Основной массив данных, получен на 15 станциях, расположенных в прибрежных водах Крыма (рисунок 1).

Пространственное и вертикальное распределение интенсивности свечения организмов и гидрологические параметры среды исследовали методом многократного батифотометрического зондирования толщи воды с использованием гидробиофизического комплекса «Сальпа-М».

По результатам вертикальных зондирований выделяли слой, в котором наблюдался высокий уровень интенсивности свечения гидробионтов. Затем находили связь этого слоя с термохалинной структурой вод исследуемого района.

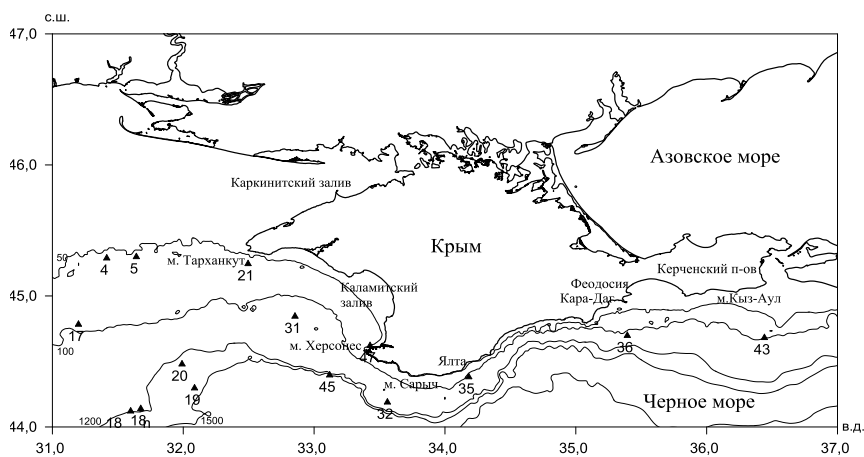


Рисунок 1 – Схема района проведения исследований

Для определения концентрации хлорофилла *a* были использованы ежедневные спутниковые данные. Данные получены с прибора MODIS спутника AQUA и обработаны в Copernicus Marine Environment Monitoring Service до третьего стандартного уровня обработки (Level 3) по специальному алгоритму для вод Черного моря.

На основе спутниковых данных определяли аномалии уровня моря и области существования циклонических и антициклонических вихревых образований в период проведения исследований.

Математическая обработка результатов проводилась на персональном компьютере с использованием программ Microsoft Excel 2016, Statistica 6.0, SigmaPlot 12.5, Surfer 13.0.

Перед рассмотрением причин, вызывающих региональные изменения концентрации хлорофилла *a* и изменения суммарной интенсивности свечения гидробионтов, был проанализирован характер изменений этих параметров на всех станциях в районе проведения исследований. Полученные результаты представлены на рисунке 2.

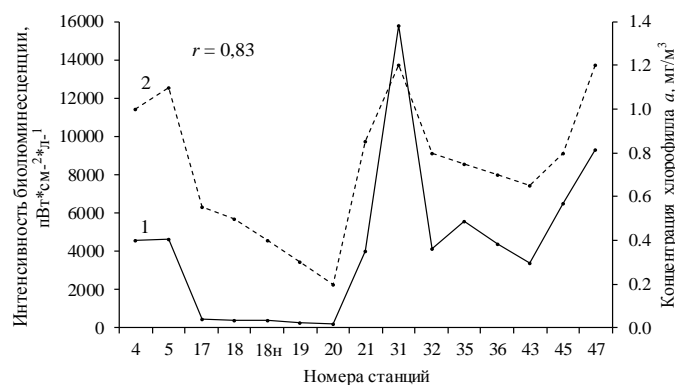


Рисунок 2 – Изменения интенсивности биолюминесценции планктонного сообщества (1) и поверхностной концентрации хлорофилла *a* (2) в прибрежных водах Крыма

Расчет коэффициента корреляции показал достаточно высокую корреляционную связь ($r=0,83$) между изменениями рассматриваемых параметров, что свидетельствует о наличии общих причин, вызывающих как изменения концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое, так и оказывающих влияния на вертикальные изменения интенсивности биолюминесценции планктонного сообщества.

Черноморские воды вдоль крымского побережья в целом характеризуются высокой динамической активностью, которая определяется близостью Основного Черноморского течения, между которым и берегом формируется система (суб)мезомасштабных шельфовых циклонических и антициклонических круговоротов, характеризующихся пространственно-

временной изменчивостью, связанной с интенсивностью циркуляционных процессов. Структура и (суб)мезомасштабная изменчивость поля течений в подповерхностном слое в прибрежной зоне Крыма в рамках морских экспедиций исследовалась с помощью акустического доплеровского комплекса ADCP. Диаметр (суб)мезомасштабных шельфовых вихрей варьирует от двух-трех до десяти или более километров, время их существования от нескольких суток до нескольких недель [Полонский, Джиганшин, 2010; Полонский, Шокурова, 2009].

В докладе приведены карты относительного расположения станций и вихревых образований, приводящих к подъему и опусканию вод, а также карты пространственной изменчивости концентрации хлорофилла *a* в поверхностном слое в период проведения исследований. В процессе анализа рассмотрено влияния гидрологических особенностей исследуемого региона и вихревых образований на интенсивность биолюминесценции и концентрацию хлорофилла *a*. Показано, что все станции можно разбить на три группы.

Первая группа – станции, которые находятся в глубоководной западной части исследуемой акватории моря (ст. 18, 18н, 19, 20).

Вторая группа – это станции, расположенные в районе свала глубин (ст. 17, 31, 32, 35, 36, 43, 45).

Третья группа – станции, расположенные в мелководной шельфовой зоне (ст. 4, 5, 21, 47).

В докладе рассмотрены гидрологические и гидродинамические особенности вод в каждом из трех выделенных районов в целом и пояснены особенности влияния циклонических вихрей на интенсивность биолюминесценции и поверхностную концентрацию хлорофилла *a* на каждой из станций.

Отмечено, что в глубоководной западной части исследуемой акватории моря слой с высоким уровнем интенсивности свечения находился в верхнем квазиоднородном слое и частично в термоклине. Средние значения интенсивности суммарного свечения гидробионтов в этом слое – $250-300 \text{ пВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$, что в сравнении с другими исследованными районами было минимальным. По спутниковым данным в этом районе в период исследований концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое, также как интенсивность свечения организмов, была низкой и не превышала значения $0,5-0,6 \text{ мг/м}^3$.

В районе свала глубин влияние системы (суб)мезомасштабных циклонических и антициклонических вихревых образований на интенсивность свечения организмов более разнообразно, чем в глубоководной и мелководной акваториях. В целом на станциях, расположенных на свале глубин, свечение гидробионтов увеличилось в 18-20 раз по сравнению с малопродуктивными районами, а поверхностная концентрация хлорофилла *a* – примерно в 2 раза. Пояснены особенности влияния циклонических вихрей на интенсивность биолюминесценции и поверхностную концентрацию хлорофилла *a*.

На шельфе в мелководных районах с глубинами не более 100 м средние значения интенсивности суммарного свечения гидробионтов были высокими – около $7000 \text{ пВт}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{л}^{-1}$ при большой растянутости слоя с высоким уровнем интенсивности свечения по глубине. Согласно спутниковым данным в мелководных районах наблюдалось высокое содержание хлорофилла *a* ($0,9-1,2 \text{ мг/м}^3$). Прибрежная зона представляет собой область, подверженную влиянию сильных вдоль береговых ветров, под влиянием которых возникают сгонные явления, процессы апвеллинга, приводящие к вертикальному водообмену. С учетом близости дна происходит подъем на поверхность придонных вод, обогащенных биогенными элементами. Вследствие таких особенностей мелководный шельф относится к районам с высокой концентрацией биомассы и численности планктона, характеризующимся высоким уровнем биолюминесценции [Tokarev, Melnikova, 2012; Melnikova, 2016], а также достаточно высоким уровнем содержания хлорофилла *a*, что подтверждается спутниковыми измерениями.

Библиографические ссылки

Битюков Э. П., Хлыстова Л. М. Биолюминесценция в неритической зоне Черного моря и ее связь с характеристиками планктона // Биология моря. Киев: Наукова думка. 1975. Вып. 34. С. 100-109.

Ведерников В. И., Виноградов М. Е., Флинт М. В. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период. Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука, 1989. С. 65-83.

Гительзон И. И., Чумакова Р. И., Филимонов В. С., Левин Л. А., Дегтярёв В. И., Утюшев Р. Н., Шевырнов А. П. Биолуминесценция в море. М.: Наука, 1969. 184 с.

Заворуев В. В., Заворуева Е. Н., Крум С. П. Распределение планктона в районах фронтальных зон водных экосистем. Красноярск: Сиб. федер. ун-т, 2012. 292 с.

Полонский А. Б., Джиганшин Г. Ф. Структура и мезомасштабная изменчивость основного черноморского течения у побережья Крыма // Доклады Национальной академии наук Украины. 2010. №6. С. 107-112.

Полонский А. Б., Шокурова И. Г. Десятилетняя изменчивость характеристик пикноклина и геострофической циркуляции вод Черного моря в зимний период // Метеорология и гидрология. 2009. №4. С. 75-92.

Суслин В. В., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М. Региональный алгоритм расчёта концентрации хлорофилла а в Чёрном море по спутниковым данным SeaWiFS // Морск. экол. журн. 2008. Т. 7, №2. С. 24-42.

Melnikova E. B. Regional features of the vertical structure of bioluminescence field in Crimea coastal water in summer // Water Resour. 2016. Vol. 43, №2. P. 328-334.

Tokarev Yu. N., Melnikova Ye. B. On the issue of Effect of Hydrophysical Parameters on Intensity of Bioluminescence Field in the Black Sea // Hydrobiological Journal. 2012. Vol. 48, №4. P. 93-99.

УДК 593.1:556.55

*Ю. В. Миндолина¹, Е. А. Селиванова¹, Е. Д. Краснова²,
Д. А. Воронов³, М. Е. Игнатенко¹, А. О. Плотников¹
(¹Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза
Уральское отделение РАН, Оренбург, Россия;
²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия;
³Институт проблем передачи информации им. А. А. Харкевича РАН, Москва, Россия)
yliamindolina@mail.ru*

**ВИДОВОЕ БОГАТСТВО И ВЕРТИКАЛЬНОЕ
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОТИСТОВ В ПРИБРЕЖНОМ
СТРАТИФИЦИРОВАННОМ ОЗЕРЕ КИСЛО-СЛАДКОЕ
(КАНДАЛАКШСКИЙ ЗАЛИВ БЕЛОГО МОРЯ)**

С помощью световой и сканирующей электронной микроскопии изучено разнообразие протистов в прибрежном стратифицированном оз. Кисло-Сладкое в 2018 и 2021 гг.

Ключевые слова: протисты, световая микроскопия, сканирующая электронная микроскопия, видовой состав, Белое море

Озеро Кисло-Сладкое (66°32'54"с.ш., 33°08'05"в.д.) представляет собой отделяющийся от Белого моря (Ругозерская губа Кандалакшского залива) меромиктический водоем, плотностная стратификация в котором образуется в результате перекрытия морской воды пресным стоком [Krasnova et al., 2015; Краснова, 2021]. Особенностью таких водоемов является слоистая гидрологическая структура, включающая верхний опреснённый слой, средний насыщенный кислородом слой воды с соленостью близкой к морской, придонный аноксигенный слой морской воды с высоким содержанием сероводорода и переходные зоны с резкими физико-химическими градиентами [Krasnova, 2015]. Вертикальная структура оз. Кисло-Сладкое претерпевает сезонные и межгодовые изменения [Krasnova, 2015]. Многолетние наблюдения за этим водоемом показывают, что в случае высоких приливов и нагонных ветров происходит заброс большого количества морской воды в озеро, в результате чего стра-

тификация разрушается. Однако, характерная вертикальная структура со временем восстанавливается [Losyuk et al., 2015].

Градиенты физико-химических факторов, растворенных веществ и температуры воды влияют на вертикальное распределение различных организмов [Gulati et al., 2017].

Известно, что в меромиктических водоемах в зоне хемоклина к окрашенному слою, богатому бактериями, прилегает слой простейших – миксотрофов, способных переключаться с фотосинтеза на потребление готовых органических веществ и обратно [Краснова, 2021]. В меромиктических водоемах часто встречаются инфузории с фототрофными эндосимбионтами, динофлагелляты с клептопластидами (хлоропластами, позаимствованными у других микроводорослей) и криптофитовые жгутиконосцы [Краснова, 2021].

Целью данного исследования является изучение видового состава и вертикального распределения протистов в меромиктическом оз. Кисло-Сладкое.

Исследования состава протистов проводили в 2018 и 2021 гг., которые сильно различались по гидрологическим параметрам. Отбор проб воды проводили с различных горизонтов с последующей световой и сканирующей электронной микроскопией. Одновременно с отбором проб проводили основные гидрологические и гидрохимические измерения (температура, соленость, содержание растворенного кислорода, pH и окислительно-восстановительный потенциал, освещенность) для определения вертикальной стратификации водоема. Изучение активного и скрытого разнообразия и определение таксономической принадлежности протистов осуществляли с использованием световых микроскопов Leica DM2500 (Leica Microsystems, Германия) и Axio Scope (Carl Zeiss, Германия). Видовая идентификация некоторых протистов проводилась с помощью сканирующего электронного микроскопа TESCAN MIRA3 в Центре выявления и поддержки одаренных детей в Оренбургской области «Гагарин».

В июле 2018 г. озеро полностью соответствовало типовой зональности, тогда как моменту отбора проб в сентябре 2021 г. предшествовал сизигийный прилив, который добавил некоторое количество морской воды в озеро. На момент отбора проб воды в 2021 г. в оз. Кисло-Сладкое отсутствовали опресненный и анаэробный слои, был разрушен хемоклин. Соленость слоев ниже 1-1,5 м находилась в пределах 20-23‰, наличие кислорода было зарегистрировано во всех горизонтах.

В исследованном водоеме в 2018 и 2021 гг. найденные и идентифицированные виды протистов принадлежат к следующим макротаксономическим группам: SAR, Obazoa, Cryptista, Naptista, Excavata. Наибольшее количество обнаруженных видов относятся к SAR, Excavata и Obazoa. Среди SAR преобладают Alveolata и Stramenopiles. В каждом из исследованных периодов времени было обнаружено около 40 морфовидов.

Наиболее распространенными в исследованных образцах 2018 г. были представители Ochrophyta и Cercozoa. Такие таксоны как Choanoflagellata и Euglenozoa и представители Diatomea отмечались в поверхностном опресненном слое. Наиболее редкими, обнаруженными только в одном из горизонтов являлись таксоны Apusomonadida, Bicosoecida, Hexamitinae, Heteronematina. С хемоклином были связаны таксоны Dinophyta, Rhodomonas и Ciliophora. Среди инфузорий обнаружены представители родов *Prorodon*, *Plagiopyla* и *Metopus*, которые также отмечались в анаэробной зоне.

В исследованных горизонтах оз. Кисло-Сладкое в сентябре 2021 г. наиболее распространенными были такие таксоны, как Choanoflagellata, Diatomista, Chrysophyceae, Ciliophora, Ancyromonadida и Kinetoplastea. *Oxyrrhis marina* и представители Dinoflagellata отмечаются в слое с морской водой. Наиболее редкие таксоны: Filasterea, Bicosoecida, Centroplasthelida, Fornicata и Jakobida.

Инфузории *Cyclidium* sp. и *Mesodinium* sp. обнаружены по всей водной толще озера, тогда как *Oxytricha* sp. и *Vorticella* sp. были найдены на глубине 0,5 м, *Euplotes* sp. выявлен в слое с морской водой и придонном слое.

Наиболее распространенные виды, встречавшиеся как в поверхностных слоях, так и в толще воды: *Stephanoeca* sp., *Pteridomonas danica*, *Spumella* sp., *Neobodo designis*, *Rhynchomonas nasuta*, *Ancyromonas sigmoides*.

С применением методов световой и электронной микроскопии в оз. Кисло-Сладкое в 2018 и 2021 гг. выявлено широкое разнообразие гетеротрофных и миксотрофных протистов. Большая часть найденных и идентифицированных протистов из оз. Кисло-Сладкое являются эвригалинными и обнаруживаются как в морских, так и пресноводных местообитаниях. Однако, в образцах из оз. Кисло-Сладкое за 2021 г. выявлено больше морских видов, что вероятно связано с поступлением большого объема морской воды во время сизигийного прилива.

На момент отбора проб воды в 2021 г. в оз. Кисло-Сладкое отсутствовали опресненный и анаэробный слои, был разрушен хемоклин, поэтому большинство видов протистов были распространены по всей толще водоема.

Коллектив авторов выражает благодарность администрации Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова МГУ им. М. В. Ломоносова и Центра выявления и поддержки одаренных детей в Оренбургской области «Гагарин» за содействие в проведении данного исследования

Библиографические ссылки

Краснова Е. Д. Экология меромиктических озер России. 1. Прибрежные морские водоемы // Водные ресурсы. М.: Наука, 2021. Т. 48, №3. С. 322-333. DOI: 10.31857/S0321059621030093.

Krasnova E., Voronov D., Frolova N. et al. Salt lakes separated from the White Sea // EARSeL eProceedings, Special Issue: 1st Student Workshop on Ecology and Optics of the White Sea (2014). 2015. Vol. 14(S1). P. 8-22. DOI: 10.12760/02-2015-1-02.

Gulati Ramesh D., Zadereev Egor S., Degermendzhi Andrei G. Ecology of Meromictic Lakes. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), Springer, Cham. // Springer International Publishing AG. 2017. Vol. 228. 405 p. DOI.org/10.1007/978-3-319-49143-1.

Losyuk G., Kokryatskaya N., Krasnova E. Formation of hydrogen sulfide in isolated basins at the Karelian of the White Sea coast // EARSeL eProceedings: 1st Student Workshop on Ecology and Optics of the White Sea. 2015. Vol. 14(S1). P. 49-54.

УДК 581.132.1

С. А. Мошаров, И. В. Мошарова, А. С. Микаэлян
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
sampost@list.ru

ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ И БАКТЕРИАЛЬНОЙ ПРОДУКЦИИ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ГИДРОДИНАМИКИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Соотношение первичной и бактериальной продукции, определяющее пищевую эффективность первого уровня трофической цепи, в определенной степени зависит от гидродинамических условий, связанных с вихревыми структурами.

Ключевые слова: первичная продукция, бактериальная продукция, соотношение первичной и бактериальной продукции, циклонические вихри, антициклонические вихри

Первичная продукция (ПП) является основой всех трофических цепей в любой экосистеме. Созданное растениями в процессе фотосинтеза органическое вещество служит пищей для гетеротрофных организмов, т.е. источником вещества и энергии для их жизнедеятельности. Первичная продукция в водной экосистеме представляет собой прирост биомассы фитопланктона («взвешенная ПП») и повышение концентрации метаболитов фитопланктона в виде растворенного органического вещества («растворенная ПП»). Взвешенная ПП служит пищей для растительноядных животных, в основном ракообразных, а те в свою очередь – пищей для хищников. Таким образом взвешенная ПП определяет функционирование паст-

бищной пищевой цепи. Растворенная ПП не может потребляться другими организмами, кроме гетеротрофных бактерий, которые используют РОВ для питания и формирования собственной биомассы. Бактериальная биомасса уже доступна для потребления простейшими – гетеротрофными нанофлагеллятами и циллиатами. В свою очередь простейшие являются важными пищевыми объектами для более крупных инфузорий и других представителей микропланктона. Протисты же выедаются многоклеточным планктоном. Кроме автохтонного РОВ, гетеротрофные бактерии потребляют также и аллохтонное РОВ. Вовлечение гетеротрофными бактериями синтезированного в процессе ПП растворенного органического вещества в трофические цепи принято называть «микробной петлей» [Azam et al., 1983; Копылов, Косолапов, 2011].

Пастбищная трофическая цепь, основанная на фитопланктоне, во многих случаях более эффективна, чем основанная на бактериях [Berglund et al., 2007; Degerman et al., 2018], и поэтому условия среды, ведущие к доминированию продукции гетеротрофных бактерий, могут приводить к более низкой эффективности пищевой сети и более низкой продукции высших трофических уровней [Berglund et al., 2007; Dahlgren et al., 2011]. Кроме того, пищевое качество бактерий более низкое, чем фитопланктона. Биомасса бактерий обычно лишена важных липидов и жирных кислот, которые жизненно необходимы для питающихся ими животных [Larsson, Hagstrom, 1982], и имеют относительно низкое отношение углерод: азот: фосфор (C:N:P = 50:10:1) [Andersson et al., 2018]. С другой стороны, биомасса эукариот соответствуют отношению Редфилда (106:16:1) и в пищевом отношении они более эффективны. Следовательно, факторы окружающей среды, которые поворачивают основание пищевой сети от фитопланктонного к бактериальному доминированию, оказывают влияние на всю трофическую структуру и продуктивность планктонного сообщества [Andersson et al., 2018].

Целью данной работы было исследование изменчивости соотношения первичной и бактериальной продукции в экосистеме Черного моря в различных гидрофизических условиях в летний период.

Исследования первичной и бактериальной продукции были проведены во время рейса №118 НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ» с 14-28 августа 2021 г. в северо-восточной части Черного моря.

Станции, на которых проводились исследования, были выбраны в соответствии с гидродинамическими особенностями северо-восточной части моря, которые определялись на основании анализа данных спутниковой альтиметрии, подкрепленном данными STD-зондирования.

Определение скорости первичной продукции (ПП) проводили экспериментально радиоуглеродным методом [Steeemann-Nielsen, 1952]. Экспонирование флаконов осуществляли по методу имитации световых и температурных условий в оригинальном лабораторном инкубаторе с регулируемой светодиодной подсветкой и поддержанием температуры [Мошаров и др., 2015].

Продукцию бактериальных клеток (БП) определяли в «живых» пробах морской воды методом «разбавления» по изменению их численности в изолированных пробах воды, инкубируемых в течение 24-48 ч в климатическом инкубаторе при температуре *in situ*. Для устранения бактериотрофных организмов пробы морской воды разбавляли 1:10 морской водой, взятой из места отбора пробы и профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 0,20 мкм [Ducklow, Hill, 1985]. Эксперименты проводили в двукратной повторности. Продукцию бактериопланктона (мг С/м³ сут или кл/мл/сут) рассчитывали, как произведение удельной скорости роста и биомассы (или численности) бактерий в неразбавленной морской воде.

Согласно данным альтиметрии, ст. 1 находилась в зоне циклонической завихренности, охватывающей почти весь глубоководный бассейн моря, о чем свидетельствует высокое положение изопикн. Изопикна 14,5 сигма-т располагалась на глубине 35-40 м. Соленость также показывала явный подъем. Изогалина 19 находилась на глубине 40-50 м. Ст. 17 находилась в центре мезомасштабного циклонического вихря, расположенного в восточной части общей циклонической зоны моря, что было видно по выклиниванию на поверхность изопикны

12 сигма-т. Температура воды на ст. 17 снизилась до 20,8°C по сравнению со значениями 24-26°C, которые наблюдались в общей зоне циклонической завихренности на ст.1. Ст. 22 была расположена в зоне антициклонической завихренности у Кавказского побережья. Для этого района было характерно наиболее глубокое залегание основного пикноклина. Здесь изопикна 14,5 сигма-т располагалась на глубине 60-80 м, а изогалина 19 находилась на глубине 90-100 м. Ст. 35 являлась почти повторением ст. 1, где располагался хорошо выраженный восточный мезомасштабный циклонический вихрь. Ст. 42 находилась на периферии общей циклонической завихренности в центральной части моря.

Толщина эвфотического слоя, нижняя граница которого определялась как глубина проникновения 1% поверхностной солнечной радиации, на исследованных станциях варьировала от 8 до 38 м. Основная часть первичной продукции была сосредоточена в верхнем 10 м слое, варьируя от 5,38 до 30,2 мг С/м³ сут. При этом на ст. 22, расположенной в зоне антициклонической завихренности, величина ПП была максимальной (30,2 мг С/м³ сут), превышая значения на других станциях в несколько раз. На станциях, расположенных в зоне мезомасштабной циклонической завихренности, величины ПП составляли 5,38-8,37 мг С/м³ сут. Максимум хлорофилла «а», отражающий обилие фитопланктона, формировался слое 20-25 м, где его концентрация варьировала в пределах 0,78-1,93 мг/л. На ст. 22 концентрации хлорофилла «а» были высокой во всем эвфотическом слое, и значение хлорофильного максимума (1,93 мкг/л) здесь было почти в 2 раза выше, чем на других станциях. Интегральная ПП также была максимальной на ст. 22 в центре антициклонического вихря (240 мг С/ м³ сут), превышая значения на других рассматриваемых станциях в 1,7-3,2 раза.

Продукция бактериопланктона (БП) варьировала от 0,08 до 19,30 мг С/м³ сут, при среднем значении 7,63 мг С/м³ сут. Максимально высокие значения БП были отмечены на ст. 22 в слое 0 м – 18,82 мг С/м³ сут и в слое 22 м – 19,30 мг С/м³ сут, среднее значение БП на этой станции – 8,85 мг С/м³ сут. Наиболее низкие средние значения БП установлены на ст. 1 – 5,81 мг С/м³ сут и ст. 42 – 4,01 мг С/м³ сут. На ст. 17 и 35 значения БП составили 8,37 и 6,46 мг С/м³ сут, соответственно. Интегральная БП была максимальной на ст. 17 в центре мезомасштабного циклонического вихря.

Общая интегральная продукция фитопланктона и бактерий в эвфотическом слое была максимальной на ст. 22 и несколько ниже – на ст. 17 (532 и 455 мг С/м² сут, соответственно). На остальных станциях (1, 35 и 42) значения этого параметра были почти в два раза ниже. Наиболее высокой доля ПП в общей интегральной продукции (43-51%) была на ст. 1, 22 и 42. Зоны мезомасштабных циклонических вихрей (ст. 17 и 35) характеризовались значительным преобладанием гетеротрофной (бактериальной) продукцией (73-82%).

Вертикальное распределение величин соотношения ПП и БП также различалось для станций в циклонических вихрях и вне их. На ст. 17 и 35, расположенных в центре циклонического вихря, доля ПП в общей продукции была низкой (менее 30%) на всем протяжении эвфотической зоны. На ст. 1 в зоне циклонической завихренности доля ПП существенно увеличивалась от 26% на поверхности до 58% на 15 м, но затем снижалась до 25% на 30 м. На ст. 22 в зоне циклонической завихренности у Кавказского побережья наблюдалась обратная картина – высокая доля ПП в верхнем 10-м слое (49-62%) и существенное снижение до 9% на 22 м. Аналогичное распределение доли ПП было и на ст. 42 – высокие значения (53-60%) в верхнем 10-м слое и снижение в нижележащем слое воды. Следует отметить такую особенность вертикального распределения соотношения ПП и БП, как значительное увеличение доли автотрофной продукции в нижней части эвфотического слоя на ст. 17 и 42 (до 65 и 96%, соответственно). Это было связано с уменьшением БП на этих горизонтах.

Таким образом, соотношение первичной и бактериальной продукции, определяющее пищевую эффективность первого уровня трофической цепи, в определенной степени зависит от гидродинамических условий, связанных с вихревыми структурами. В центре мезомасштабного циклонического вихря значительно преобладает бактериальная (гетеротрофная) продукция.

Библиографические ссылки

Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.

Мошаров С. А., Гонтарев С. В., Корсак М. Н. Новый фитоинкубатор с регулировкой температуры и освещенности для определения первичной продукции // Безопасность в техносфере. 2015. №4. С. 3-9.

Andersson A., Brugel S., Paczkowska J. et al. Influence of allochthonous dissolved organic matter on pelagic basal production in a northerly estuary // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2018. Vol. 204. P. 225-235.

Azam F., Fenchel T., Field J. G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. Vol. 10. P. 257-263.

Berglund J., Muren U., Båmstedt U. et al. Efficiency of a phytoplankton and a bacterial-based food web in a pelagic marine system // Limnol. Oceanogr. 2007. Vol. 52. P. 121-131.

Dahlgren K., Eriksson-Wiklund A.-K., Andersson A. The influence of autotrophy, heterotrophy and temperature on pelagic food web efficiency in a brackish water system // Aquat. Ecol. 2011. Vol. 45. P. 307-323.

Degerman R., Lefebure R., Bystrom P. et al. Food web interactions determine energy transfer efficiency and top consumer responses to inputs of dissolved organic carbon // Hydrobiologia. 2018. Vol. 805. P. 131-146.

Ducklow H. W., Hill S. M. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings // Limnol. Oceanogr. 1985. Vol. 30, №2. P. 239-259. DOI.org/10.4319/lo.1985.30.2.0239.

Larsson U., Hagstrom Å. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient // Mar. Biol. 1982. Vol. 67, №1. P. 57-70.

Steemann-Nielsen E. The use of radio-active carbon (C14) for measuring organic production in the sea // Journal du Conseil/Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer. 1952. Vol. 18. P. 117-140.

УДК 578.4

И. В. Мошарова¹, А. И. Копылов², Е. А. Заботкина²

¹Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия;

²Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия)

ivmpost@mail.ru

**ВЛИЯНИЕ ГИДРОДИНАМИКИ ЧЕРНОГО МОРЯ
НА ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ
БАКТЕРИЙ И ПЛАНКТОННЫХ ВИРУСОВ**

В работе показана значительная роль вирусов-бактериофагов в снижении продукции гетеротрофного бактериопланктона (более чем на 20%) в северо-восточной части Черного моря. Предполагаем, что в области антициклонической завихренности формируются условия среды, ведущие к снижению устойчивости гетеротрофного бактериопланктона к вирусной инфекции.

Ключевые слова: гетеротрофный бактериопланктон, вириопланктон, Черное море, антициклоническая завихренность

Гетеротрофные бактерии и вирусные частицы (вирионы) являются самыми малыми по размерам, но наиболее многочисленными и функционально активными представителями планктона. Основная функция гетеротрофного бактериопланктона в водных экосистемах – деструкция легкоокисляемых органических веществ. В результате этого процесса в водную сре-

ду поступают соединения азота и фосфора, необходимые для функционирования фитопланктона. Помимо этого, согласно концепции «микробной петли» [Копылов, Косолапов, 2011; Azam et al., 1983], гетеротрофные бактерии являются основными потребителями растворимых органических веществ, выделившихся в результате жизнедеятельности или посмертного разложения клеток фитопланктона, и являются важным пищевым ресурсом для фаготрофных протистов и многоклеточных беспозвоночных. Таким образом, гетеротрофные бактерии являются важнейшим компонентом планктонных трофических сетей, через который проходит большая часть потока углерода в водных экосистемах [Копылов, Косолапов, 2011].

Вириопланктон в водных экосистемах контролирует численность прокариот, вызывая лизис и гибель бактериальных клеток, высвобождает органические субстраты и соединения биогенных элементов, тем самым исключая их поступление на более высокие трофические уровни. Показано, что вириопланктон может лизировать до 60-100% суточной бактериальной продукции [Weinbauer, 2004; Wommack, Colwell, 2000]. При этом, крупные вирусные частицы сами могут служить источником пищи для гетеротрофных бактерий и простейших [Jacquet et al., 2010].

Известно, что многие факторы среды (температура воды, соленость, скорость течения, доступность легкоокисляемых органических соединений, биогенных веществ и др.) влияют на численность и продукцию планктонных бактерий [Sorokin, 2002; Sorokin et al., 1995], а также вирусов-бактериофагов [Weinbauer, 2004], и, следовательно, – на сбалансированность функционирования этих двух важных компонентов планктона, что во многом определяет эффективность функционирования планктонных трофических цепей.

Особенности распространения и функционирования гетеротрофного бактериопланктона в Черном море довольно хорошо изучены [Копылов, Косолапов, 2011; Sorokin, 2002; Sorokin et al., 1995]. В то время как исследования планктонных вирусов-бактериофагов, вызывающих лизис клеток и снижение продукции гетеротрофных бактерий в Черном море, практически не известны. Отсутствуют исследования влияния гидродинамических условий Черного моря на численность и функционирование вириопланктона.

В связи с этим были поставлены задачи:

1) Исследовать численность и распространение планктонных вирусов и гетеротрофных бактерий в северо-восточной части Черного моря.

2) Оценить степень инфицирования гетеротрофного бактериопланктона вирусами и снижение его продукции в результате вирусного лизиса в водах исследованных станций Черного моря.

3) Исследовать влияние гидродинамических особенностей Черного моря на количественные и продукционные характеристики вирио- и бактериопланктона.

Исследования были проведены в течение рейса №118 НИС «ПРОФЕССОР ВОДЯНИЦКИЙ» с 14-28 августа 2021 г. в северо-восточной части Черного моря, в территориальных водах Российской Федерации. Станции для отбора проб были выбраны в соответствии с гидродинамическими особенностями северо-восточной части моря, которые определялись на основании анализа данных спутниковой альтиметрии и данных STD-зондирования. Пробы воды были отобраны из фотического слоя водной толщи (от 0 до 60 м). Пробы для определения численности и биомассы бактерио- и вириопланктона фиксировали глутаральдегидом, (предварительно профильтрованным через фильтр с диаметром пор 0,02 мкм (Whatman) до конечной концентрации в пробе 2%. Численность и размеры бактериальных клеток определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуоресцентного красителя 3,6-bis(dimethylamino)acridine (акридин оранжевый) и черных ядерных фильтров с диаметром пор 0,2 мкм (Osmonics, USA) [Porter, Feig, 1980; Posch et al., 2001]. Сырую биомассу бактерий вычисляли путем умножения их численности на средний объем клеток. Содержание углерода в бактериальных клетках (С, фг С/кл) рассчитывали с использованием аллометрического уравнения, наиболее подходящего для клеток, окрашенных акридином оранжевым: $C=120V^{0.72}$ [Norland, 1993; Posch et al., 2001]. Продукцию бактериальных клеток (РВ) определяли в «живых» пробах морской воды методом «разбавления» по изменению их численности в изолированных пробах воды, инкубируемых в течение 24-48 ч в климатическом

инкубаторе при температуре *in situ*. Для устранения бактериотрофных организмов пробы морской воды разбавляли 1:10 морской водой, взятой из места отбора пробы и профильтрованной через мембранный фильтр с диаметром пор 0,20 мкм [Ducklow, Hill, 1985]. Удельную скорость роста численности/биомассы бактерий (μ , $ч^{-1}$) вычисляли по формуле: $\mu = (\ln N_t - \ln N_0) / t$, где N_0 и N_t – численности/биомассы бактерий в начале и в конце инкубации, t – время инкубации, часы в разбавленных пробах воды. Продукцию бактериопланктона (P_v , мг C/m^3 сут или кл/мл/сут) рассчитывали, как произведение удельной скорости роста и биомассы (или численности) бактерий в неразбавленной морской воде. Численность планктонных вирусных частиц (NV) определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома SYBR Green I и фильтров из оксида алюминия Anodisc (Wathman) с диаметром пор 0,02 мкм [Noble, Fuhrman, 1998].

Для определения частоты видимых инфицированных вирусами гетеротрофных бактерий (*FVIC* – Frequency of visible infected cells) и среднего количества зрелых фагов в инфицированных бактериях (BS), а также размеров капсидов вирусов применяли метод электронной трансмиссионной микроскопии (ТЭМ). Вирусы и бактерии осаждали центрифугированием при 100000 g (35000 об/мин) в течение 2 ч с использованием ультрацентрифуги OPTIMA L-90k (Beckman Coulter, США) на никелевые сеточки плотностью 400 мешей, покрытые пилоформом с угольным напылением. Сеточки просматривали в электронном микроскопе JEM1011 (Jeol, Япония) при увеличении $\times 50000 - 50000$. Для каждой пробы готовили две сеточки. На каждом препарате учитывали не менее 800 клеток бактерий. Для расчета доли всех инфицированных клеток бактерий *FIC* (Frequency of infected cells), использовали уравнение: $FIC = 7,1FVIC - 22,5FVIC^2$ [Binder, 1999], где *FVIC* – Frequency of visible infected cells. Долю бактерий, погибших в результате вирусного лизиса, в общей смертности бактериопланктона – вирус-индуцированную смертность бактериопланктона *VMB* (Viral-mediated mortality of bacteria), определяли по формуле: $VMB = (FIC + 0,6FIC^2) / (1 - 1,2FIC)$ [Binder, 1999]. В расчетах использовали абсолютные значения *FVIC* и *FIC*.

Интегрированные по глубине значения были рассчитаны по методу трапеции. Средне-взвешенные значения параметров для водной толщи рассчитывали путем интегрирования значений по глубине и делением на значение глубины.

Согласно данным альтиметрии ст. 1, находилась в зоне циклонической завихренности, охватывающей почти весь глубоководный бассейн моря, о чем свидетельствует высокое положение изопикн. Изопикна 14,5 сигма-т располагалась на глубине 35-40 м. Соленость также показывала явный подъем. Изогалина 19 находилась на глубине 40-50 м. Ст. 17 находилась в центре мезомасштабного циклонического вихря, расположенного в восточной части общей циклонической зоны моря, что было видно по выклиниванию на поверхность изопикны 12 сигма-т. Температура воды на ст. 17 снизилась до 20,8°C по сравнению со значениями 24-26°C, которые наблюдались в общей зоне циклонической завихренности на ст. 1. Ст. 22 была расположена в зоне антициклонической завихренности у Кавказского побережья. Для этого района было характерно наиболее глубокое залегание основного пикноклина. Здесь изопикна 14,5 сигма-т располагалась на глубине 60-80 м, а изогалина 19 находилась на глубине 90-100 м. Ст. 35 являлась почти повторением ст. 1, где располагался хорошо выраженный восточный мезомасштабный циклонический вихрь. Ст. 42 находилась на периферии общей циклонической завихренности в центральной части моря.

Численность бактериопланктона (NB) варьировала от 0,26 до 1,15 млн кл./мл, при среднем значении 0,70 млн кл./мл. Максимальные значения NB (среднее – 0,85 млн кл./мл, варьирование от 0,45 до 1,15 млн кл./мл) были обнаружены на ст. 22, расположенной в зоне антициклонической завихренности. В водах ст. 17 и 35, расположенных в центре мезомасштабного циклонического вихря, средние значения NB оказались ниже – 0,62 и 0,61 млн кл./мл, соответственно. NB на ст. 1 и 42 (средние – 0,62 и 0,72 млн кл./мл) практически не отличалась от таковой на ст. 17 и 35.

Биомасса бактериопланктона (BB) варьировала от 2,5 до 40,2 мг C/m^3 , при среднем значении 14,68 мг C/m^3 . Максимально высокие значения BB в среднем для столба воды были определены на ст. 22 – среднее 30,34 мг C/m^3 , варьирование от 17,5 до 40,2 мг C/m^3 . В водной

толще ст. 17 и 35, расположенных в центре циклонического вихря, значения ВВ (средние значения 13,05 и 7,28 мг С/м³, соответственно) оказались значительно ниже, чем в водах ст. 22. Средние значения ВВ в водах ст. 1 и 42 составили 7,10 и 14,8 мг С/м³, они также были ниже значений этого параметра на ст. 22.

Продукция бактериопланктона (РВ) варьировала от 0,08 до 19,30 мг С/м³ сут, при среднем значении для станций разрезов 7,63 мг С/м³ сут. Максимально высокие значения РВ были отмечены в водах ст. 22 в слое 0 м – 18,82 мг С/м³ сут и в слое 22 м – 19,30 мг С/м³ сут, среднее значение РВ на этой станции – 8,85 мг С/м³ сут. Наиболее низкие средние значения РВ установлены на ст. 1 – 5,81 мг С/м³ сут и ст. 42 – 4,01 мг С/м³ сут. На ст. 17 и 35 значения РВ были немного выше, чем на ст. 1 и 42, и составили 8,37 и 6,46 мг С/м³ сут, соответственно.

Численность вирионов (NV) значительно варьировала от 1,67 до 65,97 млн частиц/мл, при среднем значении 23,34 млн частиц/мл. Максимальные значения NV отмечены на ст. 42 – среднее значение 45,23 млн частиц/мл, варьирование от 22,31 до 65,97 млн частиц/мл. Высокой NV оказалась в водах ст. 22, она составила в среднем 20,44 млн частиц/мл (размах варьирования от 11,25 до 36,8 млн частиц/мл). Минимальные значения NV отмечались на ст. 17 и 35 (средние – 17,8 и 18,3 млн частиц/мл).

Численность бактерий с прикрепленными вирусами (Nbv) варьировала от 0,04 до 0,35 млн кл./мл, составляя в среднем 0,16 млн кл./мл. В среднем Nbv была максимальной на ст. 22 – 12,41 млн кл./мл, минимальной на ст. 1 и 42 – (средние значения 4,42 и 4,77 млн кл./мл). Число зрелых фагов на одну бактериальную клетку (BS) варьировало от 0 до 75 фагов/клетку, при среднем значении 24 фага/клетку. Максимальное среднее значение BS для столба воды было отмечено на ст. 22, оно составило 39 фагов на клетку, а минимальное – на ст. 17 – 14 фагов на клетку.

Доля бактерий с прикрепленными вирусами (N_{BV}/N_{BV}) варьировала от 10,7 до 34,5%. Максимальные значения N_{BV}/N_{BV} выявлены на ст. 22, в среднем – 24%. Минимальная N_{BV}/N_{BV} была обнаружена на ст. 42, ее среднее значение – 18,32%. Доля бактерий с видимыми фагами внутри бактериальной клетки (*FVIC*, %) варьировала от 0 до 4,9%, среднее значение для станций разреза – 1,9%. Максимальные значения *FVIC*, были определены на ст. 22 – в среднем 2,29% и ст. 35 – в среднем 2,25%, а минимальные (среднее 1,81 и 1,89%) – на ст. 42 и 1. Доля бактерий, инфицированных вирусами, в общей численности гетеротрофных бактерий (*FIC*, %) варьировала от 0 до 29,4%, среднее – 12,5%. Максимальные значения *FIC* обнаружены на ст. 22 и 35 – (средние 14,43 и 14,64%, соответственно). На ст. 1, 17 и 42 – значения *FIC* оказались ниже, и составляли в среднем 12%.

Вирус индуцированная смертность бактерий (*VMB*, %) составляла от 0 до 53% от продукции бактерий, среднее – 17%. Максимальное среднее значение *VMB* – 23% было определено для ст. 22, а минимальные значения *VMB* – 15% для ст. 44 и ст. 1 – 16,3%.

Таким образом, на ст. 22, расположенной в зоне антициклонической завихренности, у Кавказского побережья был обнаружен максимально обильный бактериопланктон (среднее NB для столба воды – 0,85 млн кл./мл) с высокими значениями биомассы (среднее ВВ для столба воды 30,34 мг С/м³). При этом численность вириопланктона в водах этой станции была сравнительно невысокой (среднее NV – 20,4 млн частиц/мл), но в то же время в водах ст. 22 было обнаружено значительное количество бактериальных клеток с прикрепленными вирусами (Nbv – 0,21 млн кл./мл), довольно высоким были значения *FVIC* – 2,29% и *FIC* – 14,4%, BS – 39 зрелых фагов/клетку. Вирус индуцированная смертность бактерий на этой станции составила 23% от РВ. Очевидно, что более высокая вирусная инфекционная нагрузка на бактериальные клетки обусловила значительные потери продукции бактериопланктона на ст. 22, расположенной в области антициклонической завихренности.

Таким образом, нами впервые установлена значительная роль вирусов-бактериофагов в снижении бактериальной продукции (более чем на 20%) в водах северо-восточной части Черного моря. Показано, что в водах антициклонической завихренности формируются условия среды, ведущие к снижению устойчивости гетеротрофного бактериопланктона к вирусной инфекции и, соответственно, к значительному снижению продукции бактериопланктона, несмотря на высокие значения его численности и биомассы.

Библиографические ссылки

Копылов А. И., Косолапов Д. Б. Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем. Ижевск: КнигоГрад, 2011. 332 с.

Azam F., Fenchel T., Field J. G. et al. The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1983. Vol. 10. P. 257-263.

Binder B. Reconsidering the relationship between virally induced bacterial mortality and frequency of infected cells // *Aquat. Microb. Ecol.* 1999. Vol. 18. P. 207-215. DOI.org/10.3354/ame018207.

Ducklow H. W., Hill S. M. The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings // *Limnol. Oceanogr.* 1985. Vol. 30, №2. P. 239-259. DOI.org/10.4319/lo.1985.30.2.0239.

Jacquet S., Miki T., Noble R., Peduzzi P., Wilhelm St. Viruses in aquatic ecosystems: important advancements of the last 20 years and prospects for the future in the field of microbial oceanography and limnology // *Advances in Oceanography and Limnology.* 2010. Vol. 1, №1. P. 97-141.

Noble R. T., Fuhrman J. A. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria // *Aquatic Microbial Ecology.* 1998. Vol. 14, №2. P. 113-118.

Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria. In: P. F. Kemp, J. J. Cole, B. F. Sherr, E. B. Sherr (Eds.), *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology.* Lewis Publ, Boca Raton, 1993. P. 303-308.

Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol. Oceanogr.* 1980. Vol. 25, №5. P. 943-948.

Posch T., Loferer-Kroßbacher M., Gao G. et al. Precision of bacterioplankton biomass determination: a comparison of two fluorescent dyes, and of allometric and linear volume-to carbon conversion factors // *Aquat. Microb. Ecol.* 2001. Vol. 25. P. 55-63.

Sorokin Y. I. *The Black Sea: Ecology and Oceanography.* Backhuys Publishers, Leiden. 2002.

Sorokin Y. I., Sorokin P. Y., Avdeev V. A., Sorokin D. Y., Ilchenko S. V. Biomass, production and activity of bacteria in the Black Sea, with special reference to chemosynthesis and the sulfur cycle. *Hydrobiologia.* 1995. 308: 61-76.

Weinbauer M. G. Ecology of prokaryotic viruses // *FEMS Microbiol. Rev.* 2004. Vol. 28. P. 127-181.

Wommack K. E., Colwell R. R. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems // *Microb. Mol. Biol. Rev.* 2000. Vol. 64, №1. P. 69-114.

УДК 574/577:591.95(261.245)

Е. Н. Науменко¹, И. В. Телеви²

(¹Калининградский государственный технический университет, Калининград, Россия;

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия)

elenan.naumenko@gmail.com

**АМБИВАЛЕНТНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ ВСЕЛЕНЦЕВ:
РОЛЬ *CERCOPAGIS PENGOI* (OSTROUMOV, 1891) В ПРИБРЕЖНЫХ
ЭКОСИСТЕМАХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

На основании многолетних исследований в режиме мониторинга в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря рассматривается амбивалентность ветвистых рачков-вселенцев *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) и динамика их экосистемных эффектов. Получены данные о влиянии вселенца на таксономическую структуру

зоопланктона и его продукционные характеристики. Установлено, что в многолетнем аспекте величина пресса *C. pengoi* на зоопланктон, рассчитанная по импакт-индексу, снизилась. В то же время, численность и продукция доминирующих видов Rotifera, Cladocera и Copepoda также снизились. Для прогностических целей рассчитаны уравнения зависимости величины пресса хищного вселенца *C. pengoi* на сообщество от суточной продукции нехищного зоопланктона.

Ключевые слова: Вислинский залив, Балтийское море, зоопланктон, *Cercopagis pengoi*, таксономическая структура, продукция, импакт-индекс

Проникновение чужеродных видов в новые местообитания является одной из причин глобальных изменений в биогеографии, которые тесно связаны с влиянием человека на окружающую среду [Ojaveer et al., 2021; Ricciardi et al., 2021]. Многие вселенцы вызывают неблагоприятные последствия и/или представляют повышенный риск воздействия на местные виды, сообщества и экосистемы [Ojaveer et al., 2021; Telesh, Naumenko, 2021; Vilizzi et al., 2021]. Другие чужеродные виды в новой среде обитания не оказывают заметного влияния или этот эффект запаздывает, иногда из-за многомерной дифференциации ниш, которая смягчает воздействие вселенца на аборигенные сообщества [Telesh et al., 2016; Borza et al., 2021].

Вислинский залив Балтийского моря неоднократно подвергался инвазиям чужеродных вселенцев, одним из которых стал *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), Понто-каспийский хищный вид планктонных кладоцер, впервые обнаруженный в водоеме в 1999 г. [Науменко, Полунина, 2000]. Целью данного исследования было изучение неоднозначной роли вселенца *C. pengoi* в экосистеме Вислинского залива. Материалом для исследования послужили пробы зоопланктона, собранные в 1999-2020 гг. в российской части залива. Пробы отбирали 5-литровым планктонобатором ДК в режиме мониторинга один раз в месяц, с мая по октябрь, на 9-ти стандартных станциях, расположенных согласно гидрологическому делению водоема. Камеральная обработка проб и статистический анализ данных проводили по стандартным методикам, описанным ранее [Науменко, Телеш, 2019].

Сообщество мезозоопланктона Вислинского залива характеризовалось преобладанием Copepoda и Rotifera по численности, а также Copepoda и Cladocera – по биомассе. Доминирующими видами среди коловраток были *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Keratella quadrata* (O. F. Muller, 1786), *Brachionus angularis* Gosse, 1851 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). Каляноиды *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и *Acartia tonsa* Dana, 1849 были самыми многочисленными видами среди веслоногих рачков. *Diaphanosoma brachiurum* (Liévin, 1848) была наиболее распространенным растительноядным ветвистоусым ракообразным на протяжении всего периода исследований. Инвазийные хищные кладоцеры *C. pengoi* в целом составляли относительно небольшую долю в общей численности ветвистоусых рачков (в среднем 12,3%), в то время как их доля в общей биомассе кладоцер была довольно значительной и составляла 44,6% в среднем за 1999-2020 гг. До вселения *C. pengoi* доля веслоногих ракообразных (Copepoda) в биомассе зоопланктона Вислинского залива составляла около 70%. Однако натурализация крупного хищника в планктонном сообществе способствовала снижению вклада Copepoda в общую биомассу зоопланктона более чем вдвое, до 30%. Одновременно возросла роль мелких Rotifera (44%). В летний период преобладали науплиальные и младшие копепоидитные стадии *E. affinis* и *A. tonsa*, что выражалось в сокращении биомассы копепод. Снижение биомассы копепод, служащих основой кормовой базы молоди балтийской сельди, негативно сказалось на состоянии пищевых ресурсов этих рыб-планктофагов.

Влияние пресса хищников *Cercopagis* на зоопланктон оценивалось по импакт-индексу согласно формуле И. В. Телеш с соавт. во время максимального развития популяции *C. pengoi* [Телеш и др., 2001]. Значения импакт-индекса положительно коррелировали со среднемесячной суточной продуктивностью наиболее массовых копепод, *E. affinis*, в те же месяцы. Результаты показали, что максимальные значения воздействия хищного планктонного вселенца обычно регистрировались в июне. В последующие месяцы – в июле и августе, т.е. после наивысшего пресса *C. pengoi* – продукция *E. affinis* существенно снижалась. Этот

результат позволил сделать вывод, что науплиальные стадии и молодь *E. affinis* были предпочтительной пищей для церкопагиса в Вислинском заливе.

Основным положительным эффектом инвазии *C. pengoi* стало увеличение видового разнообразия планктона за счет натурализации в экосистеме нового беспозвоночного хищника. Эта успешная инвазия способствовала перестройке пелагической пищевой сети, тем самым повысив стабильность сообщества зоопланктона и его устойчивость к стрессовым воздействиям [Науменко, 2010; Науменко, Телеш, 2019; Telesh, Naumenko, 2021]. *C. pengoi* также способствовал усилению пищевой конкуренции между несколькими видами беспозвоночных и рыб в планктонных и бенто-пелагических сообществах экосистемы Вислинского залива, стимулируя обмен энергией и бенто-пелагические связи. Другая положительная роль этого вселенца заключается в том, что летом он может составлять значительную долю в рационе сеголетков балтийской сельди [Науменко, Ушакова, 2018].

Наиболее важным негативным эффектом *C. pengoi* в настоящее время служит элиминация церкопагисом планктонных клadoцер и молоди копепод; это ухудшает кормовую базу планктоноядных рыб и, следовательно, угрожает рыболовству в Вислинском заливе. Более того, даже несмотря на то, что *C. pengoi* является приемлемым источником пищи для некоторых видов рыб, многие рыбы избегают питаться этими клadoцерами из-за их длинной и острой хвостовой иглы, демонстрируя отрицательные значения индекса избирательности [Lankov et al., 2010]. Кроме того, интенсивная элиминация церкопагисом рачков-фильтраторов и, таким образом, снижение контроля «сверху» за массовым размножением фитопланктона, может способствовать усилению вредоносных цветений водорослей. Это, в свою очередь, создает риск повышения вероятности новых инвазий планктонных протистов – например, вселению в Вислинский залив (при благоприятных физико-химических условиях среды) потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J. D. Dodge, 1975, способных эффективно осваивать освобождающиеся ниши в прибрежных морских экосистемах [Telesh et al., 2016, 2020].

В итоге, амбивалентная роль *C. pengoi* в Вислинском заливе может быть в целом охарактеризована как негативное воздействие планктонного вселенца, модифицирующего водную экосистему [Telesh, Naumenko, 2021]. Учитывая относительно широкую экологическую нишу церкопагиса, можно предположить дальнейшее расширение его ареала и усиление преобразования прибрежных экосистем Балтийского моря, приводящее к сокращению кормовой базы рыб и интенсификации вредоносных цветений фитопланктона.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (проект №22-14-00056; ИТ; анализ современных представлений об экологических нишах потенциально токсичных инвазийных динофлагеллят) и по заданию Минобрнауки РФ (№122031100274-7; ИТ; анализ роли ветвистоусых рачков-вселенцев в прибрежных экосистемах Балтийского моря)

Библиографические ссылки

Науменко Е. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Калининград: АтлантНИРО, 2010. 198 с.

Науменко Е. Н. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря / Е. Н. Науменко, Ю. Ю. Полунина // Виды-вселенцы в Европейских морях России / Сб. науч. тр. Апатиты: Мурманский морской биологический институт, 2000. С. 121-129.

Науменко Е. Н. Воздействие вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря / Е. Н. Науменко, И. В. Телеш // Российский журнал биологических инвазий. 2019. Т. 2. С. 64-79.

Науменко Е. Н. Спектры питания молоди рыб Вислинского залива Балтийского моря / Е. Н. Науменко, А. Ю. Ушакова // Известия КГТУ. 2018. №51. С. 13-24.

Телеш И. В. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря / И. В. Телеш, П. В. Большагин, В. Е. Панов // Доклады Академии наук. 2001. №377 (3). С. 427-429.

Antsulevich A. *Cercopagis pengoi* – new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland / A. Antsulevich, P. Välipakka // Int. Rev. Hydrobiol. 2000. 85: 609-619.

Borza P. Multidimensional niche differentiation might buffer invasion impacts: the case of oligohaline corophiids (Crustacea: Amphipoda) in the Baltic Sea. / P. Borza, K. Arbačiauskas, M. L. Zettler // Biological Invasions. 2021. 23; 1891-1900. DOI.org/10.1007/s10530-021-02479-7.

Krylov P. I. Distribution and seasonal dynamics of the Ponto-Caspian invader *Cercopagis pengoi* (Crustacea, Cladocera) in the Neva Estuary (Gulf of Finland) / P. I. Krylov, D. E. Bychenkov, V. E. Panov, N. V. Rodionova, I. V. Telesh // Hydrobiologia. 1999. 393: 227-232. DOI: 10.1023/A:1003558919696.

Lankov A. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community / A. Lankov, H. Ojaveer, M. Simm, M. Pöllupüü, C. Möllmann // J. Fish Biol. 2010. №77 (10): 2268-2284.

Ojaveer H. Meta-analysis on the ecological impacts of widely spread non-indigenous species in the Baltic Sea / H. Ojaveer, J. Kotta, O. Outinen, H. Einberg, A. Zaiko, M. Lehtiniemi // Sci. Tot. Environ. 2021. 786: 147375. DOI.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147375.

Ojaveer H. On the role of *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem / H. Ojaveer, A. Lumberg // Proc. Est. Acad. Sci., Ser. Ecol. 1995. 5: 20-25.

Ricciardi A. Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change / A. Ricciardi, J. C. Iacarella, D. C. Aldridge, T. M. Blackburn, J. T. Carlton et al. // Environmental Reviews. 2021. 29: 119-141. DOI.org/10.1139/er-2020-0088.

Telesh I. V. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea / I. V. Telesh, H. Schubert, S. O. Skarlato // Harmful Algae. 2016. 59: 100-111. DOI.org/10.1016/j.hal.2016.09.006.

Telesh I. V. The impact of nuisance planktonic invaders on pelagic communities: a review of the Baltic Sea case studies. / I. V. Telesh, E. N. Naumenko // Protistology. 2021. 15 (4): 206-219. DOI:10.21685/1680-0826-2021-15-4-2.

Telesh I. V. The interplay of two invaders: can blooms of the potentially toxic dinoflagellates *Prorocentrum cordatum* be downregulated by the neritic copepods *Acartia tonsa*? / I. V. Telesh, A. N. Khanaychenko, S. O. Skarlato // Protistology. 2020. №14 (3): 103-111. DOI:10.21685/1680-0826-2020-14-3-1.

УДК 592:591.147

С. М. Никитина¹, Ю. Ю. Полунина²

¹Балтийский Федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия;

²Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)

swetmih@gmail.com; jul_polunina@mail.ru

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СТЕРОИДНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ И ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Выявлено сходство количественного содержания биологически активных стероидных соединений (БАСС) у разных групп беспозвоночных гидробионтов, человека, а также в водных экосистемах. Выдвинута гипотеза о существовании для БАСС у бионтов некой «физиологической константы», обеспечивающей оптимальное их полифункциональное.

Ключевые слова: стероидные соединения, беспозвоночные гидробионты, водные экосистемы

Биологически активные стероидные соединения (БАСС) – глюкокортикоиды, прогестерон, тестостерон и эстрогены выявлены у представителей практически всех типов беспозвоночных гидробионтов. Впервые глюкокортикоиды (гидрокортизон и кортикостерон) у беспозвоночных животных были выявлены и количественно (нмоль/г массы тела) определены нами в первой половине 70-х годов прошлого века [Никитина, 1977а]. Тогда же начато количественное изучение у них половых стероидов [Никитина, 1977б]. В дальнейшем были установлены содержание и динамика всего комплекса БАСС у разных групп беспозвоночных. Полифункциональность БАСС подтверждена участием изученных гормонов в регуляции поведения, реализации репродуктивных стратегий, регенерации и адаптивных процессов гидробионтов [Никитина, 2019].

Выявленные различия в пределах концентрационных диапазонов БАСС в изученных группах гидробионтов, объяснимы не только анатомическими особенностями, характерными для типа, но и полом, стадией полового цикла, образом жизни и возрастом (размером) животных.

В экспериментах по изучению реакции беспозвоночных на экзогенные БАСС использован широкий диапазон концентраций от 0,00002 до 2,0 мл/л исходного медицинского препарата (ИП) (концентрация в среде содержания животных). Для проведения хронических экспериментов были выбраны концентрации препаратов, обеспечивающие достоверные изменения жизнедеятельности гидробионтов при смертности меньше 50%, которые находились в пределах 0,02-0,2 мл ИП /л среды. Концентрация 0,02 мл ИП/л среды оказалась оптимальной. Концентрация БАСС в 1 мл ИП рассчитана на 5 л крови среднестатистического человека или на 50 кг массы его тела, т.е. 0,2 мл ИП /л крови и 0,02 мл ИП/кг массы тела человека. Это соответствует содержанию 28-1050 нмоль/л гидрокортизона, тестостерона – в диапазоне 0,1-38 пмоль/л, эстрадиола – 26-2400, прогестерона 0,3-2,90 пмоль/л крови. Концентрации изученных БАСС у представителей разных типов беспозвоночных гидробионтов очень сходны с концентрациями БАСС среднестатистического человека (г/тела) и некоторых высших растений (таблица 1).

Таблица 1 – Концентрации БАСС у беспозвоночных гидробионтов, человека и отдельных высших растений

БАСС	Гидрокортизон, нмоль/г	Тестостерон, пмоль/г	Прогестерон, пмоль/г	Эстрадиол, пмоль/г
Беспозвоночные гидробионты	1,35±0,91	0,89±0,50	3,30±0,39	0,38±0,17
<i>Homo sapiens</i>	0,3	1,56	3,46	0,1
<i>Triticum aestivum</i> * (пшеница)	-	-	0,2-5,8	-

* По [Janeczko et al., 2013]

Идентичность молекулярной структуры БАСС и ферментов стероидогенеза у бактерий, беспозвоночных и позвоночных животных, у которых они обеспечивают регуляцию таких жизненно важных процессов как адаптации (гидрокортизон и кортикостерон) и репродукция (половые стероиды), позволяет предположить существование единого эволюционного пути стероидогенеза у прокариот и эукариот (как одноклеточных, так и многоклеточных).

Нами выявлено влияние воды из нерестилища салаки на темпы роста и плодовитость дафний в эксперименте. В настоящее время существуют единичные сведения о содержании комплекса БАСС, выделяемых в процессе нереста рыб, и с половыми продуктами беспозвоночных гидробионтов [Ketata et al., 2007; Bing-hui et al., 2014]. Так, при нересте коралловых полипов, содержание свободных эстрогенов в водной среде было в диапазоне 0,03-277 пмоль/л [Twan et al., 2005, 2006]. Эти величины сопоставимы с содержанием эстрадиола в литре крови человека, т.е. в естественных водных экосистемах присутствие и функционирование БАСС в указанных концентрациях является естественным и обеспечивающим нормальную жизнедеятельность гидробионтов.

В конце 90-х годов XX века обострение проблемы «эндокринного разрушения» среды и необходимость оценить изменения, вызванные загрязнителями [Fernandes et al., 2011] вызвало потребность глубокого знания эндокринологии гидробионтов – беспозвоночных, необходимость оценить изменения, вызванные загрязнителями. Было выявлено антропогенное поступление БАСС, в т.ч. половых стероидов и их производных в естественные водотоки. Встал вопрос: выходят ли концентрации антропогенных БАСС за диапазон естественных концентраций в водоемах? В разных регионах Земного шара были определенные в воде концентрации антропогенных эстрогенов и их производных в диапазоне 0.001-0,3 пмоль/л [Баренбойм, Чиганова, 2012], которые практически не выходят за пределы естественных концентраций в водоемах, например, определяемые при нересте. Вероятно, отрицательное влияние антропогенных БАСС на гидробионтов может быть связано с действием измененных молекулярных структур и этот вопрос требует дальнейших исследований.

Проведенный анализ наших и литературных данных позволяет предположить существование у бионтов разного таксономического уровня некой «физиологической константы» – «оптимума» содержания БАСС и в организме, и в водной среде, обеспечивающего их оптимальное полифункциональное. Возможно, это могут быть величины, сходные с концентрациями БАСС в норме в крови человека. В настоящее время не разработаны ПДК по БАСС, в т.ч. половым стероидам, в природных водоемах, хотя в них отмечен рост концентраций этих соединений, попадающих туда в связи с антропогенной деятельностью и высоким уровнем производства медицинских препаратов. Учитывая выявленное влияние стероидных соединений почти на все группы гидробионтов, встает необходимость разработки ПДК по БАСС, особенно половым стероидам. Выявленные нами величины концентраций отдельных стероидов в теле гидробионтов и в целом в водных экосистемах, могут быть отправной точкой поиска конкретных ПДК для отдельных стероидных соединений в водоемах.

Часть данных проанализирована в рамках госзадания ИО РАН FMWE-2021-0007

Библиографические ссылки

Баренбойм Г. М., Чиганова М. А. Загрязнение поверхностных и сточных вод лекарственными препаратами. // Вода: химия и экология. 2012. №10. С.40-46.

Никитина С. М. Биологически активные стероидные соединения беспозвоночных животных. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2019. 371 с.

Никитина С. М. и др. Гидрокортизон и кортикостерон в телах и тканях некоторых беспозвоночных животных // Вестник Академии наук БССР, сер. Биологические науки. 1977. №2. С. 108-110.

Никитина С. М. и др. Препаративное выделение прогестерона, тестостерона и эстрогенов из тканей морских беспозвоночных // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 1977. №4. С. 443-447.

Bing-hui Z., Li-hui A., Chang H. et al. Evidence for the presence of sex steroid hormones in Zhikong scallop, *Chlamys farreri* // Journal of Steroid Biochem. 2014. Vol. 143. P. 199-206.

Fernandes D., Loi B., Cinta P. Biosynthesis and metabolism of steroids in molluscs // Journal of Steroid Biochem. 2011. Vol. 127. P. 189-195.

Janeczko A., Oklešťková J., Siwek A. et al. Endogenous progesterone and its cellular binding sites in wheat exposed to drought stress // J. Steroid Biochem. 2013. Vol. 138. P. 384-394.

Ketata I., Guermazi F., Rebai T. et al. Variation of steroid concentrations during the reproductive cycle of the clam *Ruditapes decussatus*: A one year study in the gulf of Gabès area // Journal of Comp. biochem. 2007. Vol. 147. P. 424-431.

Twan W.-H. et al. Corals have already evolved the vertebrate type hormone system in the sexual reproduction // Fish Physiology and Biochemistry. 2005. Vol. 31. №2-3. P. 111-115.

Twan W.-H., Hwang J.-S., Lee Y.-H. Hormones and reproduction in scleractinian corals // Journal of Comp. biochem. 2006. Vol. 144. P. 247-253.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ИХТИОПЛАНКТОНА В ВОДАХ МАРОККО В 2021 г.

Проанализированы особенности распределения и таксономический состав ихтиопланктона у побережья Марокко в осенний сезон 2021 г. В пробах был отмечен 51 вид икринок и личинок рыб из 29 семейств.

Ключевые слова: ихтиопланктон, ИЭЗ Марокко, особенности распределения

В АтлантНИРО на протяжении многих лет ведутся исследования ихтиопланктона в исключительной экономической зоне (ИЭЗ) Марокко. В 2021 г., после небольшого перерыва, эти исследования были продолжены. Нами проанализированы новые материалы по таксономическому составу ихтиопланктона и особенности распределения массовых рыб в раннем онтогенезе в ИЭЗ Марокко.

В водах северной части Центрально-Восточной Атлантики (ЦВА), куда входит ИЭЗ Марокко, в основном обитают представители субтропической и тропической ихтиофауны. Разными авторами здесь описывается от 800 до 1000 видов рыб. В верхнем 100-метровом слое над шельфом отмечается более 170 видов пелагических икринок и личинок рыб. Рассматриваемые виды населяют акватории, которые находятся в тропической климатической зоне. Массовыми представителями ихтиоценоза Марокко являются: европейская сардина *Sardina pilchardus*, европейская ставрида *Trachurus trachurus*, восточная скумбрия *Scomber colias*, круглая сардинелла *Sardinella aurita*, западноафриканская ставрида *Trachurus trecae*, европейский анчоус *Engraulis encrasicolus*, морские караси (сем. Sparidae), светящиеся анчоусы (сем. Myctophidae) и некоторые другие виды [Архипов, 2006; Архипов, Пак, Симонова, 2017а; Архипов, Пак, Симонова, 2017б; Доманевский Л.Н., 1998; Берников, Доманевский, Кудерский, Яковлев, 2002; Blache, Cadenat, Stauch, 1970; Rodriguez, Barton, Eve, Hernandez-Leon, 2001].

Вдоль атлантического побережья Марокко проходит насыщенное биогенами холодное Канарское течение, которое следует в юго-западном направлении. Возле крупных мысов образуются круговороты, имеющие долговременный характер. Места наибольших скоплений ихтиопланктона у берегов северо-западного побережья Африки приурочены к динамическим процессам поверхностных вод, наблюдающихся у мысов, и довольно постоянны. Эти районы являются местами нереста рыб и нагула их молоди [Архипов, 2006; Архипов, Пак, Симонова, 2017а; Архипов, Пак, Симонова, 2017б].

Цель предлагаемой работы – проанализировать новые данные по таксономическому составу ихтиопланктона, и рассмотреть особенности распределения массовых промысловых рыб в раннем онтогенезе в ИЭЗ Марокко в 2021 г.

Материалы собирались в экономической зоне Марокко (32°00'–21°00'с.ш.) в октябрь-ноябре 2021 г. Исследования проводились во время комплексной съёмки пополнения, выполняемой АтлантНИРО по стандартной методике. Осуществлялся ступенчато-косой лов планктоносборщиком Бонго-20 с газом №19 на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1,5–3 минуты на каждом горизонте при скорости судна 2,0–3,0 уз. [Методические указания ..., 1983] Дальнейшая обработка материалов производилась в лабораторных условиях под бинокулярными микроскопами МБС-10 (увеличение 8 × 2, 8 × 4). В ходе камеральной обработки определялся видовой состав икринок и личинок рыб, и подсчитывалось их количество. Определение представителей некоторых семейств до вида было затруднено.

В результате наших исследований в ИЭЗ Марокко в осенний сезон 2021 г. был отмечен 51 вид икринок и личинок рыб из 29 семейств. Список семейств и видов в ихтиопланктонном комплексе рассматриваемого района представлен в таблице 1.

Места основных нерестилищ и нагула молоди массовых неритических рыб часто совпадают или расположены близко друг от друга. Обычно они находятся в районе крупных мысов, в зоне подводных каньонов. Это районы, где происходит подъем глубинных вод, интенсивны процессы перемешивания, образуются разномасштабные круговороты и градиентные зоны, обусловленные системой потоков постоянных поверхностных течений, ветров и орографическими особенностями континентальной отмели. Обобщение наблюдений последних лет с учетом ретроспективных материалов показало, что расположение нерестилищ и мест нагула молоди массовых пелагических рыб на шельфе северной части Центрально-Восточной Атлантики носит квазистационарный характер, и их центры практически остаются стабильными. Такое распределение нерестилищ и мест нагула, вероятнее всего, объясняется особенностями гидрологического режима (почти круглогодичное развитие прибрежных апвеллингов в районе крупных мысов) и наличием скоплений кормовых организмов [Архипов, 2006; Архипов, Пак, Симонова, 2017а; Архипов, Пак, Симонова, 2017б; Архипов, 2015; Архипов, Пак, 2020].

Таблица 1 – Таксономический состав ихтиопланктона в ИЭЗ Марокко в 2021 г.

№ п/п	Семейство	№ п/п	Вид	Икринки	Личинки
1	Bothidae	1	<i>Bothidae, gen. sp.</i>	*+	+
		2	<i>Arnoglossus sp.</i>	+	+
2	Bramidae	3	<i>Brama raii</i>	+	*-
3	Carangidae	4	<i>Carangidae, gen. sp.</i>	+	+
		5	<i>Caranx sp.</i>	-	+
		6	<i>Trachurus trachurus</i>	+	+
4	Centracanthidae	7	<i>Centracanthus cirrus</i>	+	-
5	Clupeidae	8	<i>Ilisha africana</i>	+	-
		9	<i>Sardina pilchardus</i>	+	+
		10	<i>Sardinella aurita</i>	+	+
6	Coryphaenidae	11	<i>Coriphaenidae, gen. sp.</i>	+	+
7	Engraulidae	12	<i>Engraulis encrasicolus</i>	+	+
8	Gobiidae	13	<i>Gobiidae, gen. sp.</i>	-	+
9	Gonostomatidae	14	<i>Gonostomatidae, gen. sp.</i>	+	+
		15	<i>Cyclothone sp.</i>	-	+
10	Macrorhamphosidae	16	<i>Macrorhamphosus scolopax</i>	+	+
11	Macrouridae	17	<i>Macrouridae, gen. sp.</i>	-	+
		18	<i>Coelorhinchus sp.</i>	+	+
		19	<i>Macrurus sp.</i>	+	-
12	Merlucciidae	20	<i>Merlucciidae, gen. sp.</i>	-	+
		21	<i>Merluccius merluccius</i>	-	+
13	Mullidae	22	<i>Mullidae, gen. sp.</i>	+	-
14	Myctophidae	23	<i>Myctophidae, gen. sp.</i>	+	+
		24	<i>Benthoosema sp.</i>	-	+
		25	<i>Ceratoscopelus maderensis</i>	-	+
		26	<i>Diaphus sp.</i>	-	+
		27	<i>Hygofum sp.</i>	-	+
		28	<i>Lampadena sp.</i>	-	+
		29	<i>Lampanyctus sp.</i>	-	+
		30	<i>Myctophum punctatum</i>	-	+
		31	<i>Nannobanchium sp.</i>	-	+
15	Ophichthidae	32	<i>Ophichthidae, gen. sp.</i>	+	+
16	Photichthyidae	33	<i>Vinciguerria nimbaria</i>	-	+
17	Pomadasyidae	34	<i>Pomadasyidae, gen. sp.</i>	+	-
18	Scombridae	35	<i>Scombridae, gen. sp.</i>	+	-
		36	<i>Auxis rochei</i>	+	-

		37	<i>Sarda sarda</i>	+	-
		38	<i>Scomber japonicus</i>	+	-
		39	<i>Scomberomorus sp.</i>	+	-
19	Serranidae	40	<i>Serranidae, gen. sp.</i>	-	+
20	Soleidae	41	<i>Soleidae, gen. sp.</i>	+	+
21	Sparidae	42	<i>Sparidae, gen. sp.</i>	+	+
		43	<i>Pagrus pagrus</i>	-	+
22	Sternoptychidae	44	<i>Maurolicus muelleri</i>	+	-
23	Tetragonuridae	45	<i>Tetragonuridae, gen. sp.</i>	-	+
24	Trachichthyidae	46	<i>Trachichthyidae, gen. sp.</i>	+	-
25	Trachinidae	47	<i>Trachinus sp.</i>	+	-
26	Trichiuridae	48	<i>Lepidopus caudatus</i>	+	-
27	Triglidae	49	<i>Triglidae, gen. sp.</i>	-	+
28	Uranoscopidae	50	<i>Uranoscopus scaber</i>	+	-
29	Zeidae	51	<i>Zeus faber</i>	+	-
Итого				32	34

*Примечание: + вид присутствовал в пробах, - вид в пробах отсутствовал

Данные о характере распределения икринок и личинок самого массового вида субтропической ихтиофауны, европейской сардины *S. pilchardus*, по материалам съёмки 2021 г. представлены на рисунке 1. Икринки европейской сардины были обнаружены практически на всей исследуемой акватории с наибольшими скоплениями южнее мысов Гир ($\approx 30^{\circ}40'$ с.ш.), Дра ($\approx 28^{\circ}50'$ с.ш.), Бохадор ($\approx 25^{\circ}50'$ с.ш.) и Дахла ($\approx 23^{\circ}50'$ с.ш.) (рисунок 1А). Личинки европейской сардины отмечались южнее мысов Кантен ($\approx 31^{\circ}50'$ с.ш.), Юби ($\approx 27^{\circ}$ с.ш.) и у мыса Дахла ($\approx 23^{\circ}50'$ с.ш.) (рисунок 1Б).

Материалы об особенностях распределения икринок и личинок морских карасей по данным рассматриваемой съёмки представлены на рисунке 2. Икринки спарид были обнаружены на большей части исследуемой акватории со значительными скоплениями в районе мысов Юби ($\approx 28^{\circ}$ с.ш.), Дахла ($\approx 24^{\circ}20'$ с.ш.) и Кап-Блан ($\approx 22^{\circ}$ с.ш.) (рисунок 2А). Личинки спарид отмечались в меньших количествах. Относительно высокая численность личинок была отмечена также в районе мысов Дра ($\approx 28^{\circ}20'$ с.ш.) и Кап-Блан ($\approx 22^{\circ}$ с.ш.) (рисунок 2Б).

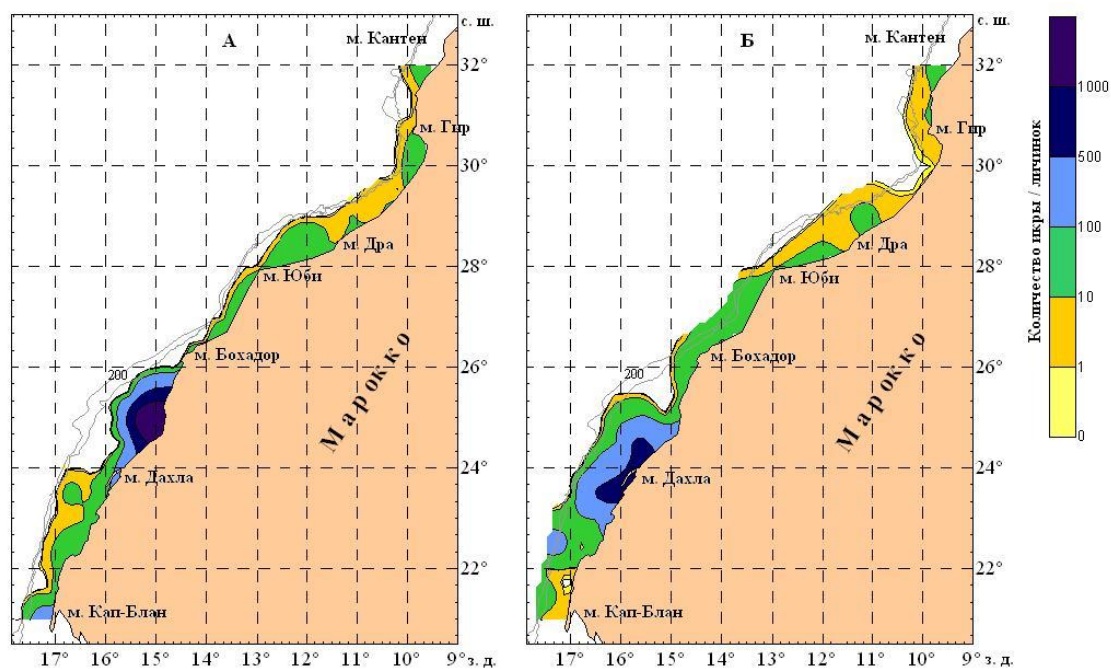


Рисунок 1 – Распределение икринок (А) и личинок (Б) *Sardina pilchardus* в 2021 г.

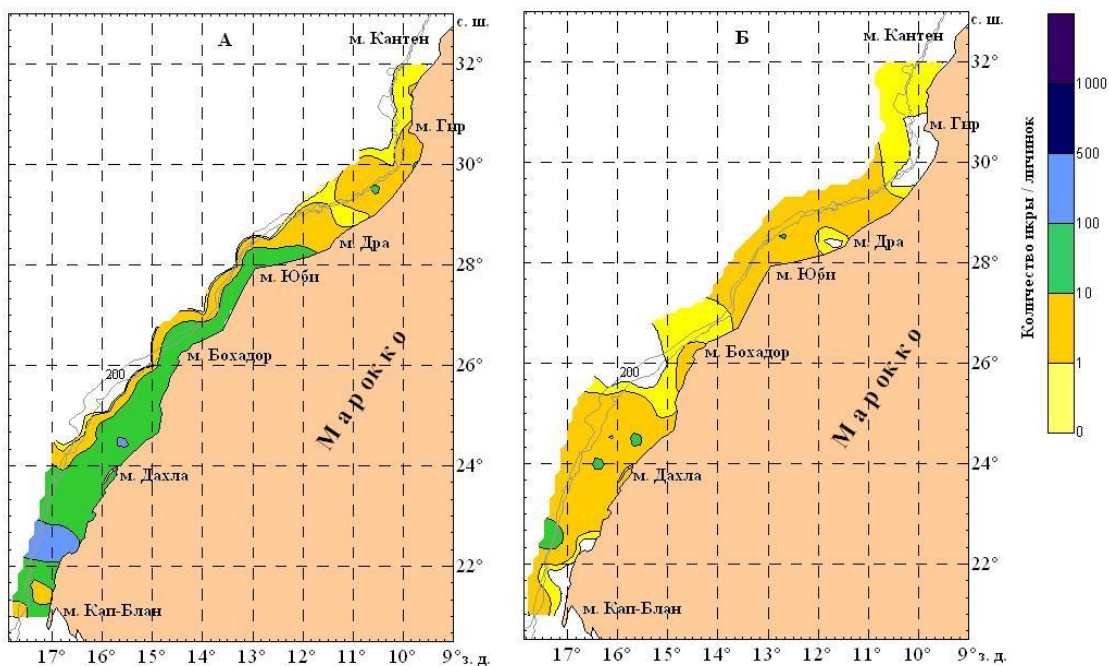


Рисунок 2 – Распределения икры (А) и личинок (Б) сем. Sparidae в 2021 г.

В заключении можно отметить, что в ихтиопланктонном комплексе ИЭЗ Марокко в осенний сезон 2021 г. нами был определен 51 вид из 29 семейств. В ихтиопланктоне преобладали икринки и личинки европейской сардины и морских карасей. Кроме того, часто встречались икринки и личинки илиши африканской *Ilisha africana*, центрокантуса *Centrocanthus cirrus*, европейского анчоуса и светящихся анчоусов. Места основных нерестилищ и нагула молоди массовых неритических рыб находились в районе крупных мысов и в зоне подводных каньонов.

Библиографические ссылки

Архипов А. Г. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна // Калининград: АтлантНИРО, 2006. 232 с.

Архипов А. Г. Динамика численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части Центрально-Восточной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, №2. С. 173-179.

Архипов А. Г., Пак Р. А. Особенности пространственного распределения различных экологических групп ихтиопланктона в северной части Центрально-Восточной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60, №5. С. 545-551.

Архипов А. Г., Пак Р. А., Симонова Т. А. Динамика численности ихтиопланктона у побережья северной части Марокко // Труды АтлантНИРО. 2017а. Т. 1, №1. С. 75-84.

Архипов А. Г., Пак Р. А., Симонова Т. А. Динамика численности ихтиопланктона у побережья южной части Марокко // Труды АтлантНИРО. 2017б. Т. 1, №3. С. 150-157.

Берников Р. Г., Доманевский Л. Н., Кудерский С. К., Яковлев В. Н. Центрально-Восточная Атлантика // Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана / Калининград: АтлантНИРО, 2002. Т. 1. С. 146-195.

Доманевский Л. Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантике. Калининград: АтлантНИРО, 1998. 195 с.

Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносорщиком Бонго и их обработке // Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.

Blache J., Cadenat J., Stauch A. Faune tropicale // XVIII Cles de determination des poissons de mer signales dans l'Atlantique oriental. Paris: ORSTOM, 1970. 479 p.

Rodriguez J. M., Barton E. D., Eve L., Hernandez-Leon S. Mesozooplankton and ichthyoplankton distribution around Gran Canaria, an oceanic island in the NE Atlantic // Deep-Sea Research. 2001. Part I. 48. P. 2161-2183.

О. В. Палагушкина¹, Е. Н. Унковская²
(¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Татарстан, Россия;
²Волжско-Камский государственный природный биосферный
заповедник, пос. Садовый, Татарстан, Россия)
opalagushkina@mail.ru; l-unka@mail.ru

**ТЕНДЕНЦИИ В ИЗМЕНЕНИИ СТРУКТУРЫ
ЛЕТНЕГО ФИТОПЛАНКТОНА ОЗЕР ЛЕСНОЙ ЗОНЫ
СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА РАИФСКОЕ
(ВОЛЖСКО-КАМСКИЙ ЗАПОВЕДНИК)**

Структура биомассы летнего фитопланктона озера лесной зоны Среднего Поволжья приобретает особенности структуры сообществ озер лесостепной зоны, что рассматривается как косвенное отражение изменения климата.

Ключевые слова: структура, фитопланктон, озеро Раифское, Волжско-Камский заповедник

Многолетние ряды наблюдений позволяют создать ценные базы данных об изменении планктонных сообществ под воздействием природных и антропогенных факторов [Трифонова и др., 2008]. Мониторинговые исследования, проводимые на особо охраняемых природных территориях, позволяют выделить влияние именно природных факторов, в частности, климатические изменения, поскольку известно, что в условиях стабильной биогенной нагрузки, которая складывается на территории заповедника, определяющим уровень развития водорослей, становится температура [Трифонова и др., 2008].

Исследования летнего фитопланктона озера Раифское проводятся с 1996 г. с использованием единой методики. Количественные усредненные пробы фитопланктона отбирались на постоянной станции, фиксировались 40%-ным формалином, концентрировались отстойным способом, просчитывались в камере Нажотта объемом 0,02 мл. Биомассу определяли общепринятым способом по объемам массовых видов водорослей [Методика изучения биогеоценозов ..., 1975; Трифонова, 1990]. При определении видового состава использовались отечественные и зарубежные определители. 20-летний период исследований фитопланктона озера Раифское охватывает временной промежуток с 1996 по 2020 г.

Озеро Раифское – самое большое по площади и объему озеро в Раифском лесничестве Волжско-Камского заповедника. Это проточный карстовый водоем, в своем питании и режиме связанный с р. Сумкой и ее деятельностью. Озеро вытянуто с севера на юг, со всех сторон окружено лесом. По результатам гидрологической съемки заповедника длина озера составляет 1296 м при максимальной ширине 320 м, максимальная глубина – 19,6 м, площадь озера составляет 31,99 га, объем воды – 2077,63 тыс. м³ [Биоразнообразие и типология ..., 2009]. По ландшафтно-географической зональности озеро находится в лесной зоне Вятско-Камской возвышенности Среднего Поволжья.

Исследования летнего фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья, проведенные в конце XX века (1997-1999 гг.), показали, что для фитопланктона озер Вятско-Камской возвышенности ведущими отделами являются зеленые, диатомовые и эвгленовые водоросли. В озерах лесной зоны биомасса складывалась в основном диатомовыми (28,5%), динофитовыми (26,4%) и эвгленовыми (18,67%) водорослями. При переходе к лесостепной зоне отмечалось увеличение роли видов из отделов динофитовые (до 30,7%) и сине-зеленые (до 26,8%) [Палагушкина, 2004].

Анализ длительного ряда наблюдений за летним фитопланктоном в оз. Раифское показал, что в XI веке при небольшом колебании летних значений биомассы (0,23-3,571 мг/л) и относительном постоянстве трофического статуса озера (в большинстве случаев мезотрофный), происходят изменения в структуре сообщества фитопланктона. В структуре биомассы

прослеживается тенденция к снижению доли диатомовых водорослей (до 0,2%) и увеличению долей динофитовых (до 88% с доминантами *Peridinium aciculiferum* Lemm., *Peridinium cinctum* (O. F. M.), *Ceratium hirundinella* (O. F. Müll.) Bergh) и сине-зеленых водорослей (до 65% с доминантами *Lynghya limnetica* Lemm., *Anabaena flos-aquae* Born. et Flah.) в формировании общего значения биомассы, т.е. структура биомассы летнего фитопланктона озера лесной зоны приобретает ранее выявленные особенности структуры сообществ озер лесостепной зоны.

Отмеченные нами тенденции могут косвенно отражать влияние изменения климата на фитопланктонные сообщества карстовых озер Среднего Поволжья и требуют дальнейшего изучения.

Библиографические ссылки

Биоразнообразие и типология карстовых озер Среднего Поволжья / Под ред. Н. М. Мингазова. Казань: Казан. гос. ун-т, 2009. 222 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Палагушкина О. В. Экология фитопланктона карстовых озер Среднего Поволжья. Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2004. 197 с.

Трифонова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. 184 с.

Трифонова И. С., Афанасьева А. Л., Бульон В. В., Беляков В. П., Бардинский Д. С., Воронцова Н. К., Генкал С. И., Кондратьев С. А., Кудерский Л. А., Макарецва Е. С., Русанов А. Г., Сорокин И. Н., Станиславская Е. В., Ульянова Д. С., Чеботарев Е. Н. Многолетние изменения биологических сообществ мезотрофного озера в условиях климатических флуктуаций и эвтрофирования. Монография. СПб.: ЛЕМА, 2008. 246 с.

УДК 574.5.081.001(261.245)

К. А. Подгорный¹, О. А. Дмитриева^{1,2}

¹Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия;

²Институт океанологии им П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)

kapborok@mail.ru; phyto@yandex.ru

ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССОВ ТРАНСФОРМАЦИИ СОЕДИНЕНИЙ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ЭКОСИСТЕМЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ С ПОМОЩЬЮ ИМИТАЦИОННОЙ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

Рассмотрена общая структура имитационной модели, наиболее важные принципы описания процессов биогидрохимической трансформации соединений биогенных элементов (С, N, P, Si) и динамики растворенного кислорода в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря. По материалам многолетних наблюдений выполнена параметрическая настройка модели, проведена проверка ее адекватности и чувствительности к изменению значений параметров, рассчитана внутригодовая динамика компонентов планктонного и бентосного звеньев экосистемы залива, количественно оценены величины времени оборота соединений биогенных элементов, а также потоков (балансов) растворенных и взвешенных веществ между выделенными компонентами модели.

К л ю ч е в ы е с л о в а : экосистема, биогенные элементы, математическое моделирование

Совместное проведение мониторинговых и количественных комплексных исследований фундаментальных экологических проблем функционирования природных водных экосистем позволяют выйти на качественно новый уровень понимания их естественного состояния и реакции на изменения природных факторов и антропогенные воздействия. Наиболее сложные задачи связаны с изучением процессов биогидрохимической трансформации веществ в

них, последствий загрязнения и механизмов самоочищения водной среды. Поэтому их решение с помощью методологии системного анализа и математического моделирования представляется особенно актуальным и назревшим для своего изучения.

При разработке имитационной модели Вислинского залива как открытой водной системы реализовано принципиальное положение о том, что необходимо совместное моделирование динамики компонентов биологической системы и среды ее функционирования [Подгорный, 2003, 2018]. Этого можно достичь на основе синтеза гидробиологических, гидрохимических и гидрофизических знаний о наиболее важных процессах, которые протекают в экосистеме залива.

Имитационная модель экосистемы Вислинского залива включает в себя несколько базовых блоков [Подгорный, 2018]. Основным структурным компонентом всей модели является ее биогидрохимический блок. Он позволяет количественно исследовать механизмы процессов биогидрохимической трансформации соединений углерода, азота, фосфора, кремния и динамики растворенного кислорода в экосистеме залива в результате взаимодействия компонентов экосистемы при совместном воздействии природных и антропогенных факторов. Процессы трансформации биогенных веществ описываются совместно для разных сред – как для водной среды, так и для верхнего (деятельного) слоя донных отложений (ДО). Биогидрохимический блок состоит из двух частей: «Планктонного блока» и блока «Бентос».

Во вспомогательных блоках модели производится задание значений эмпирических параметров модели; импортрование необходимых метеорологических, гидрологических, гидрохимических данных (скорость и направление ветра, температура и соленость воды, интенсивность солнечной радиации на водной поверхности, внешняя биогенная нагрузка, речной сток, водообмен с Гданьским заливом Балтийского моря), данных натурных наблюдений и начальных данных; расчет времени оборота и потоков растворенных и взвешенных веществ между выделенными компонентами модели; осуществляется графическое представление результатов моделирования; производится экспортрование результатов расчетов в таблицы Excel. Имеется также важный вспомогательный блок, который позволяет в автоматическом режиме осуществить процедуры настройки (калибровки) модели, то есть выполнить подбор ряда эмпирических параметров имитационной модели по имеющимся рядам данных непосредственных наблюдений [Подгорный, 2003; Подгорный, Леонов, 2015].

В имитационной модели изучается внутригодовая динамика циклов сразу нескольких биогенных элементов. Поэтому в модели биомассы планктонных и бентосных организмов одновременно выражены в нескольких единицах [Подгорный, 2018]: гетеротрофный бактериопланктон – в единицах C, N, P, Si; простейшие, диатомовые водоросли, мирный зоопланктон, хирономиды, олигохеты, полихеты, моллюски, мизиды – в единицах N, P, Si; сине-зеленые и зеленые водоросли, мирный зоопланктон, макрофиты – в единицах N, P. В планктонном блоке имитационной модели рассматриваются 45 переменных состояния. Из них 35 переменных относятся к водной среде и 10 – к донным отложениям. В блоке «Бентос» модели экосистемы Вислинского залива рассматриваются 15 переменных состояния. При разработке структуры биогидрохимического блока имитационной модели и каждой из его частей использованы результаты многолетних натурных гидрохимических и гидробиологических исследований как российской, так и польской частей залива [Witek et al., 2010]. Предложенный в модели химико-кинетический аппарат позволяет изучать сложные биохимические, химические и физико-химические процессы и осуществлять математическое моделирование биогидротрансформации биогенных веществ в их взаимосвязи, системно. Настройка модели и модельные расчеты выполнены для периода 1998-2000 гг.

В имитационной модели адекватная математическая формализация и системное описание взаимосвязанных биогидрохимических процессов позволяют количественно изучать циклы соединений важнейших биогенных элементов – углерода, азота, фосфора, кремния, а также динамику растворенного в воде кислорода. Это дает возможность исследовать механизмы сопряжения различных циклов при анализе закономерностей взаимосвязанной динамики биомасс гидробионтов, величин их продукции, метаболических выделений, скоростей

отмирания и концентраций биогенных веществ в водной среде [Подгорный, 2018]. Таким образом, модель фактически воспроизводит переходные процессы и позволяет описывать реакцию водной экосистемы на изменения условий среды обитания и/или хотя бы одного из учитываемых в модели факторов (изменение температуры и солености воды, водного режима, освещенности водной поверхности, биогенной нагрузки, гидродинамического воздействия, оседания взвесей, ресуспензии, биотурбации верхнего слоя ДО).

В качестве показателя адекватности модели использован критерий Тейла [Theil, 1971]. При полном совпадении данных наблюдения и моделирования его значение равно нулю, при полном несовпадении – единице. Автоматический подбор параметров биогидрохимического блока имитационной модели формализован в виде двухэтапного алгоритма прямого поиска [Подгорный, 2003; Подгорный, Леонов, 2015].

Модельные расчеты показали, что в основном по всем переменным имитационной модели получено достаточно хорошее соответствие результатов моделирования данным непосредственных наблюдений. Средние значения критерия Тейла для модельных переменных обычно были менее 0,2, и только в отдельных случаях находились в пределах 0,2-0,25. Это позволяет сделать вывод о том, что основные процессы трансформации соединений углерода, азота, фосфора и кремния, а также динамики растворенного в воде кислорода воспроизводятся имитационной моделью вполне корректно. Минимальные значения осредненного по отдельным переменным модели критерия Тейла для периода 1998-2000 гг. менялись от 0,163 до 0,182, максимальные – от 0,173 до 0,190, а средние – от 0,168 до 0,185. Степень изменчивости осредненных значений критерия невелика. Коэффициенты вариации для них менялись от 1,08 до 1,6%.

Было установлено, что в 15% от всего исследованного набора эмпирических параметров имитационной модели экосистемы Вислинского залива межгодовые различия значений параметров статистически достоверны. Поэтому следует с большой осторожностью использовать одни и те же значения модельных параметров при проведении вычислительных экспериментов для разных лет.

Расчеты коэффициентов чувствительности показали, что наиболее высокая чувствительность модели к изменению значений параметров в разные годы связана с одними и теми же группами модельных параметров. К ним относятся коэффициенты смертности бентосных организмов; скорости обменных процессов на границе вода – ДО; коэффициенты функций температурной коррекции скоростей процессов; скорости седиментации взвесей и ресуспензии верхнего слоя ДО.

Количественная оценка значений времени оборота позволяет оценить интенсивность круговорота биогенных веществ в экосистеме залива на каждые сутки модельного времени. Для рассмотренного периода 1998-2000 гг. по особенностям внутригодовой динамики значений времени оборота для всех модельных переменных можно выделить три характерных временных промежутка: 1-120, 121-273, 274-365 сут. Наиболее интенсивно все биогидрохимические процессы трансформации протекают на втором временном промежутке.

Моделирование показало, что в водной среде среднее время оборота NH_4^+ и NO_2^- , а также кремния в составе детрита на первом временном промежутке составило 2-5 сут, на втором – 2-3 и 3-5 сут – на третьем; растворенного кислорода – около 6, 3.5 и 6 сут; DIP и DISi – около 9 и 16, 7 и 17, 12 и 18 сут; DOC, DON, DOP и DOSi – 16-23, 12-14, 3.5-4.5, 8-10 сут; NO_3^- – около 13, 9 и 13 сут; азота и фосфора в составе детрита – около 10 и 12, 8 и 10, 12 и 15 сут. Время оборота соединений биогенных элементов в верхнем слое ДО существенно выше (в среднем на один-два порядка). Результаты однофакторного дисперсионного анализа показали, что в подавляющем числе случаев (>90%) имеются достоверные межгодовые различия значений времени оборота модельных переменных на всех выделенных временных интервалах.

Модельные расчеты потоков веществ позволяют рассчитывать балансы и оценивать вклад тех или иных компонентов модели и процессов с течением времени и суммарно за год. В частности получено, что в годовом балансе для всего залива трансформация NH_4^+ в NO_2^-

составляет около 6275 т; потребление NH_4^+ фитопланктоном – 1140 т; суммарная экскреция NH_4^+ планктонными организмами и макрофитами – 2652 т, а бентосом – 2026 т. Внешний приток NH_4^+ в залив составляет около 3367 т, а вынос в море – 1258 т. Поступление NH_4^+ в результате ресуспензии ДО составляет 393 т. В годовом балансе NO_3^- трансформация NO_2^- в NO_3^- составляет 5251 т; потребление NO_3^- фитопланктоном – 3945 т; трансформация NO_3^- в N_2 – 1447 т. Внешний приток NO_3^- в залив составляет около 6124 т, а вынос в море – 6730 т. Поступление NO_3^- в результате ресуспензии ДО составляет 145 т, а в результате биотурбации ДО бентосными организмами – 237 т. В структуре годового баланса DIP трансформация DOP в DIP составляет около 15 т; потребление DIP гетеротрофным бактериопланктоном – 36 т, фитопланктоном – 1346 т, макрофитами – 295 т; экскреция DIP бактериями составила 329 т, фитопланктоном – 559 т, простейшими – 152 т, зоопланктоном – 177 т, макрофитами – 108 т, бентосными организмами – 220 т. Внешний приток DIP в залив составляет около 610 т, а вынос в море – 483 т. Соответствующие расчеты балансов DOC, DON, DOP, DOSi, азота, фосфора и кремния в составе детрита позволили сделать вывод о существенной роли гетеротрофного бактериопланктона и простейших организмов в процессах трансформации соединений биогенных элементов в экосистеме Вислинского залива.

Библиографические ссылки

Подгорный К. А. Математическая модель для изучения экосистемы Вислинского залива Балтийского моря. Ч. 1. Теоретические основы и структура модели, методология подготовки исходных данных для выполнения расчетов. Калининград: АтлантНИРО, 2018. 271 с.

Подгорный К. А. Математическое моделирование пресноводных экосистем нестратифицированных водоемов (алгоритмы и численные методы). Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. 328 с.

Подгорный К. А., Леонов А. В. Обзор современных методов оценки значений коэффициентов, чувствительности и адекватности имитационных моделей водных экосистем // Водные ресурсы. 2015. Т. 42, №4. С. 406-432.

Theil H. Applied economic forecasting. Amsterdam: North-Holland, 1971. 474 p.

Witek Z., Zalewski M., Wielgat-Rychert M. Nutrient stocks and fluxes in the Vistula lagoon at the end of the twentieth century. Slupsk–Gdynia, 2010. 186 p.

УДК 574.583(261.24)

Ю. Ю. Полунина, Д. М. Казакова
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
jul_polunina@mail.ru; ximichsky@gmail.com

ОСОБЕННОСТИ ИДЕНТИФИКАЦИИ ВИДОВ РОДА *PSEUDOCALANUS* В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ

Проведены морфометрические исследования особей *Pseudocalanus* из Юго-Восточной Балтики осенью 2021 г. согласно критериям, предложенным Фростом [Frost, 1989] при ревизии этого рода. Полученные данные не дали четкого ответа на вопрос о видовой идентификации псевдокалянуса (*P. acuspes* или *P. elongatus*) и требуют дополнительных исследований морфометрии в другие сезоны года, а также генетических исследований особей *Pseudocalanus* из нашего региона.

Ключевые слова: видовая идентификация, *Pseudocalanus acuspes*, *Pseudocalanus elongatus*, Юго-Восточная Балтика

Планктонные веслоногие рачки рода *Pseudocalanus* являются важным компонентом морских экосистем, будучи основным пищевым объектом молоди рыб и рыб-планктофагов.

Это холодноводные и эвритермные рачки, предпочитающие соленые воды. Их видовая идентификация затруднена тем, что по морфологическим и морфометрическим признакам некоторые виды очень похожи, размеры могут перекрываться и достоверным признаком вида не является, так как варьирует в широких пределах из-за температуры воды и других условий окружающей среды.

В работах прошлого века исследователи зоопланктона относили вид, обитающий в Балтийском море, к *Pseudocalanus elongatus* [Brady, 1865], который предпочитает холодные соленые воды и обитает преимущественно ниже галоклина, в зимний биологический сезон преобладает по численности и биомассе среди других зоопланктонных организмов. Однако, после выхода работы Фроста [Frost, 1989], который провел ревизию этого рода, в акватории Атлантического океана был определен один вид – *Pseudocalanus elongatus*, а в акватории Арктики – несколько видов *P. minutus*, *P. acuspes*, *P. major*. При этом Фрост отмечает, что в одних и тех же районах могут обитать несколько видов. В Северном море Фрост отметил наличие двух видов – *P. elongatus* и *P. acuspes*, а в южной части Балтики им был идентифицирован лишь один вид *P. acuspes*. Генетическая идентификация, проведенная Баклином и др. [Bucklin et al., 2003] в Арконском бассейне Балтики, подтвердила эти результаты описаний Фроста и идентифицировала *P. acuspes*.

В Борнхольмском бассейне в 2002-2003 гг. были морфологически и генетически определены два вида – *P. elongatus* и *P. acuspes*, с количественным преобладанием последнего [Renz, 2006]). Высказано предположение, что небольшое число особей *P. elongatus* встречается вблизи проливов, соединяющих Северное и Балтийское моря, и ограничивается влиянием североморских вод, в то время как арктический вид *P. acuspes* мог остаться в акватории Балтийского моря в результате геологических ледниковых процессов, как элемент холодноводной реликтовой фауны (Renz, 2006). Учитывая разницу термохалинных и других условий разных бассейнов Балтийского моря, в них можно предположить совместное существование этих двух видов с количественным преобладанием того или иного вида.

Оба вида, *P. acuspes* и *P. elongatus*, очень схожи по внешнему виду, размерам и морфометрическим характеристикам. Фрост предложил в качестве главного видового признака для самок использовать форму цефалосомы и отношения длины третьего сегмента уросомы к его ширине и длины каудальных ветвей к ширине третьего сегмента уросомы. Для самцов видовыми признаками являются отношения длины цефалосомы ко второму сегменту уросомы и длины каудальных ветвей к их ширине. По данным Фроста, длина тела *P. acuspes* больше, чем *P. elongatus*, однако разными авторами было отмечено, что диапазоны размеров обоих видов значительно варьируют в разных морях. В своей работе Фрост привел данные об измерениях рачков разных видов рода *Pseudocalanus*: длину всего тела, отдельно длины просомы и уросомы, отношения длины третьего сегмента уросомы к его ширине и длины каудальных ветвей к ширине третьего сегмента уросомы.

Нами проведены морфометрические измерения почти 100 половозрелых особей рода *Pseudocalanus*, отобранных в октябре 2021 г. в юго-восточной части Балтийского моря (рейс №48 НИС «АКАДЕМИК БОРИС ПЕТРОВ»). Морфометрические промеры сделали согласно таблице, приведенной в статье Фроста. Длина тела особей варьировала в достаточно широких пределах от 1,0 до 1,5 мм, при этом большинство особей попадало в диапазон длин от 1,2-1,3 мм. Согласно статье Фроста, длина тела *P. acuspes* варьирует от 1,26 до 2,27 мм, а *P. elongatus* – от 1,11 до 1,77 мм. Две трети промеренных особей попадают в диапазон значений, характерных для *P. elongatus*. По второму критерию (отношение длины просомы к длине уросомы), которое у *P. acuspes* составляет 2,00-2,29, а у *P. elongatus* – 2,03-2,31 [Frost, 1989] промеренные нами особи в равных долях подходят под описание одного и другого вида, тем более, этот критерий очень схож для двух видов. Третий критерий – отношения длины третьего сегмента уросомы к его ширине. У особей, промеренных Фростом, диапазон значений для *P. elongatus* составлял 1,02-1,26, а для *P. acuspes* – 1,20-1,51. Среди промеренных нами рачков 72% особей можно отнести по этому критерию к виду *P. elongatus*. Четвертый критерий – это отношение длины каудальных ветвей к ширине третьего сегмента уросо-

мы: *P. elongatus* (0,95-1,06), *P. acuspes* (1,03-1,29). По этому критерию около 58% особей попадают в диапазон значений, характерных для *P. acuspes*, 21% – для *P. elongatus*, и около 20% выходят за диапазоны значений этих двух видов.

Наряду с морфометрическими показателями очень важны для идентификации видов их экологические характеристики, в т.ч. вертикальное распределение, особенности жизненного цикла и т.п. По данным октября 2021 г. популяция *Pseudocalanus* была представлена половозрелыми особями (преимущественно самками), копеподами и науплиями разных возрастных стадий. Количественно в популяции преобладали младшие копеподиты (1-3 стадии). Анализ вертикального распределения показал, что большинство науплиев (77%) было сосредоточено в верхнем слое (0-40 м) с температурой воды 11-12°C. Копеподиты встречались во всех горизонтах, но больше их было в холодном промежуточном слое (ХПС) и слое ниже галоклина (температура воды 5,5-6,5°C). Доля половозрелых особей была крайне низка и составляла всего 3% от всей популяции, и они были встречены во всех слоях, что связано, вероятно, с осенним перемешиванием слоев. В летний период взрослые особи встречались в слое ниже начала галоклина [Полунина и др., 2021].

Таким образом, по предложенным Фростом морфометрическим критериям, комбинация признаков промеренных нами особей в большинстве случаев не позволяла отнести особей ни к виду *P. elongatus*, ни к *P. acuspes*. Необходимо учитывать, что в Балтийском море виды *Pseudocalanus* находятся на границе своего ареала и могут значительно отличаться от морфометрических показателей из центральных частей ареала. Кроме того, значительная изоляция и низкая соленость акватории Балтики также могли привести к морфологическим особенностям обитающих здесь особей. Полученные нами данные не дали четкого ответа на вопрос о видовой идентификации псевдокалянуса на территории Юго-Восточной Балтики и требуют дополнительных исследований морфометрии в другие сезоны года, а также генетических исследований особей *Pseudocalanus* из нашего региона.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИОРАН FMWE-2021-0012

Библиографические ссылки

Полунина Ю. Ю., Кречик В. А., Пака В. Т. Пространственная изменчивость зоопланктона и гидрологических показателей вод в южной и центральной части Балтийского моря в позднелетний сезон 2016 г. // *Океанология*. 2021. Т. 61, №6. С. 958-968.

Bucklin A., Frost B. W., Bradford-Grieve J., Allen L. D., Copley N. J. Molecular systematic and phylogenetic assessment of 34 calanoid copepod species of the Calanidae and Clausocalanidae. *Mar Biol*. 2003. 142: 333-343.

Frost B. W. A taxonomy of the marine calanoid copepod genus *Pseudocalanus* // *Canadian Journal of Zoology*. 1989. Т. 67, №3. С. 525-551.

Renz J. Life cycle and population dynamics of the calanoid copepod *Pseudocalanus* spp. in the Baltic Sea and North Sea.

УДК 591.524.12

Н. В. Полякова, А. В. Кучерявый, А. О. Звездин, А. В. Колотей
(Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
nvpnataly@yandex.ru

ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ РЕК ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

В работе рассмотрены особенности структурных характеристик зоопланктона малых рек. Относительное обилие планктонных организмов отмечено в конце весеннего паводка.

Ключевые слова: зоопланктон, малые реки, структура сообществ, сезонная динамика

Малые равнинные реки – одни из наиболее многочисленных водных объектов на территории европейской части России. Однако их исследования носят чаще всего случайный, разовый характер, особенно это касается сообществ зоопланктона. Тем не менее, показано, что малые равнинные реки – крайне неоднородные системы, отдельные участки которых могут иметь различные гидрологические характеристики, часто благоприятные для развития планктонных коловраток и ракообразных [Крылов, 2005]. При этом зоопланктон может играть существенную роль как важное звено трофической цепи и кормовой объект для многих водных животных – беспозвоночных и рыб. В рамках работ по изучению популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реках Ленинградской области было показано участие организмов зоопланктона в питании её личинок (пескороек) [Полякова и др., 2019]. В связи с этим возникла необходимость описания структуры сообществ зоопланктона данных водотоков.

В основу настоящей работы легли сезонные исследования в 2017-2018 гг. на трех реках Ленинградской области: Чёрная, Серебристая (Выборгский р-н), Каменка (Лужский р-н). Также использованы данные вспомогательных исследований, проведённых летом в 2016-2019 гг. на мониторинговых точках Гладышевского заказника на реках Чёрная (три станции) и Рощинка, являющейся притоком р. Чёрной и данные разовых сборов 2017-2019 гг. с нескольких других водотоков Ленинградской области (рек Смоленка, Кобона, Рагуша, Лазурная). Также, в июле 2019 г. в результате разовых съёмок на реках Вьюн, Булатная, Волчья (Карельский перешеек) показано отсутствие организмов зоопланктона в точках сбора. Материал собирали в типичных местообитаниях пескороек: относительно мелководных участках с замедленным течением, расположенных вдоль берега. Высота водного столба составляла 0,1 м до 1,5 м. Сбор осуществляли проливанием 100 л воды через сеть Апштейна и на основных точках дополнительно брали 1 л воды

Видовой состав зоопланктона исследованных участков включал широко распространённые формы коловраток и ракообразных. На модельных участках трёх рек, за два года наблюдений в составе зоопланктона отмечено 30 таксонов, из которых 11 – коловратки (Rotifera), 11 – ветвистоусые ракообразные (Cladocera) и 8 – веслоногие ракообразные (Copepoda). Между годами различия несущественны (24 и 19 таксонов соответственно). При этом выявлены различия в структуре сообществ в разных реках (таблица 1). В р. Серебристая отмечено 7 таксонов (от 1 до 5 в отдельные съёмки). Все отмеченные организмы были встречены единично. Общая численность не превышала 50 экз./м³, сезонные изменения не отмечены. В реке Каменка отмечено 10 таксонов, в отдельные даты 2-9. Весной (май) организмы встречались единично. В летние месяцы, в период спада воды и замедления течения, отмечено увеличение численности отдельных видов. В июне 2018 г. численность молоди и взрослых веслоногих ракообразных сем. Cyclopoidea достигала 500 экз./м³, в июле численность ветвистоусых рачков, преимущественно *Scapholeberis mucronata* составила 460 экз./м³. В сентябре численность падала, составляя менее 100 экз./м³, в конце октября – начале ноября за оба года наблюдений отмечены ветвистоусые рачки *Chydorus sphaericus* (150 экз./м³).

В реке Чёрная обнаружено 16 видов зоопланктона (5-13 в отдельные даты), из них 9 – Rotifera, 6 – Cladocera, 4 – Copepoda. Обилие зоопланктона в течение сезона сильно колебалось. В оба года в апреле отмечена высокая численность старших копепоидитных стадий веслоногих ракообразных (до 19 тыс. экз./м³) при единичной представленности прочих. В конце мая – начале июня, в оба года наблюдали массовое развитие коловраток *Kellicotia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyartra* sp., численность которых в 2017 г. в отдельных пробах достигала 70 тыс. экз./м³, а в осадочных пробах доходила до 900 тыс. экз./м³. Значительного количественного развития достигали *Conochilus unicornis* и *Synchaeta* sp., а так же коловратки из отряда Bdelloida. Аналогичная ситуация была и в середине мая 2016 г. – в качественных пробах воды из реки отмечены высокие концентрации указанных коловраток. Ракообразные в этот период представлены единичными экземплярами. В июле 2017 г. коловратки полностью отсутствовали, преобладали ювенильные стадии Copepoda, взрослые *Acanthocyclops* sp., а также *Bosmina longispina* и *Daphnia cristata*, численность зоопланктона в

целом не превышала 2000 экз./м³. В середине июля 2018 г. единично отмечены всего 2 вида ракообразных. Осенью (сентябрь-ноябрь) зоопланктон в реке практически отсутствует. В декабре отмечено некоторое повышение обилия, в основном за счёт *Bosmina (E.) coregoni*.

Сообщества зоопланктона в точках отбора Гладышевского заказника обычно развиты слабо, и представлены случайными находками коловраток и ракообразных. Число видов колебалось в р. Рощинке от 1 до 9 и от 2 до 9 на отдельных станциях р. Чёрная. Видовой состав в целом аналогичен описанному выше, также в июне преобладали коловратки и молодёжь веслоногих рачков, в июле – ракообразные. Численность редко превышала 1000 экз./м³. Исключение составляют две дополнительные станции на р. Чёрная и р. Рощинка в начале июня 2017 г. Численность зоопланктона здесь была 110-530 тыс. экз./м³, и 96-99% которой составляли коловратки, преимущественно *Asplanchna priodonta*, также высокие численности отмечены для *Brachionus caliciflorus* – оба вида ни разу не отмечены на модельном участке. Кроме коловраток, вклад в общую численность обычно вносят *Chydorus sphaericus* и молодёжь Cyclopoidea. Разово в июле 2017 и 2018 гг. были отмечены *Sida crystallina* (400 экз./м³, ст. 3) и *Simoccephalus vetulus* (200 экз./м³, ст. 1), также не отмеченные на модельном участке (таблица 2).

Таблица 1 – Диапазон колебания численности основных групп зоопланктона

Река	Период сбора	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Итого
Каменка	май 2018	0	20	20	40
	июнь 2017-2018	0-10	30-180	300-400	440-480
	июль 2018	0	460	0	460
	сентябрь 2018	0	10	50	60
	ноябрь 2017-2018	0	150-180	20-120	200-270
Серебристая	май 2018	0	0	0	0
	июнь 2017-2018	0-30	0-10	10-20	20-50
	июль 2017-2018	0	0-30	10	10-40
	сентябрь 2018	0	0	0	0
	ноябрь 2017-2018	0	0-40	0-20	20-40
Чёрная	апрель 2017-2019	0-10	20-30	12400-20600	12400-20630
	июнь 2017-2018	80-66950	20-40	10-70	110-67060
	июль 2017-2018	0	0-370	10-1500	10-1870
	сентябрь 2018	0	0	20	20
	ноябрь 2017-2018	0	10-30	0-20	30
	декабрь 2018	40	180	30	250

Таблица 2 – Диапазон изменений численности (экз./м³) зоопланктона на мониторинговых станциях Гладышевского заказника

Река, номер станции	Период сбора	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Итого
Рощинка	июнь 2016-2019	0-523910	10-100	0-6300	10-530310
	июль 2017-2019	0-20	0-0	0-10	0-20
Чёрная, ст. 1	июнь 2016-2019	500-4200	10-720	0-220	730-4920
	июль 2017-2019	0-10	120-470	20-110	140-550
Чёрная, ст. 2	июнь 2016-2019	0-285000	0-180	0-4200	10-289200
	июль 2017-2019	0-30	10-200	0-40	10-260
Чёрная, ст. 3	июнь 2016-2019	10-108200	0-100	10-4200	60-112400
	июль 2017-2019	0-30	20-560	10-100	60-600

Видовой состав зоопланктона других рек практически не отличался. Как и на предыдущих точках, здесь в мае-июне преобладают коловратки, в июле – ветвистоусые рачки. В качественных сборах в р. Кобона в октябре 2019 г. преобладали крупные рачки *Simoccephalus vetulus* и *Euricercus lammelatus* (Cladocera). В р. Рагуша всего отмечено 2 вида, р. Смоленке – 11 видов,

р. Кобоне – 2 вида в апреле, 8 – в июне. Общая численность колебалась от 0 до 500 экз./м³ и была обусловлена в основном за счёт коловраток и ювенильных стадий Copepoda.

Таким образом, наиболее широко зоопланктон представлен в р. Чёрная. Высокая численность зоопланктона здесь отмечена в апреле и начале июня. Преобладание веслоногих в апрельских пробах на протяжении трёх лет наблюдений, хорошо согласуется с данными литературы [Киселёв, 1980]. Именно веслоногие рачки обычно преобладают в пробах зимнего планктона и ранней весной. Учитывая, что в апреле сбор материала обычно проводится в период весеннего паводка, можно предположить, что высокие численности обусловлены сносом зоопланктона из оз. Гладышевское, расположенного в 12 км выше модельного участка. Связью с озером объясняется и высокий уровень количественного развития зоопланктона в июне 2017 г. на мониторинговых точках Гладышевского заказника, где зарегистрирована вспышка численности коловраток. По данным литературы [Киселёв, 1980] массовое развитие в частности *Asplanchna priodonta*, *Keratella* и *Kellicotia*, характерно для весны-начала лета. Тот факт, что в другие года такие высокие показатели не отмечены, связан со среднемесячной температурой и датами съёмов. Очень холодный май 2017 г. обусловил сдвиг пика численности коловраток на середину июня, когда и был собран материал. В более тёплые годы массовое развитие коловраток происходит во второй половине мая, когда пробы обычно не отбирали. Это подтверждается также тем, что в мае 2016 г. в качественных сборах на р. Чёрная было отмечено большое количество коловраток. При дальнейшем падении уровня воды, в период летней межени, связь с озером ослабевает, а развитию собственного зоопланктона на участке мешает отсутствие плёсов и выраженной рипали с зарослями, а также высокая цветность воды. Этим объясняются низкие показатели обилия летом и осенью. Наличие даже небольшого количества высшей водной растительности даёт возможность для развития планктонных организмов, как, например, на станциях мониторинга 1 и 3 и р. Лазурная, где отмечены крупные ветвистоусые ракообразные *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus*.

Работа выполнена при поддержке гранта РФ (№19-14-00015)

Библиографические ссылки

Григорьев С. В. Озёра и реки Карелии и их особенности / Фауна озёр Карелии. М.-Л.: Наука, 1965. С. 21-41.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Распределение, сезонная динамика, питание и значение / Л.: Наука, 1980. 440 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 264 с.

Полякова Н. В., Кучерявый А. В., Павлов Д. С., Цимбалов И. А. Особенности питания пескороек речной миноги *Lampetra fluviatilis* из реки Черная (бассейн Балтийского моря) / Вопросы ихтиологии. 2019. 59 (2): 186-194.

Телеш И. В. Сравнительная эффективность методов количественного учета планктонных коловраток // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, №4. С. 99-102.

УДК 597.562-153:524.12(268.45)

И. П. Прокопчук
(Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия)
irene_pr@pinro.ru

КОПЕПОДЫ КАК ОСНОВА КОРМОВОЙ БАЗЫ И ПИТАНИЯ САЙКИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ

В настоящей работе представлены материалы по питанию сайки Баренцева моря с акцентом на копеподах как основной группе зоопланктона и одному из ключевых кормовых объектов сайки.

К л ю ч е в ы е с л о в а : зоопланктон, копеподы, питание, сайка, Баренцево море

В экосистеме Баренцева моря зоопланктон является ключевым звеном трофических цепей, обеспечивая пищей различных потребителей, и, прежде всего, многочисленных пелагических рыб – мойву, сельдь, сайку. Анализ данных по составу зоопланктона и питанию сайки выполняли на основании материалов, собранных в ходе научно-исследовательских рейсов Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО» в августе-октябре 2007-2019 гг. Для облова зоопланктона использовали сеть Джеди (диаметр входного отверстия 37 см, размер ячеей сита 180 мкм), выполняли вертикальные ловы от дна до поверхности. Пробы зоопланктона фиксировали 4%-ным формальдегидом. Отбор проб на питание сайки выполняли из траловых уловов, рыб фиксировали целиком в 10%-ном формальдегиде для последующего детального лабораторного анализа в береговых условиях.

Таксономический анализ проб зоопланктона показал, что основу численности и биомассы зоопланктона в исследуемый период формировали веслоногие ракообразные, составляя в среднем 88% от общей численности и 65% от общей биомассы зоопланктона. Существенный вклад в общую биомассу зоопланктона вносили также щетинкочелюстные – 19%. В 2015 г. 80% биомассы зоопланктона составляли гидроидные медузы. Среди копепод наиболее многочисленными были мелкие виды *Oithona similis* и *Pseudocalanus* sp. (42 и 27% от общей численности копепод соответственно), тогда как доля более крупных видов *Calanus finmarchicus*, *Metridia longa* и *C. glacialis* была существенно меньше – 11, 7 и 5% соответственно. В то же время, в общей биомассе копепод доминировали крупные виды *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *M. longa* и *C. hyperboreus* – 34, 31, 14 и 6%, а на долю мелких копепод *Pseudocalanus* sp. и *O. similis* приходилось 10 и 2% соответственно.

Интенсивность питания сайки в исследуемый период значительно варьировала и была наиболее высокой в 2008, 2009 и 2019 гг. Основными кормовыми объектами сайки были копеподы (39% по массе), эвфаузииды (19%), гиперииды (16%) и рыбы (12%). Было установлено, что копеподы являются наиболее важным кормовым объектом для более мелких рыб, и с увеличением длины сайки их роль снижается. Отмечено, что высокие значения среднего индекса наполнения желудков сайки часто достигались при доминировании копепод в составе ее пищи. Кроме того, копеподы играли наиболее важную роль в питании сайки в северных районах Баренцева моря, тогда как в центральной и южной частях моря большее значение имели эвфаузииды и гиперииды, а на северо-востоке существенную долю составляли рыбы.

Сравнительный анализ зоопланктона и состава пищи сайки показал, что сайка питалась, главным образом, крупными массовыми копеподами *C. glacialis*, *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus* и *M. longa*, и потребляла преимущественно более крупных особей даже при наличии в планктоне особей более ранних стадий развития этих копепод. Это может свидетельствовать об избирательности питания сайки. В районах, где в питании сайки существенную долю составляли копеподы, биомасса зоопланктона была на среднем уровне – 100-250 мг/м³, что может свидетельствовать о выедании копепод сайкой. Таким образом, копеподы, формирующие основу зоопланктонных сообществ, являются основой питания сайки.

УДК 574.523/.524:[628.4.043-022.53:581.526.325]

Т. В. Рауэн, В. С. Муханов
(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
taschi@mail.ru

ПОТРЕБЛЕНИЕ ЧАСТИЦ МИКРОПЛАСТИКА ГЕТЕРОТРОФНОЙ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТОЙ *OXYRRHIS MARINA* ПРИ РАЗЛИЧНЫХ КОНЦЕНТРАЦИЯХ ОРГАНИЗМОВ

Оценивается возможность включения микропластика в микробную пищевую цепь и закономерности его потребления простейшими организмами на примере гетеротрофной

динофлагелляты *Oxyrrhis marina*. Проведен сравнительный анализ основных показателей питания (скорости выедания, селективности) *O. marina* в системе хищник-жертва (хищник: *O. marina*; жертва: микроводоросли *Isochrysis galbana* или пластиковые микросферы) при их разном количественном соотношении (1:3 и 1:30).

Ключевые слова: микропластик, пищевая цепь, *Oxyrrhis marina*, *Isochrysis galbana*, проточная цитометрия

В настоящее время пластиковое загрязнение является повсеместной проблемой, которая особенно остро стоит для морских экосистем. В водной среде полимерные основы пластика под воздействием внешних факторов разрушаются с образованием частиц микроскопических размеров (<5 мм) – микропластиков (МП) [Thompson et al., 2004]. Одним из основных экологических рисков, связанных с этим процессом, является потребление частиц МП планктонными организмами. Помимо прямого физиологического ущерба гидробионтам (эффект ложного насыщения, блокировка пищеварительной системы, нарушение подвижности, снижение скорости роста и т.д.), включение МП в трофические цепи создает потенциал для биоаккумуляции как самих частиц, так и связанных с ними загрязняющих веществ [Wright, Thompson, Galloway, 2013]. Крупные зоопланктонные организмы не потребляют мельчайшие пластиковые частицы, однако участие в этом процессе одноклеточных планктонных организмов обеспечивает процесс изъятия МП из водной среды с его последующим переносом на более высокие трофические уровни. Связь микропластикового загрязнения с трофикой микроорганизмов, составляющих основу пищевой цепи – наименее изученная проблема.

В работе исследовали закономерности потребления гетеротрофной динофлагеллятой *Oxyrrhis marina* (OXY), обитающей в литоральной зоне Чёрного моря, частиц МП, которые по своим размерам соответствуют клеткам микроводорослей – основных кормовых объектов данного вида в природных условиях. В качестве корма *O. marina* были предложены диеты, включающие в себя полистирольные микросферы (MS) размером 5,6 мкм и микроводоросли *Isochrysis galbana* (ISO), в трех вариантах: 1) только *I. galbana* (OXY-ISO); 2) только MS (OXY-MS); 3) их смесь (OXY-ISO-MS). Для определения влияния концентрации жертв на основные показатели питания хищника эксперимент проводили при различных соотношениях хищник : жертва (1:3 и 1:30). Динамику численности микроорганизмов и микросфер в ходе эксперимента исследовали методом проточной цитометрии и флуоресцентной микроскопии. Для исследования селективности питания *O. marina* смесью *I. galbana* и MS использовали индекс селективности Ивлева (1961) [Ивлев, 1977].

В соответствии с полученными результатами во всех экспериментальных сосудах, независимо от концентрации кормовых объектов, *O. marina* потреблял частицы МП даже в присутствии своих обычных жертв – микроводорослей.

Динамика численности *I. galbana*. Во всех экспериментах с диетой, включающей *I. galbana* (OXY-ISO-MS и OXY-ISO), наблюдали высокую скорость потребления микроводорослей, при этом наличие MS в среде не влияло на этот процесс.

Динамика численности микросфер. Уже в первые часы эксперимента во всех экспериментальных сосудах фиксировали потребление MS клетками *O. marina*. Скорость выедания зависела от соотношения организмов. В экспериментах с диетой, включающей MS (OXY-ISO-MS и OXY-MS), дефицит пищи (1:3) повлек за собой более стремительное снижение численности MS, которая в течение первого часа упала почти в 4 раза (с 10^4 до $<10^2$ MS/мл). В эксперименте с избытком пищи (1:30) численность MS снижалась медленнее, а спустя два часа наблюдали даже незначительный её рост, который можно было объяснить выведением MS из клеток динофлагеллят обратно в среду. Экскреция MS была следствием того, что MS не могли перевариться в пищеварительных вакуолях динофлагеллят.

Динамика численности клеток *O. marina*, содержащих MS. Применение проточной цитометрии для количественного учета микросфер и микроорганизмов позволило также идентифицировать и учитывать клетки динофлагеллят, содержащие MS в пи-

щеварительных вакуолях. Было показано, что их численность возрастала на начальной стадии эксперимента и далее, через два часа, достигала некоторого предела. Только в эксперименте с полной диетой (OXY-ISO+MS) и избытком пищи (1:30) численность клеток *O. marina*, содержащих в вакуолях MS, начинала снижаться через три часа, что свидетельствовало об отказе динофлагеллят от MS в присутствии их естественного корма – микроводорослей. Соответственно, показатель элективности в отношении клеток *I. galbana* становился положительным и продолжал расти до конца эксперимента, в то время как показатель элективности в отношении MS снижался.

В эксперименте с дефицитом пищи (1:3) элективности в отношении какого-либо вида корма выявлено не было. Таким образом, можно сделать вывод, что при избытке пищи и наличии альтернативного корма происходила трофическая адаптация клеток *O. marina* к микросферам, и динофлагелляты начинали отказываться от MS в пользу *I. galbana*.

Численность клеток *O. marina* во всех экспериментах практически не изменялась. Можно предположить, что негативный эффект потребления MS мог бы проявиться при более длительной экспозиции, однако, это предположение требует дополнительной экспериментальной проверки.

Основные выводы работы сводятся к следующему.

1) Гетеротрофная динофлагеллята *O. marina* потребляет пластиковые микросферы даже в присутствии альтернативных кормовых объектов из ее естественного спектра питания (микроводорослей). Это определяет возможность дальнейшего включения микропластика в пищевую цепь гидробионтов.

2) Значения индекса элективности Ивлева, полученные для микроводорослей и MS, указывают на отсутствие селективности в питании *O. marina* при дефиците пищи.

3) В ходе эксперимента во всех экспериментальных сериях достоверных отличий численности клеток *O. marina* не наблюдали, т.е. в исследуемом временном диапазоне МП не оказывал негативного влияния на численность клеток *O. marina*.

4) При соотношении организмов хищник:жертва 1:30, и наличии альтернативного вида корма, через два часа после начала питания происходит трофическая адаптация *O. marina* к микросферам.

5) *O. marina* может служить модельным организмом для изучения потребления пластика одноклеточными.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме: «Исследование механизмов управления производственными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0)

Библиографические ссылки

Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. К.: Наук. думка, 1977. 266 с.

Thompson R. C., Olsen Y., Mitchell R. P., Davis A., Rowland S. J., John A. W. G., McGonigle D., Russell A. E. Lost at sea: where is all the plastic? Science. 2004. Vol. 304. P. 838.

Wright S. L., Thompson R. C., Galloway T. S. The physical impacts of microplastics on marine organisms: a review. Environmental Pollution. 2013. Vol. 178. P. 483-492.

ПЕРВОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В РАЙОНЕ МАЛЬВИНСКОГО ТЕЧЕНИЯ (ЮГО-ЗАПАДНАЯ АТЛАНТИКА)

Изучены сообщества фитопелагиали в фотической зоне по трансекте станций поперёк прибрежной струи Мальвинского течения и в области Патагонского шельфа. Основную роль в составе ценозов играли бесцветные динофлагелляты, численно доминировали коккоидные прازیнофиты.

Ключевые слова: Южная Атлантика, Мальвинское течение, фитопланктон, прازیнофиты, динофлагелляты

Фитопелагические ценозы были изучены на 8 станциях разреза, пересекавшего окраинную область Патагонского шельфа и прибрежную струю Мальвинского течения по широте 45°47,9', в ходе комплексных исследований этого района в рейсе АМК-87 (2021-2022 гг.). Разрез с Запада на Восток охватил несколько сменявших друг друга гидрологических областей: зону даунвеллинга над шельфом, затем зону апвеллинга над краевой частью шельфа, его кромкой и свалом глубин, далее узкую зону даунвеллинга в середине ядра прибрежной струи, ещё одну, относительно широкую, зону апвеллинга на периферии струи, а также узкую зону даунвеллинга на восточной границе струи. Пробы отбирали с помощью средней планктонной сети Апштейна (размер ячеек 35 мкм, диаметр верхнего кольца – 400 мм), с горизонта 0-100 м, на комплексных станциях. Одну часть материала исследовали живьём, немедленно после отбора, производя идентификацию микрофитов, фотодокументируя виды и отмечая их статусы обилия. Таксономическую принадлежность организмов устанавливали с помощью современных атласов и определителей, а также статей, посвящённых фитопланктону Атлантики и обзору некоторых родов, населяющих океанические воды и содержащих диагнозы видов [Dodge et al., 1981; Scott, Marchant, 2005; Okolodkov, 2005, 2008; Pienaar et al., 2007; Al-Kandari et al., 2009; Sumyat et al., 2009; Gul, Nawaz, 2014; Estrada et al., 2016; Phan-Tan et al., 2017]. При экологическом анализе данных применяли алгоритмы пакета программ Primer-6. В качестве меры разнообразия сообществ на станциях использовали индекс Шеннона-Уивера (H'), для понимания эквиобильности видов применяли индексы Пиелу (J') и вероятности межвидовых встреч (PIE). При вычислении сходства сообществ на станциях использовали индексы Сьеренсена (для качественных данных) и Брея-Кёртиса (для количественных). Для проверки достоверности выделения флористических и ценологических группировок применяли процедуры ANOSIM (Primer-6). При выделении групп видов, характеризующих ту или иную ценологическую группировку, применяли процедуру SIMPER (Primer-6). Вторую часть материала фиксировали раствором этанола в конечной концентрации 70% для дополнительных исследований в ИО РАН. Исследования проводили также в центре коллективного пользования «Электронная микроскопия в науках о жизни» МГУ им. М. В. Ломоносова (УНУ «Трёхмерная электронная микроскопия и спектроскопия»).

В общей совокупности, на 8 станциях, где изучали пелагические фитоценозы, было отмечено 43 вида и подвида микрофитов. Среди них качественно преобладали динофлагелляты (Myzozoa: Dinophyceae) – 27 видов и подвидов (62,8% от всего видового списка). Далее следовали диатомеи (Ochrophyta: Bacillariophyceae) – 12 (27,9%), пиримимонады (Chlorophyta: Pyramimonadophyceae) – 2 (4,7%), а также прازیнофиты (Chlorophyta: Prasinophyceae: *Pterosperma* cf. *polygonum*) и силикофлагелляты (Ochrophyta: Dictyochophyceae: *Dictyocha fibula*). Среди динофлагеллят ощутимо преобладали гетеротрофные формы: 19 видов, или 41,9% от всей отмеченной флоры. На уровне родов был наиболее широко представлен *Protoperidinium* – 12 видов и подвидов (27,9% – свыше

четверти от всей флоры). Можно констатировать, что на рассматриваемом разрезе видовой спектр фитопелагиали включал преимущественно динофлагеллят, большинство из которых не имело адаптаций к фотосинтезу.

Только 1 вид – мелкоклеточная коккоидная пирамимонада *Prasinoderma coloniale* – присутствовал на всех 8 станциях разреза. Ещё 7 видов – *Dinophysis rotundata*, *Tripos lineatus*, *T. fusus*, *Protoberidinium curvipes*, *P. pyriforme*, *P. cf. subsphaericum* и *Rhizosolenia hebetata* – имели статус широко распространённых, так как были отмечены в половине станций и более (на 4-7), но не повсеместно. Важно, что 19 видов (44,2% от всей флоры – близко к её половине) характеризовались локальной встречаемостью – были отмечены только на какой-нибудь одной из станций. Это были *Protoberidinium larsenii*, *P. ovum*, *P. crassipes*, *Ceratium bucephalum*, *Boreadinium breve*, *Actiniscus pentasterias*, *Symbiodinium voratum*, *Durinskia* sp., *Halosphaera russellii*, *Pterosperma* cf. *polygonum*, *Podosira stelligera*, *Gyrosigma* sp., *Shionodiscus oestrupii* var. *venrickae*, *Pteroncola* sp., *Amphora* sp., *Plagiotropis gaussii*, *Navicula* cf. *glaciei*, *Coscinodiscus mesoleius* и *Dictyocha fibula*.

Число видов на станциях менялось от 4 (в области даунвеллинга в середине зоны ядра прибрежной струи Мальвинского течения) до 24 (на одной из станций в зоне даунвеллинга над шельфом), в среднем составляя 12,5 видов и подвидов. В свою очередь, структурное разнообразие (H') менялось в диапазоне от 0,725 (в ядре струи) до 2,038 (в зоне апвеллинга, на восточной окраине прибрежной струи), при среднем значении 1,467. Эквидивальность согласно индексу Пиелу изменялась в пределах от 0,386 (на самой западной точке разреза, над шельфом) до 0,830 (на восточной границе прибрежной струи, в зоне даунвеллинга), составляя в среднем 0,617. Вероятность обнаружения в одном поле зрения двух разных видов (PIE) составляла от 0,344 (над кромкой шельфа) до 0,785 (на восточной границе прибрежной струи), в среднем – 0,582. В целом, все описанные показатели (видовое богатство сообществ, их разнообразие и выравненность видовой структуры) варьировали на относительно низких уровнях значений. Микрофитные ценозы в районах исследований были не слишком богаты видами, а местами и откровенно бедны по составу (в области поверхностной границы между более пресными и менее плотными водами над шельфом и более солёными и плотными над глубоководной областью разреза и, особенно, в середине зоны ядра прибрежной струи). Сообщества не отличались высоким разнообразием, и во многих локациях существенное влияние на их структуру оказывал наиболее массовый вид. На всех станциях численно доминировала пирамимонада *Prasinoderma coloniale*, представленная как среди свободно парящего фитопланктона, так и в составе микроагрегатов. Мелкие (до 5-7 мкм диаметром) шаровидные клетки этого вида, одетые плотной оболочкой, часто встречались в живом виде и в составе расплывающихся пеллет планктонных ракообразных. В составе агрегатов, строящихся на основе таких пеллет, клетки снова размножались. Вклад этого вида в общую численность ценозов на станциях составлял 37,5-80,5%, в среднем 60,7%.

Совокупный вклад видов *Protoberidinium*, широко представленных на некоторых станциях, менялся по локациям от 4,2% до 18,2% от общей численности (в среднем 9,3%). Особенно значимую совокупную роль они играли в краевой области шельфа, а также в середине ядра прибрежной струи. Число видов этого рода было особенно высоким в области западного даунвеллинга над шельфом (8-10), так же как и общее число видов гетеротрофных динофлагеллят (12-14). Совокупный вклад бесхлорофилльных форм в обилие сообществ был особенно высоким в середине этой зоны даунвеллинга (25,18%), а также в областях апвеллинга на восточной окраине прибрежной струи (22,64%) – и даунвеллинга на её восточной границе (25%). В среднем по выборке они составляли 17,72% от общей численности.

Среднее качественное сходство сообществ на станциях составило 26,07% – ценозы разных локаций, в целом, существенно различались по составу. Их среднее сходство по количественной структуре было ещё ниже – всего 20,24%.

На основе сходства видового состава можно выделить две флористические группировки (Global R=0,85, p=0,5%). Из них группировка Af была представлена на всех станциях в

областях даунвеллинга над шельфом и апвеллинга на восточной окраине прибрежной струи, и характеризовалась распространением *Paralia* sp., *Dinophysis rotundata*, *Tripos lineatus*, *Rhizosolenia hebetata*, *Protoperidinium curvipes*, *P. pyriforme*, *P. cassum*, *P. cf. subsphaericum* и *P. oviforme*. Группировка Vf была проявлена над кромкой и над склоном шельфа, для неё были характерны *Tripos lineatus*, *T. fusus* и *Stephanopyxus nipponica*.

В пределах разреза мы выделили три ценоотические группировки на основе соотношений видов по относительному обилию (Global R=0,93, p=0,1%). В частности, группировку Az, объединяющую ценозы в зоне даунвеллинга над шельфом, характеризовали (в порядке убывания значимости) *Paralia* sp., *Tripos lineatus*, *Dinophysis rotundata*, *Protoperidinium curvipes*, *P. cf. subsphaericum*, *Rhizosolenia hebetata*, *P. pyriforme*, *Dinophysis acuminata*, *Protoperidinium pellucidum*, *P. solidicorne* и *Oblea rotunda*. Эту группировку можно рассматривать как характерную для Патагонского шельфа.

Ценозы над кромкой и склоном шельфа объединялись в группировку Vz, характеризующую – в равной степени значимости – *Tripos lineatus*, *T. fusus* и *Stephanopyxus nipponica*. Наконец, сообщества на восточной окраине и границе прибрежной струи относились уже к ценоотической группировке Cz, и её характеризовали – в порядке убывания значимости – *Dinophysis rotundata*, *Neoceratium pentagonum*, *Protoperidinium curvipes* и *Thalassiosira eccentrica*. Ценоз в зоне даунвеллинга, расположенной в ядре прибрежной струи, не входил ни в одну из группировок.

Работы выполнены в рамках Госзадания ИО РАН №FMWE-2022-0001 «Оценка современного состояния природных комплексов Атлантического сектора Южного океана и их разнопериодной изменчивости (экосистемы, биопродуктивность, гидрофизика, гидро- и геохимия)»

Библиографические ссылки

Al-Kandari M., Al-Yamani F. Y., Al-Rifaie K. Marine Phytoplankton Atlas of Kuwait's Waters. Kuwait Institute for Scientific Research, Kuwait City, 2009. 351 p.

Dodge J. D., Hermes H. A revision of the Diplopsalis group of dinoflagellates (Dinophyceae) based on material from the British Isles // Botanical Journal of The Linnean Society. 1981. №83. P. 15-26. DOI: 10.1111/j.1095-8339.1981.tb00126.x.

Estrada M., Delgado M., Blasco D., Latasa M., Cabello A. M., Benítez-Barrios V., Fraile-Nuez E., Mozetič P., Vidal M. Phytoplankton across Tropical and Subtropical Regions of the Atlantic, Indian and Pacific Oceans // PloS one. 2016. №11(3), e0151699. DOI: 10.1371/journal.pone.0151699.

Gul S., Nawaz M. F. The Dinoflagellate Genera Protoperidinium and Podolampas from Pakistan's Shelf and Deep Sea Vicinity (North Arabian Sea) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2014. №14 (1). DOI: 10.4194/1303-2712-v14_1_11.

Okolodkov Y. B. Protoperidinium Bergh (Dinoflagellata) in the southeastern Mexican Pacific Ocean: part I. // Botanica Marina. 2005. №48. P. 284-296. DOI: 10.1515/BOT.2005.038.

Okolodkov Y. B. Protoperidinium Bergh (Dinophyceae) of the national park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of Mexico, with a key for identification // Acta Botanica Mexicana. 2008. №84. P. 93-149. DOI: 10.21829/abm84.2008.1068.

Phan-Tan L., Nguyen-Ngoc L., Doan-Nhu H., Raine R., and Larsen J. Species diversity of Protoperidinium sect. Oceanica (Dinophyceae, Peridinales) in Vietnamese waters, with description of the new species *P. larsenii* sp. nov. // Nordic Journal of Botany. 2017. №35(2). P. 129-146. DOI: 10.1111/njb.01230.

Pienaar R. N., Sakai H., Horiguchi T. Description of a new dinoflagellate with a diatom endosymbiont, *Durinskia capensis* sp. nov. (Peridinales, Dinophyceae) from South Africa // Journal of Plant Research. 2007. №120. P. 247-258. DOI: 10.1007/s10265-006-0047-y.

Scott F. J., Marchant H. J. ed. Antarctic Marine Protists. Canberra: Australian Biological Resources Study, 2005. 563 p.

Su-Myat, Maung Saw Htoo Thaw, Matsuoka K., Khin Ko Lay, Koike K., et al. Phytoplankton surveys off the southern Myanmar coast of the Andaman sea: an emphasis on dinoflagellates including potentially harmful species // Fisheries Science. 2012. №78. P. 1091-1106. DOI: 10.1007/s12562-012-0534-0.

УДК 597.2/5

Д. Я. Саушкина
(Камчатский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Петропавловск-Камчатский, Россия)
melnik.d.y@kamniro.ru

СЛУЧАИ ПОИМОК ЛИЧИНОК СЕМЕЙСТВА КАМБАЛОВЫХ (PLEURONECTIDAE) В ТИХООКЕАНСКИХ ВОДАХ КАМЧАТКИ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Приведены новые случаи поимок личинок семейства камбаловых (Pleuronectidae) весной в тихоокеанских водах Камчатки. Их редкая встречаемость в ихтиопланктоне связана с ограниченными сроками и методическими особенностями проведения съемок.

Ключевые слова: камбаловые, личинки, ихтиопланктон, тихоокеанские воды Камчатки, поимки, глубина, температура

Тихоокеанские воды Камчатки характеризуются сравнительно богатой и разнообразной ихтиофауной. Семейство камбаловые занимают одно из лидирующих мест по количеству видов, обитающих на данной акватории. Весной в водах юго-восточной Камчатки встречаются икра и личинки 8 представителей Pleuronectidae: четырехбугорчатая *Pleuronectes quadrituberculatus*, узкозубая палтусовидная *Hippoglossoides elassodon*, желтоперая *Limanda aspera*, звездчатая *Platichthys stellatus*, северная двухлинейная *Lepidopsetta polyxustra* камбалы, а также тихоокеанский черный *Reinhardtius hippoglossoides*, белокорый *Hippoglossus stenolepis* и азиатский стрелозубый *Atheresthes evermanni* палтусы [Буслов и др., 2006; Дьяков, 2019; Саушкина, 2019; Овчеренко, Саушкина, 2021]. Однако поимки личинок достаточно редки и их количество в ихтиопланктонных пробах не столь велико.

Публикаций, касающихся раннего развития камбаловых в сопредельных районах, достаточно много [Булатов, 1983, 1994; Григорьев, 2011; Дубинина, Андреева, 2008; Золотов, 2011; Кашкина, 1970; Мусиенко, 1963; Перцева-Остроумова, 1960; Полутов, Трипольская, 1954; Храпкина, 1961]. Однако в районе наших исследований информация о местах поимок личинок семейства приводится ограниченная [Полутов, Трипольская, 1954; Перцева-Остроумова, 1961; Буслов и др., 2006; Дьяков, 2019; Саушкина, 2019].

Таким образом, целью настоящей работы является описание поимок весеннего личиночного комплекса камбаловых рыб в тихоокеанских водах Камчатки.

В качестве материала использованы данные 5 весенних ихтиопланктонных съемок, выполненных в 2004, 2006 и 2016-2018 гг. (таблица 1). Сбор проб производили икорной конической сетью (ИКС-80) диаметром 80 см и площадью входного отверстия 0,5 м², изготовленной из капронового газа №14. Облавливали слой от дна до поверхности. Полученную пробу фиксировали в 4%-ном растворе формалина для последующей камеральной обработки. Видовую идентификацию личинок проводили с использованием различных определителей [Перцева-Остроумова, 1961; Григорьев, 2007; Дубинина Золотов, 2008; Matarese et al., 1989].

По результатам ихтиопланктонных съемок весной в личиночный комплекс входят 6 представителей камбал и палтусов (рисунок 1). Известно, что нерестовый сезон этих видов достаточно растянут, и протекает в осенне-зимний и зимне-весенний периоды. Его сроки могут варьировать в зависимости от гидрологических условий. Несмотря на то, что взрослые

особи обитают как в толще воды, так и в придонном слое, все же икра и личинки развиваются в пелагиали [Перцева-Остроумова, 1961; Новиков, 1974; Дьяков, 2019].

Икрометание четырехбугорчатой камбалы проходит с апреля по июнь [Перцева-Остроумова, 1961], однако некоторые особи могут созревать быстрее и, впоследствии, приводят к появлению в ихтиопланктонных пробах единичных личинок. В наших сборах личинка данного вида длиной 7,2 мм отмечена в конце апреля восточнее м. Лопатки над глубиной 171 м (рисунок 1). Поверхностная температура в месте поимки составила 1,36°C, у дна – 1,34°C.

Таблица 1 – Даты, количество, глубины, температуры и длины пойманных личинок представителей семейства Pleuronectidae в тихоокеанских водах Камчатки

Вид	Дата поимки	Количество, экз.	Глубина, м	Температура (поверхность/дно), °C	Длина, мм
Четырехбугорчатая камбала	25.04.2017	1	171	1,36/1,34	7,2
Узкозубая палтусовидная камбала	01.05.2017	1	397	0,83/1,47	4,5
	12.04.2018	1	149	0,69/0,87	4,8
Северная двухлинейная камбала	19.04-02.05.2017	4	96-117	1,34-2,33/0,88-1,1	4,4-5,2
	07.05.2016	1	140	-	5,4
	5 и 8.05.2006	6	112-361	0,12-1,7/-0,44-0,39	4,8-9,4
	21.04.2004	1	109	-	5,2
Тихоокеанский черный палтус	25.04.2016	1	483	0,71/3,41	16,8
Тихоокеанский белокорый палтус	13.04.2004	1	500	-	14,0
Азиатский стрелозубый палтус	19.04.2017	1	519	1,28/3,7	8,5
	04.05.2016	1	300	-	8,6

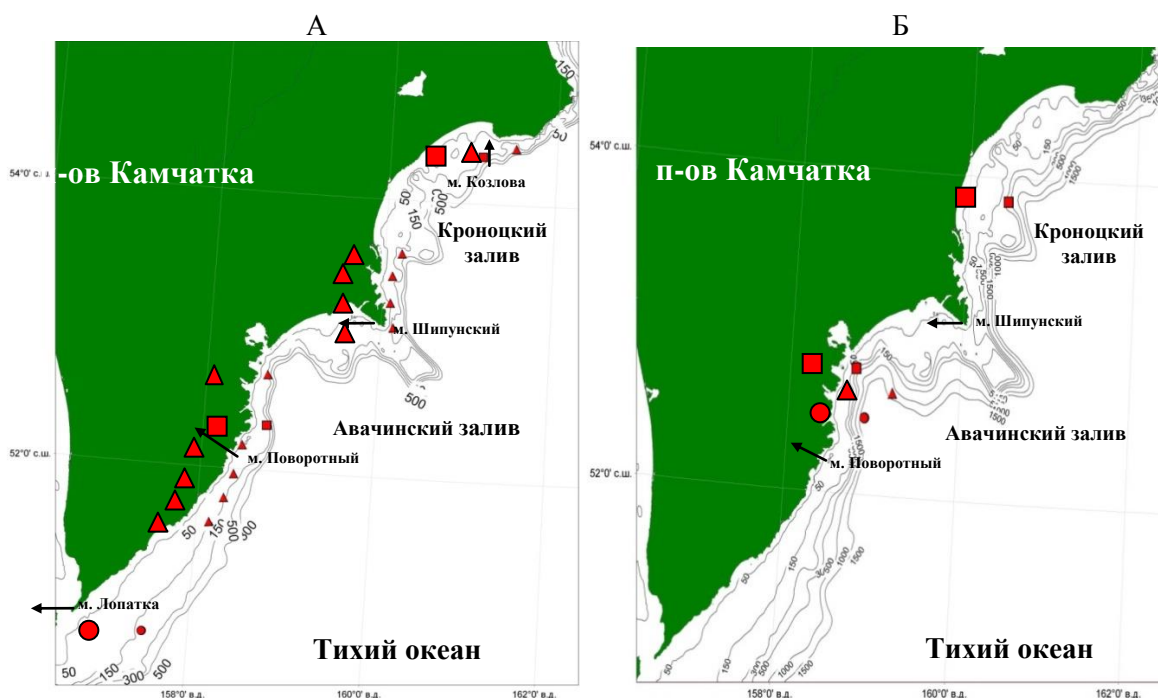


Рисунок 1 – Места поимок личинок четырехбугорчатой (●), узкозубой палтусовидной (■) и двухлинейной (▲) камбал (А) и тихоокеанских черного (●), белокорого (▲) и азиатского стрелозубого (■) палтусов (Б) весной в тихоокеанских водах Камчатки

Сроки нереста узкозубой палтусовидной камбалы близки к таковым у четырехбугорчатой [Овчеренко, Саушкина, 2021]. В наших сборах в середине апреля и начале мая обнаружены 2 личинки данного вида. Поимки зафиксированы в северной части Кроноцкого залива над глубиной 397 м и восточнее м. Поворотного над глубиной 149 м (см. рисунок 1). Размеры особей варьировали от 4,5 до 4,8 мм. Поверхностная температура изменялась от 0,69 до 0,83°C, а в придонном слое составляла 0,87-1,47°C.

Икрометание северной двухлинейной камбалы происходит ранней весной: во второй половине марта – начале апреля [Перцева-Остроумова, 1961]. В наших уловах ихтиопланктонной сетью ее личинки длиной от 4,4 до 9,4 мм попадались с середины апреля по начало мая. Как показано на рисунке 1, двухлинейная камбала встречалась в северных частях Кроноцкого и Авачинского заливов, количество ее также было не значительным и не превышало 6 экз. (см. таблицу 1). Развивающихся личинок этого вида ловили над глубинами 96-361 м, при придонной от –0,44 до 1,1°C, и положительной поверхностной температуре.

Нерест тихоокеанского чёрного и белого, а также азиатского стрелозубого палтусов наступает в осенне-зимний период. Икра этих видов развивается в батипелагиали, а личинки – в пелагиали [Перцева-Остроумова, 1961; Новиков, 1974]. Пойманная в конце апреля личинка черного палтуса длиной 16,8 мм обнаружена в южной части Авачинского залива над глубиной 483 м (см. рисунок 1). Придонная температура воды в месте вылова составила 3,41°C (см. таблицу 1).

Единственная особь белокорого палтуса длиной 14,0 мм обнаружена в середине апреля в центральной части Авачинского залива в районе глубоководного каньона над глубиной 500 м (см. таблицу 1, рисунок 1).

В наших сборах 2 личинки азиатского палтуса длиной 8,5-8,6 мм зафиксированы в середине апреля и начале мая в центральных частях Авачинского и Кроноцкого заливов над глубинами 519 и 300 м соответственно (см. таблицу 1, рисунок 1). В районе Авачинского залива личинка поймана при положительных температурах у поверхности и дна, 1,28 и 3,7°C соответственно.

В связи с тем, что сроки проведения ихтиопланктонных съемок весьма ограничены и чаще всего не совпадают с периодами нереста некоторых представителей сем. камбаловых, то зафиксировать массовое появление их личинок не представляется возможным. Также стоит отметить, что по мере роста и развития, личинки будут опускаться в придонные слои. Однако в силу методических особенностей выполнения работ икорной сетью ИКС-80, их облов ближе к дну затруднителен.

Библиографические ссылки

Булатов О. А. Распределение икры и личинок черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) в восточной части Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 1983. Т. 23, №1. С. 162-164.

Булатов О. А. Особенности размножения рыб и распределение ихтиопланктона восточной части Берингова моря // Известия ТИНРО. 1994. Т. 115. С. 17-57.

Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. Весенний ихтиопланктон в районе глубоководных каньонов Авачинского залива (Восточная Камчатка) // Известия ТИНРО. 2006. Т. 144. С. 226-246.

Григорьев С. С. Ранние стадии рыб северо-востока России (прибрежные морские воды и внутренние водоемы): атлас-определитель // Под ред. А. М. Токранова. Владивосток: ДВО КФТИГ, 2007. 331 с.

Григорьев С. С. Распределение икринок и личинок камбал (PISCES: Pleuronectidae) на шельфе Западной Камчатки в летней период // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2011. Вып. 20. С. 12-22.

Дубинина А. Ю., Андреева Е. Н. Сравнение видового состава и распределение ихтиопланктона в восточной части Охотского моря в осенний период // Исследования водных био-

логических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2008. Вып. 10. С. 49-56.

Дубинина А. Ю., Золотов А. О. Сравнение личинок палтусовидных камбал из Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2008. Вып. 10. С. 57-63.

Дьяков Ю. П. Распространение икры и личинок камбалообразных рыб (Pleuronectiformes) в северной части Тихого океана // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2019. Вып. 52. С. 5-49.

Золотов А. О. Распределение и сезонные миграции камбал Карагинского и Олюторского заливов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2011. Вып. 21. С. 73-100.

Кашкина А. А. Летний ихтиопланктон Берингова моря // Труды ВНИРО. 1970. Т. 70. С. 225-245.

Мусяенко Л. Н. Ихтиопланктон Берингова моря (по материалам берингоморской экспедиции ТИНРО и ВНИРО 1958-1959 гг.) // Труды ВНИРО. 1963. Т. 48. С. 239-270.

Новиков Н. П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана // М.: Пищ. пром-ть, 1974. 308 с.

Овчеренко Р. Т., Саушкина Д. Я. Распределение икры и рыб четырехбугорчатой *Pleuronectes quadrituberculatus* и узкозубой палтусовидной *Hippoglossoides elassodon* камбал (Pleuronectidae) в тихоокеанских водах Камчатки // Известия ТИНРО. 2021. Т. 201, №2. С. 400-415.

Перцева-Остроумова Т. А. Размножение и развитие стрелозубых палтусов рода *Atheresthes* Jordan et Gilbert (Pleuronectidae, Pisces) // Зоологич. журнал. 1960. Т. 39. Вып. 11. С. 1659-1669.

Перцева-Остроумова Т. А. Размножение и развитие дальневосточных камбал // М.: АН СССР, 1961. 486 с.

Полутов И. А., Трипольская В. Н. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Известия ТИНРО. 1954. Т. 41. С. 295-308.

Саушкина Д. Я. Ихтиопланктон Авачинской губы в 2014-2017 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. 2019. Вып. 55. С. 126-137.

Храпкова Н. В. Скопления промысловых рыб и ихтиопланктона в Корфо-Карагинском районе // Труды института океанологии АН СССР. 1961. Т. 43. С. 285-294.

Matarese A. C., Kendall A. W., Blood D. M. Laboratory guide to early life history stages of Northeast Pacific fishes. NOAA Tech. Rep. NMFS. 1989. Vol. 80 (1). 652 p.

УДК 576.322, 576.31, 57.063.8

П. Ю. Сафонов¹, М. А. Бердиева¹, Е. С. Насонова^{1,2}, И. А. Поздняков¹

¹Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия;

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия)
spy.ixz@gmail.com

НОВЫЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЬ РОДА *RHIZOCHROMULINA* ИЗ АРКТИКИ:

МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ПОЛОЖЕНИЕ НА

ЭВОЛЮЦИОННОМ ДРЕВЕ ДИКТИОХОФИТОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В Белом море обнаружен новый организм из рода *Rhizochromulina*. Проведено исследование его морфологии и ультраструктуры, а также филогенетический анализ.

Ключевые слова: *Rhizochromulina*, амёбофлагеллята, Арктика, филогенетический анализ, ультраструктура

Dictyochophyceae – таксон преимущественно морских одноклеточных водорослей из группы Ochrophyta [Adl et al., 2018]. Входящий в него отряд Rhizochromulinales содержит два рода – *Ciliophrys* и *Rhizochromulina*. Последний включает в себя единственный описанный вид – *Rhizochromulina marina* (Hibberd and Chretiennot-Dinet, 1979). Впервые *R. marina* была обнаружена в Средиземном море, также выделены многочисленные штаммы, не имеющие формального описания. Малоподвижные амeboидные клетки *R. marina* образуют филоподии и способны формировать биоплёнки. Также эти микроорганизмы могут образовывать одноклеточные подвижные клетки, которые неоднократно обнаруживались в планктонных пробах по всему миру. Таким образом, они являются амёбофлагеллятами.

В 2019 г. из скальной ванны, расположенной в супралиторальной зоне о. Рязков (территория Кандалакшского государственного природного заповедника, Белое море) был изолирован микроорганизм, морфологически схожий с *R. marina*. Секвенирование гена 18S рРНК подтвердило его принадлежность к роду *Rhizochromulina*. Данная водоросль является первым обнаруженным в Арктике представителем этого рода.

Последовательности генов 18S рРНК водорослей из изучаемого рода были использованы для проведения анализа гаплотипов и филогенетического анализа. В результате сделан вывод о нечеткости границ вида *R. marina* и необходимости ревизии рода *Rhizochromulina*. Так, в последовательности гена 18S рРНК обнаруженной нами водоросли содержатся многочисленные уникальные однонуклеотидные замены, а также две вставки из нескольких нуклеотидов, что может быть аргументом для выделения её в самостоятельный вид.

Мы также исследовали морфологические и ультраструктурные особенности обнаруженного организма. Было установлено, что амёбно-жгутиковый переход может быть запущен при длительном перемешивании культуральной жидкости, а при обратном превращении клетка может как отбрасывать, так и втягивать жгутики. Удалось обнаружить, что амeboидные клетки могут перемещаться за счет сокращения филоподий, а внутри филоподий может проходить активный транспорт везикул. Наконец, филоподии соседних клеток могут сливаться.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, грант №21-74-00087

Библиографические ссылки

Adl S. M., Bass D., Lane C. E., Lukeš J., Schoch C. L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M. W., Burki F. et al. Revisions to the Classification, Nomenclature, and Diversity of Eukaryotes. *J. Eukaryot. Microbiol.* 2018. P. 4-119. DOI.org/10.1111/jeu.12691.

Hibberd D. J., Chretiennot-Dinet M.-J. The ultrastructure and taxonomy of *Rhizochromulina marina* gen. et sp. nov., an amoeboid marine chrysophyte. *J. Mar. Biol. Ass.* 1979. №59. P. 179-193. DOI.org/10.1017/S0025315400046269.

УДК 574.583:574.34

Е. Г. Сахарова¹, И. Ю. Фенева²

¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;

²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
katya.sah@mail.ru; feniova@mail.ru

ВЛИЯНИЕ РЫБ НА ЭФФЕКТИВНОСТЬ ПЕРЕНОСА БИОЛОГИЧЕСКИ ЦЕННЫХ ВЕЩЕСТВ ОТ ФИТОПЛАНКТОНА К ЗООПЛАНКТОНУ В ЭВТРОФНЫХ УСЛОВИЯХ: ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

Взаимодействия в системе «фитопланктон – зоопланктон – рыбы» определяются не только отношениями хищник – жертва, но и зависят от качества фитопланктона и зоопланктона как пищевых ресурсов. Показано, что в присутствии рыб эффективность передачи углеро-

да от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, фосфора – в 12,4, азота в – 2,5, эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) в – 12,4, докозагексаеновой кислоты (ДГК) – в 7,4, общих жирных кислот (ЖК) – в 10 раз по сравнению с контролем. Это создает устойчивость функционирования экосистемы в условиях пресса рыб и препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами, позволяя продлить трофическую цепь.

Ключевые слова: первичная и вторичная продукция, углерод, азот, фосфор, полиненасыщенные жирные кислоты

Планктонные сообщества являются основой трофической сети в пресноводных водоемах, поэтому эффективность передачи биологически ценных веществ от фитопланктона к зоопланктону во многом определяет функционирование всей экосистемы. Однако этот параметр зависит от условий среды [Gladyshev et al., 2011] Рыбы являются важным фактором, регулирующим сообщества планктона, а значит и влияющим на эффективность передачи основных питательных веществ от фитопланктона к зоопланктону [Brabrand et al., 1984; Gliwicz, 2003; Okun, Mehner, 2005]. Целью работы было оценить влияние рыб на первичную и вторичную продукцию и эффективность передачи углерода, азота, фосфора, полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), включавших ЭПК (20:5n-3) и ДГК (22:6n-3) кислоты и общего содержания ЖК от фитопланктона к зоопланктону.

Эксперименты проводили в аквариумах объемом 300 л. Аквариумы заполняли водой, содержащей естественный фито- и зоопланктон из эвтрофного оз. Йожец (северо-восточная Польша). Были созданы два варианта опытов в трех повторностях – контроль и вариант с рыбами. В варианты с рыбами добавляли по одной особи молоди ерша *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758). В мезокосмах оценивали концентрацию хлорофилла, биомассу фитопланктона и зоопланктона [Mikheeva, 1989; Błędzki, Rybak, 2016]. Первичную продукцию рассчитывали по содержанию хлорофилла а и потенциальной фотосинтетической активности планктонных микроводорослей, оцененных методом полихроматической диурониндуцированной флуоресценции (DCMU-fluorescence). Продукцию зоопланктона рассчитывали с использованием регрессионных моделей Стоквелла и Йоханссона [Stockwell, Johannsson, 1997]. Отбирали пробы сестона и зоопланктона для определения содержания углерода, азота, фосфора, общих ЖК и ПНЖК. Анализ биологически ценных веществ подробно описан в работе [Gladyshev et al., 2011]. Для оценки эффективности переноса углерода, азота, фосфора и ПНЖК от продуцентов к консументам использовали продукцию этих веществ, выраженную в литре, что характеризует продуктивность водного объекта, и продукцию на единицу биомассы, что свидетельствует об эффективности гидробионтов передавать биологически ценные вещества от одного трофического уровня другому.

В присутствии рыб увеличивалась концентрация общего хлорофилла, концентрация хлорофилла диатомовых водорослей, биомасса цианобактерий и доля крупноразмерных водорослей, труднодоступных для зоопланктона. Рыбы не меняли первичную продукцию фитопланктона, однако в их присутствии наблюдалось снижение первичной продукции на единицу биомассы. Вторичная продукция на единицу биомассы, напротив, в присутствии рыб повысилась. Это значит, что зоопланктон стал потреблять более качественные пищевые частицы, чем в отсутствие рыб. В результате таких изменений эффективность перехода углерода (продукция, выраженная в углероде на единицу биомассы) от фитопланктона к зоопланктону повысилась в присутствии рыб более чем в два раза. Такой механизм препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами и направлен на поддержание биомассы зоопланктона. Видимо по этой причине биомасса ветвистоусых и веслоногих ракообразных не различалась между контролем и вариантом с рыбами, несмотря на пресс планктоноядных рыб.

В сестоне наблюдалась тенденция снижения продукции ПНЖК и общего содержания ЖК в вариантах с рыбами по сравнению с контролем. Продукция ЭПК на единицу биомассы была в 7,5 раз, а ЖК в 5,6 раз ниже в вариантах с рыбами, чем в контроле. Таким образом, качество фитопланктона в вариантах с рыбами было хуже, чем в контроле. Это может быть

связано с изменением таксономической и размерной структуры фитопланктона под влиянием рыб. Так, в вариантах с рыбами возросла доля цианобактерий, которые не содержат ЭПК и ДГК [Gulati, DeMott, 1997]. Однако, несмотря на ухудшения качества фитопланктона, продукция ПНЖК (ЭПК и ДГК) и общих ЖК в зоопланктоне на единицу биомассы возросла в варианте с рыбами, по сравнению с контролем. Это означает, что качество зоопланктона, выраженное как продукция этих веществ на единицу биомассы, увеличилось. Как результат повышения качества зоопланктона, возросла эффективность переноса ПНЖК и общих ЖК от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб по сравнению с контролем.

Скорость аккумуляции фосфора на единицу биомассы в сестоне была в среднем в десять раз меньше в варианте с рыбами. Известно, что рыбы являются дополнительными источниками биогенных элементов для фитопланктона [Attayde, Hansson, 1999]. Показано, что поглощение и выделение фосфатов и аммонийного азота водорослями зависит от содержания фосфора и азота в их клетках. При дефиците этих элементов в клетках, водоросли увеличивают скорость их поглощения и снижают скорость их выделения [Lehman, 1980]. Возможно, поэтому в контроле скорость аккумуляции фосфора в сестоне была выше, чем в варианте с рыбами, которые обеспечивали более высокое его содержание в воде в результате экскреции в процессе жизнедеятельности. В зоопланктоне скорости аккумуляции фосфора и азота не различались между вариантами. Однако эффективность передачи фосфора и азота на единицу биомассы была выше в варианте с рыбами, чем в контроле. Это связано со способностью зоопланктона аккумулировать биогенные элементы [Karpowicz et al., 2019]. Однако остается непонятным, почему эффективность передачи фосфора и азота от фитопланктона к зоопланктону в присутствии рыб была выше, чем без рыб. Возможно, это связано со смещением размерной структуры зоопланктона в сторону преобладания видов меньших размеров [Feniova et al., 2015]. Азот и фосфор участвуют в процессах соматического роста ракообразных [Prater et al., 2018] и активно расходуются в процессах роста. Мелкие виды растут не так быстро, и возможно больше фосфора и азота остается в их массе тела. Возможно также, что в присутствии рыб доля съедобной фракции водорослей возрастает. Поэтому у ракообразных появляется больше шансов накопить фосфор в своем теле. Однако этот вопрос требует отдельного исследования.

Таким образом, в присутствии рыб эффективность передачи углерода на единицу биомассы от фитопланктона к зоопланктону повышается в два раза, азота в – 2,5, фосфора – в 12,4, ЭПК в – 12,4, ДГК – в 7,4, а для общего содержания ЖК – в 10 раз, по сравнению с контролем. Взаимодействия в системе «фитопланктон – зоопланктон – рыбы» определяются не только отношениями «хищник – жертва», но и зависят от качества фитопланктона и зоопланктона, определяемого содержанием азота, фосфора, общего содержания ЖК и отдельно ПНЖК в их биомассе. Это создает устойчивость функционирования экосистемы в условиях пресса рыб и препятствует избыточной эксплуатации зоопланктона рыбами, позволяя продлить трофическую цепь.

Анализ и интерпретация литературы по зоопланктону выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект №21-14-00123), а анализ и интерпретация литературы по фитопланктону проведен в рамках государственного задания (тема №121051100099-5)

Библиографические ссылки

Attayde J. A., Hansson L. A. Effects of nutrient recycling by zooplankton and Fish on phytoplankton communities // *Oecologia*. 1999. №121. P. 47-54.

Błędzki L. A., Rybak J. I. Freshwater crustacean zooplankton of Europe. Switzerland, Basel: Springer. 2016. P. 918. DOI: 10.1007/978-3-319-29871-9.

Brabrand A., Bjorn F., Torsten K., Nilssen P. J., Can iron defecation from fish influence phytoplankton production and biomass in eutrophic lakes? // *Limnology and Oceanography*. 1984. Vol. 29. P. 1330-1334.

Feniova I., Dawidowicz P., Gladyshev M. I., Kostrzewska-Szlakowska I., Rzepecki M. et al. Experimental effects of large-bodied *Daphnia*, fish and zebra mussels on cladoceran community and size structure // Journal of Plankton Research. 2015. Vol. 37. P. 611-625. DOI:10.1093/plankt/fbv022.

Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Anishchenko O. V., Makhutova O. N., Kolmakov V. I. et al. Efficiency of transfer of essential polyunsaturated fatty acids versus organic carbon from producers to consumers in a eutrophic reservoir // Oecologia. 2011. Vol. 165. P. 521-531. DOI: 10.1007/s00442-010-1843-6.

Gliwicz Z. M. Between hazards of starvation and risk of predation: the ecology of off-shore animals Excellence in Ecology, Book 12. International Ecology Institute, Oldendorf/Luhe, Germany. 2003. P. 379. ISSN 0932-2205.

Gulati R. D., DeMott W. R. The role of food quality for zooplankton: Remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities // Freshwater Biology. 1997. Vol. 38. P. 753-768. DOI: 0.1046/j.1365-2427.1997.00275.x.

Karpowicz M., Feniova I., Gladyshev M. I., Ejsmont-Karabin J., Górniak A. et al. The stoichiometric ratios (C:N:P) in a pelagic food web under experimental conditions // Limnologia. 2019. Vol. 77. P. 125690. DOI: 10.1016/j.limno.2019.125690.

Lehman T. J. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores // Limnology and Oceanography. 1980. Vol. 25. P. 620-632.

Mikheeva T. M. Methods of quantitative estimates of nanophytoplankton (review) // Hydrobiological Journal. 1989. Vol. 25. P. 3-21.

Okun N., Mehner T. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (Phragmites) stands // Ecology of Freshwater Fish. 2005. Vol. 14. P. 139-149.

Prater C., Wagner N. D., Frost P. C. Seasonal effects of food quality and temperature on body stoichiometry, biochemistry, and biomass production in *Daphnia* populations // Limnology and Oceanography. 2018. Vol. 63. P. 1727-1740. DOI: 10.1002/lno.10803.

Stockwell J. D., Johannsson O. E. Temperature-dependent allometric models to estimate zooplankton production in temperate freshwater lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1997. Vol. 54. P. 2350-2360.

УДК 574.583

С. И. Сиделев^{1,2}, А. С. Семенова³

¹Ярославский государственный университет, Ярославль, Россия;

²Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;

³Атлантический филиал ФГБНУ «ВНИРО», Калининград, Россия)
sidelev@mail.ru; a.s.semenowa@mail.ru

**ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ХЛОРОФИЛЛА «А»,
ТОКСИЧНЫХ ЦИАНОБАКТЕРИЙ И ЗООПЛАНКТОНА
В МАКРОФИТНОЙ И ФИТОПЛАНКТОННОЙ ЧАСТЯХ
ОЗЕРА НЕРО (ЯРОСЛАВСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

В исследовании, проведенном в летний период в мелководном высокоэвтрофном озере Неро, показано, что в макрофитной зоне в сравнении с его фитопланктонной частью происходят существенные изменения как структуры сообществ фито- и зоопланктона и их трофических взаимоотношений, так и резкое снижение обилия токсигенных цианобактерий.

Ключевые слова: токсичные цианобактерии, зоопланктон, хлорофилл «а», микроцистины, озеро Неро

Исследование пространственного распределения показателей структуры и обилия фитопланктона, токсичных цианобактерий и сообщества зоопланктона было проведено в августе 2018 г. в мелководном высокоэвтрофном озере Неро (Ярославская область). Степень зарастания озера макрофитами сильно изменялась за последние 100 лет, периоды почти полного зарастания макрофитами сменялись периодами более широкого распространения по акватории фитопланктона [Бабаназарова и др., 2018].

В настоящее время площадь зарастания озера достаточно велика и составляет примерно 25% с доминированием *Potamogeton perfoliatus*, *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum verticillatum*, *Nuphar lutea*, *Typha angustifolia*, *Phragmites australis* [Папченков и др., 2008]. Таким образом, южная часть озера функционирует в гидробиологическом режиме «прозрачной воды» (англ. clear stable state) с доминированием макрофитов, остальная, свободная от водных растений часть акватории, находится в гидробиологическом режиме «мутной воды» (англ. turbid stable state) с преобладанием фитопланктона.

В фитопланктоне безмакрофитной зоны озера летом доминируют цианобактерии, среди которых вегетируют колониальные виды рода *Microcystis* и нитчатая цианобактерия *Planktothrix agardhii*, способные продуцировать гепатотоксины микроцистины (МС). В нашем исследовании основное внимание было уделено вопросу, каким образом растительный покров озера может изменять структуру, обилие и трофические взаимодействия сообществ фито- и зоопланктона в сравнении с таковыми в свободной от макрофитов части озера. В исследовании использовались как традиционные гидробиологические методики, так и методы молекулярно-генетического анализа.

Высокие концентрации хлорофилла «а» были зафиксированы на фитопланктонных станциях отбора проб (от 67 до 94 мкг/л), более низкие значения отмечены на заросших макрофитами участках озера (от 3 до 28 мкг/л). Присутствие цианобактерий рода *Microcystis* и их МС-продуцирующих популяций было детектировано с помощью генетических маркеров по всей акватории озера Неро. МС-продуцирующая цианобактерия *Planktothrix agardhii* по данным ПЦР-анализа присутствовала на фитопланктонных участках озера, но не была обнаружена на большинстве станций в макрофитной зоне.

Плотность популяции МС-продуцирующих *Microcystis*, установленная методом ПЦР с детекцией в режиме реального времени, была статистически значимо ниже в макрофитной зоне озера Неро. Низкий уровень количественного развития фитопланктона и токсигенных цианобактерий в макрофитной зоне озера Неро указывал на их конкурентное исключение со стороны водных растений. Каковы экологические механизмы этого явления пока что не ясно, но известно, что макрофиты способны выделять аллелохимикаты, подавляющие рост фитопланктона, приводить к затенению водорослей и цианобактерий, эффективно поглощать из воды биогенные элементы, лимитируя развитие фитопланктона. Кроме того, в зарослях водных растений обычно развивается обильный зоопланктон с преобладанием фитофагов-фильтраторов, снижающих обилие фитопланктона.

Зоопланктон в фитопланктонной части озера Неро был представлен 26 видами, тогда как в макрофитной части 53 видами, в основном возрастание видового богатства в зоне макрофитов происходило за счет фитофильных видов. На фитопланктонных участках озера Неро по численности и биомассе доминировали коловратки *Asplanchna* spp. (в основном *A. girodi* и *A. priodonta*), *Brachionus angularis*, *Brachionus diversicornis*, *Keratella tecta*, а также ракообразные *Chydorus sphaericus*, *Leptodora kindtii*, *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*, из них 5 видов относились к видам-индикаторам эвтрофных условий [Андроникова, 1996].

В макрофитной зоне оз. Неро наиболее массового развития достигали коловратки *Asplanchna* spp. (в основном *A. henrietta* и *A. priodonta*), *Brachionus diversicornis*, *Brachionus quadridentatus*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Lecane luna*, *Polyarthra vulgaris* и ракообразные *Ceriodaphnia quadrangula*, *Eurycercus lamellatus*, *Sida crystallina*, *Macrocyclus albidus* и *Mesocyclops leuckarti*, из них 3 вида относились к видам-индикаторам эвтрофных условий [Андроникова, 1996].

Наибольшие различия по составу доминирующих видов были отмечены для ветвистоусых ракообразных, в фитопланктонной зоне озера в основном доминировали мелкоразмерные виды с длиной менее 0,4 мм, тогда как в макрофитной зоне крупноразмерные виды с длиной более 0,5 мм. Исключением для фитопланктонной зоны был крупноразмерный рачок *Leptodora kindtii*, который, тем не менее, не мог оказывать пресс на фитопланктонное сообщество, вследствие того, что относится к облигатным хищникам.

В фитопланктонной части озера по численности и биомассе доминировали коловратки и веслоногие ракообразные, в макрофитной части озера по численности доминировали веслоногие ракообразные, а по биомассе – ветвистоусые ракообразные. Численность зоопланктона на различных станциях в фитопланктонной части озера изменялась от 115 до 163 тыс. экз./м³, биомасса от 1,2 до 3,2 г/м³, в макрофитной зоне от 46 до 201 тыс. экз./м³ и от 0,6 до 2,1 г/м³. Несмотря на существенные различия в структуре зоопланктонных сообществ средние значения численности и биомассы зоопланктона в фитопланктонной (136 тыс. экз./м³ и 2,3 г/м³) и макрофитной (131 тыс. экз./м³ и 1,5 г/м³) частях озера были близки.

В фитопланктонной части озера доли фильтраторов и хищников от биомассы зоопланктона были близки (52 и 48%, соответственно), тогда как в макрофитной зоне доля фильтраторов была значительно выше и составляла 80%, хищных видов всего 20%. Рацион зоопланктона был рассчитан по балансовому равенству [Методические рекомендации ..., 1984; Иванова, 1985].

В среднем фильтраторы в макрофитной зоне озера потенциально могли потреблять 5,6% имеющейся биомассы фитопланктона, а в фитопланктонной зоне в 8 раз ниже – всего 0,7%. Последнее может быть связано с доминированием в фитопланктоне несъедобных для зоопланктона цианобактерий, в том числе токсичных видов рр. *Microcystis* и *Planktothrix*.

Таким образом, можно предположить, что передача энергии от фитопланктона к зоопланктону в макрофитной части озера происходит более эффективно по пастбищной цепи, тогда как в фитопланктонной зоне скорее по малоэффективной детритной цепи, вследствие массового развития цианобактерий, токсичных и малодоступных для прямого потребления.

Библиографические ссылки

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Бабаназарова О. В., Сиделев С. И., Жданова С. М., Литвинов А. С., Овсеенко А. С., Коровкина К. П. Уровень воды в мелководном высокоэвтрофном озере – фактор развития по макрофитному или фитопланктонному типу (оз. Неро, Ярославская область) // Водные ресурсы. 2018. Т. 45, №6. С. 645-655.

Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Наука, 1985. 246 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.

Папченков В. Г., Борисова М. А., Сатина С. Ю., Ремизов И. Е., Папёнова Н. П. Макрофиты // Состояние экосистемы озера Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 97-116.

УДК 574.52; 574.583

А. Л. Сиротин¹, М. В. Сиротина^{1,2}

¹Костромской государственный университет, Кострома, Россия;

²Государственный природный заповедник «Кологривский лес»
им. М. Г. Сеницына, Кологрив, Костромская обл., Россия)

lasirotin@gmail.com; mvsirotina@gmail.com

ХАРАКТЕРИСТИКА ЗООПЛАНКТОНА РЕК КАСТОВО И ИВАНЬЧИХА НА ТЕРРИТОРИИ МАНТУРОВСКОГО КЛАСТЕРА ЗАПОВЕДНИКА «КОЛОГРИВСКИЙ ЛЕС»

В статье представлен анализ таксономической структуры, количественных показателей и основных экологических групп зоопланктона разных биотопов рек Кастово и Иваньчиха, расположенных на территории Мантуровского кластера заповедника «Кологривский лес» им. М. Г. Сеницына в Костромской области.

Ключевые слова: зоопланктон, малые реки, заповедник «Кологривский лес», бобровые пруды, экологические группы зоопланктона

Зоопланктон является важным компонентом гидроценозов лотических систем, в том числе малых рек. Известна индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния водоемов и водотоков [Андроникова, 1996; Андроникова, Смелская, 1994; Вандыш, 2004]. Вместе с тем гидробионты речной сети южной тайги Костромского Заволжья являются малоизученными, в том числе на особо охраняемых природных территориях.

Исследования проводились в сентябре 2021 г. на территории ФГБУ «Государственный природный заповедник «Кологривский лес» им. М. Г. Сеницына» на Мантуровском участке, который имеет площадь 10845 га и находится на территории Мантуровского района. Основными реками, на территории Мантуровского участка, являются р. Кастово и р. Иваньчиха. Они представляют собой притоки р. Унжи первого и второго порядка соответственно. Река Кастово является левым притоком р. Унжи, имеет длину 39 км и площадь водосборного бассейна 294 км². Река Иваньчиха – правый приток р. Кастово, начинается в Ветлужском районе Нижегородской области, впадает в р. Кастово в 20 км от ее устья. Имеет длину около 25 км и площадь водосборного бассейна 113 км². По классификации Рохмистрова-Наумова реки Кастово и Иваньчиха относятся к самым малым [Рохмистров, Наумов, 1984].

Пробы зоопланктона отбирали с помощью малой количественной сети Джели (размер ячеек 70 мкм). На р. Кастово было отобрано 16 проб, из них 10 количественных и 6 качественных, а на р. Иваньчиха – 36 проб, из них 24 количественных и 12 качественных, пробы фиксировались 4%-ным формалином. При отборе проб учитывалось наличие или отсутствие высшей водной растительности (макрофитов), участков реки, перегороженных бобровыми плотинами – бобровых прудов. Обработка проб проводилась по общепринятым методикам под бинокулярным микроскопом [Салазкин, Иванова, Огородникова, 1982], идентификация видов – по определителям [Алексеев, 2010; Алексеев, Нарчук, Цалолихин, 1995] с помощью тринокулярного микроскопа Микромед 2 вар. 3-20 с цифровой камерой TourCam 3/1 MP.

Целью работы было изучение структуры и количественных показателей сообществ зоопланктона разных биотопов рек Кастово и Иваньчиха.

По результатам исследований в р. Кастово было выявлено 25 видов зоопланктеров, из них 8 видов Cladocera, 9 видов Copepoda, 8 видов Rotifera. Нами исследованы участки рипали реки как поросшие макрофитами (валлиснерия спиральная (*Vallisneria spiralis* L.), болотник болотный (*Callitriche palustris* L.), мох фонтиналис противопожарный (*Fontinalis antipyretica* Hedw.) так и без макрофитов. В составе зоопланктона отмечено 60% видов фитофильного комплекса, и 40% – фитофильно-планктонных видов.

Экологические группы по способу питания в большей степени представлены плавающими и ползающими вторичными фильтраторами, соскребателями и детритофагами – 6 видов (28,57%) и плавающими и ползающими вертикаторами – 5 видов (23,8%). Из общего числа видов зоопланктеров к тонким фильтраторам относятся 2 вида (9,52%), к плавающим грубым фильтраторам – 2 вида (9,52%), к плавающим и прикрепляющимся к субстрату – 1 вид (4,76%), к плавающим первичным фильтраторам – 1 вид (4,76%), к эврифагам – 3 вида (14,28%), а также к плавающим активным хищникам – 1 вид (4,76%).

В зоопланктоне реки широко представлены ветвистоусые, при преобладании *Chydorus sphaericus* (Muller, 1776) (в среднем 34,03% от численности всех видов) и коловраток при доминировании *Euchlanis dilatata* (Ehrenberg, 1832) (52,69% от численности всех видов).

Встречаемость ювенильных стадий веслоногих рачков составила 100% – они отмечены во всех пробах планктона.

В общей биомассе зоопланктона Cladocera составили от 55,32% до 92,18% на разных станциях отбора проб, хотя их доля в общей численности составляла от 15,58% до 70,31%. В зарослях высшей водной растительности общая численность зоопланктона в среднем составила 15,16 тыс. экз./м³, биомасса – 0,51 г/м³. На участках без макрофитов показатели численности и биомассы зоопланктона ниже (14,44 тыс. экз./м³ и 0,12 г/м³ соответственно).

На исследуемом участке р. Иваньчиха был выявлен 41 вид зоопланктеров, из них 13 видов ветвистоусых, 6 видов веслоногих рачков, 22 вида коловраток. В таксономической структуре зоопланктона преобладают Rotifera – 51,23%, Cladocera составляют 34,14%, Copepoda – 14,63%. Среди представителей трофических групп зоопланктона преобладают плавающие и ползающие вертикаторы (27,02%), плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги (18,92%), свободно плавающие вертикаторы (16,21%). Около 10,81% составляют плавающие активные хищники эврифаги, по 5,40% составляют группы ползающих, плавающих собирателей эврифагов и плавающих активных хищников, по 2,71% – группы тонких фильтраторов, плавающих грубых фильтраторов и плавающих и прикрепляющихся к субстрату, поверхностной пленке воды первичных тонких и грубых фильтраторов. Зоопланктон р. Иваньчихи в период исследований на 47,5% был представлен фитофильным комплексом, 32,5% составили фитофильно-планктонные виды, 20% – облигатно планктонные виды.

Анализ видового состава зоопланктоценозов с помощью индекса Паляя-Ковнацки [Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003] показал, что на всех станциях отбора проб в сентябре 2021 г. к числу доминант относятся ювенильные стадии веслоногих. Одновременно наблюдается некоторое различие в составе доминант между различными биотопами. Так, на участках литорали, свободных от макрофитов, к числу доминирующих видов относятся *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943 и *Trichocerca longiseta* (Gosse, 1851). На участках реки, перегороженных бобровыми плотинами – в бобровых прудах к числу доминант относится *Ceriodaphnia megops* G. O. Sars, 1861, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1776), *Polyarthra vulgaris*.

Самая высокая численность и биомасса зоопланктеров на исследованном участке р. Иваньчихи была характерна для бобровых прудов (18,20±3,81 тыс. экз./м³ и 0,46±0,15 г/м³), при этом, биомасса большей частью образована ветвистоусыми рачками, а по численности преимущество имеют веслоногие. Численность и биомасса зоопланктона на участках, поросших макрофитами (10,63±1,06 тыс. экз./м³ и 0,33±0,09 г/м³) и без макрофитов (11,05±2,80 тыс. экз./м³ и 0,29±0,12 г/м³) в общем-то отличаются незначительно. Также биомасса здесь формируется в основном за счет представителей ветвистоусых, значительную долю в численности занимают веслоногие рачки. Коловратки на участках свободных от макрофитов составляют 26,6% от общей численности, на участках, поросших высшей водной растительностью – 13,16%. Это можно объяснить тем, что на участках свободных от макрофитов в пелагиали присутствуют облигатно-планктонные виды в значительной мере представленные коловратками.

Как правило, численность и биомасса зоопланктона рипали малых рек являются более высокими в зарослях высшей водной растительности, где при замедлении течения и увеличении количества экологических ниш формируются рефугиумы для успешного развития беспозвоночных животных. На р. Кастово показатели биомассы зоопланктона в зарослях макрофитов в 4,25 раз выше, чем на участках без макрофитов. Река Иваньчиха характеризуется высокой поймой, более быстрым течением и меньшим развитием высшей водной растительности. Поэтому зоопланктон вымывается из зоны макрофитов, и количественные показатели зоопланктона этих участков и участков без макрофитов отличаются мало. Несколько более высокие показатели численности и биомассы зоопланктона отмечены в бобровых прудах на р. Иваньчихе, но так как эти пруды на исследуемых участках рек существуют сезонно и являются частично проточными, то разница показателей невелика. Среди трофических

групп в составе зоопланктона на обеих реках преобладают плавающие и ползающие вертикаторы, плавающие и ползающие вторичные фильтраторы, соскребатели и детритофаги.

Таким образом на структуру и количественные показатели сообществ зоопланктона исследованных малых рек оказывает влияние комплекс абиотических и биотических факторов среды. Среди них: наличие течения, зарастание рипали макрофитами, зоогенная деятельность обыкновенного бобра.

Библиографические ссылки

Алексеев В. Р. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России 1. М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 495 с.

Алексеев В. Р., Нарчук Э. П., Цалолыхин С. Я. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий 2. СПб.: Зоологический институт РАН, 1995. 628 с.

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. М.: Наука, 1996. 189 с.

Андроникова И. Н., Смелская М. В. Оценка трофического статуса оз. Галичского по показателям зоопланктона. Водные ресурсы. 1994. Т. 21, №6. С. 680-683.

Вандыш О. И. Зоопланктон как индикатор состояния озерных экосистем кольского полуострова при действии стоков горнопромышленных предприятий. Экология. 2004. №2. С. 134-140.

Рохмистров В. Л., Наумов С. С. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья. Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье: Межвузовский сб. науч. трудов. Ярославль: ЯГПИ им. К. Д. Ушинского, 1984. С. 53-64.

Салазкин А. А., Иванова М. Б., Огородникова В. А. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1982. 33 с.

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы современной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.

УДК 593.1:581

С. О. Скарлато

(Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)

sergei.skarlato@mail.ru

КЛЕТОЧНЫЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ОПАСНЫХ ЦВЕТЕНИЙ ПЛАНКТОННЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ

Проанализированы результаты новейших исследований клеточных и молекулярных механизмов, определяющих особенности физиологии клеток и основы внутривидовой гетерогенности миксотрофных потенциально токсичных динофлагеллят, формирующих вредоносные «красные приливы» в прибрежных морских и солоноватоводных экосистемах.

Ключевые слова: протисты, «красные приливы», миксотрофные динофлагелляты, физиология клетки, популяционная динамика

Изменение климата, повышенное привнесение антропогенного азота в экосистемы, интенсивное опреснение внутренних морей и расширение регионов токсичного «цветения вод» благодаря массовому размножению вредоносных прокариотных и эукариотных микроорганизмов – крупнейшие экологические проблемы настоящего времени, которые могут повлечь за собой катастрофические последствия уже в самом ближайшем будущем. Вспышки массового размножения водорослей в прибрежных морских акваториях часто

приводят к отравлениям водных организмов вторичными метаболитами водорослей, что наносит значительный вред флоре и фауне, природным экосистемам, включая арктические и антарктические, а также аквакультуре, промышленному хозяйству, туризму и здоровью человека. Более того, в современной научной литературе вредоносные цветения микроорганизмов рассматриваются как дополнительные мощные стрессоры, способствующие изменению климата и приводящие к серьезным трансформациям пресноводных, морских и солоноватоводных прибрежных экосистем [Griffit, Gobler, 2020]. Однако несмотря на то, что изучению токсичных цветений микроорганизмов в разных водоемах мира посвящено немало работ [см. обзор: Carstensen et al., 2020], их результаты пока не привели к полному пониманию процессов возникновения и распространения этих опасных явлений.

Основные направления исследований в мировой науке о вредоносных цветениях водорослей включают, среди прочего, вопросы разработки систем раннего предупреждения этих явлений и контроля за цветениями токсичных и потенциально токсичных динофлагеллят в планктоне – «красными приливами». Сложность решения этих и смежных задач обуславливает необходимость более тщательно исследовать «красные приливы» с учетом межклеточных внутривидовых взаимодействий и непростых межвидовых отношений водорослей. Между тем, механизмы процессов, определяющих причинно-следственные связи в популяциях и сообществах водных протистов, пока недостаточно исследованы.

Популяционная динамика микроорганизмов в значительной степени определяет их способность формировать опасные массовые скопления. В свою очередь, жизненные циклы протистов из разных таксономических групп имеют ряд уникальных особенностей, которые определяют закономерности динамики их популяций. Однако несмотря на то, что описание жизненных циклов видов, вызывающих цветения, имеет большое значение для разработки профилактических мер по предотвращению этих губительных явлений в водных экосистемах, к настоящему времени жизненные циклы полностью охарактеризованы лишь у <1% описанных видов микроорганизмов [Tang et al., 2021]. При этом именно сведения о стадиях развития, закономерностях их чередования и занимаемых ими экологических нишах служат ключом к пониманию механизмов расселения микроорганизмов и причин их массового размножения.

Физиологические возможности динофлагеллят, включающие в себя толерантность к широкому диапазону солености воды и использование стратегии миксотрофного питания, широко обсуждаются мировым научным сообществом в течение последних лет [см. обзор: Skarlato et al., 2018]. Одной из гипотез возникновения и регуляции цветений протистов (требующей, однако, подтверждения экспериментальными данными на клеточном и молекулярном уровнях) является гипотеза об определяющем значении миксотрофного метаболизма в условиях эвтрофирования природных вод [Flynn et al., 2019]. В этой связи особый интерес представляют пока еще редкие исследования, демонстрирующие баланс авто- и гетеротрофии у динофлагеллят в среде, где присутствуют несколько разных органических и неорганических субстратов. В частности, сравнительно недавно впервые была экспериментально показана внутривидовая гетерогенность динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* в отношении поглощения ионов нитрата и бикарбоната в период миксотрофного роста на растворимых органических и неорганических источниках азота и углерода [Matantseva et al., 2016].

Ионный транспорт играет важнейшую роль во взаимодействии микроорганизмов с окружающей средой. Ключевым компонентом системы ионного транспорта являются трансмембранные белковые комплексы – ионные каналы. Однако несмотря на их значимость для физиологии и адаптации микроорганизмов, ионные каналы динофлагеллят остаются малоизученными вследствие трудности применения электрофизиологических методов к изучению большинства этих организмов, особенно армированных видов. В настоящее время экспериментально охарактеризована лишь небольшая часть ионных каналов динофлагеллят:

натриевого, протонного и хлорного токов, протекающих во время возбуждения клеток ночесветки *Noctiluca miliaris*, а также потенциал-управляемых протонных каналов *Karlodinium veneficum* и *Lingulodinium polyedra*. Эти данные скудны по сравнению не только с огромным массивом доступной информации по ионным каналам животных и растений, но и с данными по некоторым другим группам протистов, таких как инфузории и зеленые водоросли. Лишь относительно недавно был разработан подход, впервые позволивший зарегистрировать работу одиночных катионных каналов методом локальной фиксации потенциала на мембране (patch-clamp) у армированных динофлагеллят [Pozdnyakov et al., 2014]. В то же время, использование методов биоинформатики и молекулярной филогении для изучения ионных каналов позволяет сделать важные и прогностически значимые заключения как о функциях конкретных компонентов системы ионного транспорта, так и о физиологии клетки динофлагеллят в целом [Pozdnyakov et al., 2018, 2021].

Дальнейшие углубленные исследования гетеротрофного питания миксотрофных потенциально токсичных динофлагеллят, изучение их жизненных циклов, а также количественная оценка их внутривидовой гетерогенности дадут возможность раскрыть основные молекулярно-клеточные механизмы инициации массового размножения и последующих цветений этих протистов. Такие знания позволят перейти на новый, более высокий уровень понимания трофических взаимодействий в водных экосистемах и обеспечат прогресс в области концептуального и математического моделирования «красных приливов» динофлагеллят, которые губительно воздействуют на водные организмы, окружающую среду и здоровье человека.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект №22-14-00056)

Библиографические ссылки

Carstensen J., Conley D. J., Almroth-Rosell E., Asmala E., Bonsdorff E. et al. Factors regulating the coastal nutrient filter in the Baltic Sea // *Ambio*. 2020. Vol. 49. P. 1194-1210. DOI.org/10.1007/s13280-019-01282-y.

Flynn K. J., Mitra A., Anestis K., Anschütz A. A., Calbet A. et al. Mixotrophic protists and a new paradigm for marine ecology: where does plankton research go now? // *J. Plankt. Res.* 2019. Vol. 41, №4. P. 375-391. DOI: 10.1093/plankt/fbz026.

Griffith A. W., Gobler C. J. Harmful algal blooms: A climate change co-stressor in marine and freshwater ecosystems // *Harmful Algae*. 2020. Vol. 91. P. 101590. DOI: 10.1016/j.hal.2019.03.008.

Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I. et al. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // *Frontiers in Microbiology*. 2016. Vol. 7. P. 1310. DOI.org/10.3389/fmicb.2016.01310.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Skarlato S. Diversity and evolution of four-domain voltage-gated cation channels of eukaryotes and their ancestral functional determinants // *Scientific Reports*. 2018. Vol. 8. P. 3539. <https://www.nature.com/articles/s41598-018-21897-7>.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Negulyaev Y., Skarlato S. Obtaining spheroplasts of armored dinoflagellates and first single-channel recordings of their ion channels using patch-clamping // *Marine Drugs*. 2014. Vol. 12, №9. P. 4743-4755. DOI: 10.3390/md12094743.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Skarlato S. Consensus channelome of dinoflagellates revealed by transcriptomic analysis sheds light on their physiology // *Algae*. 2021. Vol. 36, №4. P. 315-326. DOI.org/10.4490/algae.2021.36.12.2.

Skarlato S. O., Telesh I. V., Matantseva O. V., Pozdnyakov I. A., Berdieva M. A. et al. Studies of bloom-forming dinoflagellates *Prorocentrum minimum* in fluctuating environment: contribution to aquatic ecology, cell biology and invasion theory // *Protistology*. 2018. Vol. 12, №3. P. 113-157. DOI:10.21685/1680-0826-2018-12-3-1.

Tang Y. Z., Gu H., Wang Z., Liu D., Wang Y. et al. Exploration of resting cysts (stages) and their relevance for possibly HABs-causing species in China // *Harmful Algae*. 2021. Vol. 107. P. 102050. DOI: 10.1016/j.hal.2021.102050.

УДК 574.583:551.583 (282.247.211)

В. С. Смирнова
(Институт водных проблем Севера ФИЦ «ИВПС КарНЦ РАН», Петрозаводск, Россия)
SmirnovaLera24@yandex.ru

РЕАКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ОНЕЖСКОГО ОЗЕРА НА ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА

Выявлена реакция фитопланктона глубоководных участков Онежского озера на аномально высокую температуру воды в весенне-летний период 2020 г. с увеличением доли мелкоклеточных водорослей в эпилимнионе, в особенности цианобактерий.

Ключевые слова: потепление климата, Онежское озеро, температура воды, фитопланктон, цианобактерии

В гидроэкологических исследованиях, особенно в последнее время, все большее внимание уделяется проблеме изменения состояния пресноводных экосистем в связи с климатическими изменениями [Филатов, 2020; Jenny et al., 2020]. Потепление климата в северных регионах привело к увеличению частоты мягких зим, оттепелей и увеличению зимнего стока рек, несущих гумусовые вещества, фосфор и железо, в т.ч. и в Онежское озеро [Калинкина и др., 2019]. Из-за потепления климата наблюдается более ранний сход льда. На Онежском озере продолжительность ледового покрова за 60-летний период наблюдения (1955-2015) уменьшилась на 50 дней [Filatov et al., 2019]. На метеостанциях района Онежского озера зимой 2019/20 г. была зарегистрирована аномально высокая температура воздуха, которая превысила климатическую норму на 5-9°C. По спутниковым данным зимой 2019/20 г., впервые за 60 лет наблюдений, на большей части открытого плеса Онежского озера отсутствовал ледовый покров [Калинкина и др., 2021]. Известно, что сокращение продолжительности ледостава на озерах приводит к установлению более ранней и устойчивой летней стратификации, что приводит к более интенсивному прогреву поверхности воды [Jenny et al., 2020]. Следствием увеличения температуры воздуха в Карелии в последние 30 лет [Назарова, 2015] в Онежском озере было выявлено возрастание температуры воды [Ефремова, Пальшин, 2015; Филатов и др., 2020].

Климатические изменения влияют на сезонную динамику планктонных комплексов, определяет сроки и интенсивность развития массовых видов, так как динамика фитопланктона связана с годовыми колебаниями температуры, перемешиванием водной толщи, доступностью биогенных элементов [Winder, Sommer, 2012]. Потепление климата и антропогенное воздействие приводят все к большей перестройке структуры и функционирования фитопланктона крупных озер северо-западного региона России [Шаров, 2020]. В связи с этим цель настоящего исследования – изучение реакции фитопланктона Онежского озера в весенне-летний период на аномально высокую температуру воды в условиях климатических изменений.

Пробы воды для анализа фитопланктона были отобраны из поверхностного слоя (0,5 м) в июне 2020 г. в центральном районе Онежского озера (С_1, С_2, С_3, С_4) и Кондопожской губы (К_6) (рисунок 1). Пробы фитопланктона обрабатывали в соответствии с общепринятыми методами [Кузьмин, 1975; Федоров, 1979]. Таксономическая принадлежность водорослей определялась по «Определителю пресноводных водорослей СССР» 1951-1986 гг. [Fresh water Algae of ..., 2015]. Для оценки видового разнообразия и ценотической структуры альгоценозов использовали индекс разнообразия Н (Шеннона-Уивера) [Shannon, Weaver, 1949]

и индекс выравненности видов в сообществе E (Пиелу) [Одум, 1986], рассчитанные как по численности, так и по биомассе.

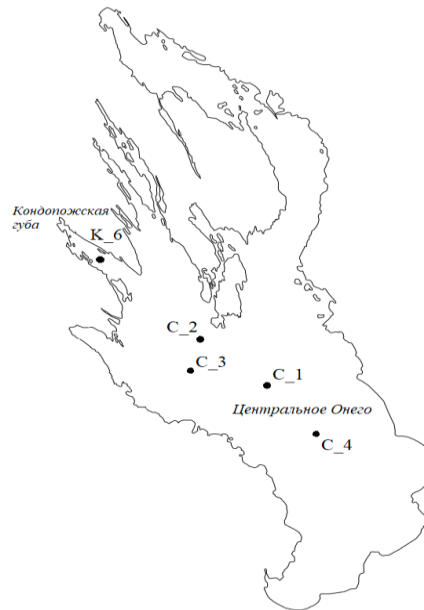


Рисунок 1 – Карта-схема места отбора проб фитопланктона в Онежском озере в июне 2020 г.

К категории доминирующих видов относили виды с численностью и/или биомассой более 10%. Индикаторная значимость видов фитопланктона и качества воды определялась по методике [Барина и др., 2006; Оксийук, Жукинский, 1993]. Для оценки сапробности применялся метод Пантле-Бука в модификации Сладечека [Sladecsek, 1973]. Для анализа многолетних изменений фитопланктона с 1980 по 2017 гг. была использована зарегистрированная база данных по планктону Онежского озера [Сярки и др., 2015]. Статистическая обработка данных выполнялась методами непараметрической статистики в пакете Statistica Advanced 10 for Windows Ru.

Центральный район Онежского озера не испытывает прямого антропогенного воздействия и в настоящее время сохраняет свой олиготрофный статус [Тимакова и др., 2011]. Отсутствие ледового покрова зимой 2019/20 г. в Онежском озере обусловило прохождение весеннего термического бара на 10-15 дней раньше среднееголетних сроков. Аномальные гидрологические условия сложились в центральном плесе Онежского озера в весенне-летний период 2020 г., когда температура воздуха в дневные часы достигала 20°C и превысила климатическую норму на 2,5°C. Так, в июне 2020 г. температура поверхностного слоя воды в разных районах Онежского озера была на 5-8°C выше среднееголетних значений для периода весеннего перемешивания и соответствовала периоду летнего нагревания воды. Плотностная температурная стратификация воды установилась на 15-20 дней раньше на всей акватории озера, что привело к обострению градиентов плотности в термоклине, препятствующих перемешиванию с нижележащими слоями, что привело к значительному нагреванию эпилимниона [Калинкина и др., 2021].

На основе 60-летних исследований фитопланктонных сообществ Онежского озера установлено, что в заливах в июне фитопланктон находится в раннелетней фазе сезонного цикла, когда его продукционные показатели достигают максимальных сезонных значений, однако, в открытом плесе озера в это время развивается весенний фитопланктон, представленный фотосинтетически слабоактивными видами [Теканова, Сярки, 2015].

В отличие от данных многолетних наблюдений, в весенне-летний период 2020 г. в центральном глубоководном районе Онежского озера наблюдались высокие показатели фитопланктона. Район исследований, где располагались четыре станции, охватывал площадь 3000 км² с глубинами от 43 до 85 м. В этом районе общая численность микроводорослей ва-

рьювала от 1094-2910 тыс. кл./л. Эти значения достоверно ($p < 0,05$) отличались от многолетних данных за период 1980-2017 гг., что связано с увеличением вклада мелкоклеточных форм (рисунок 2). Так, по численности в планктоне преобладали Cyanophyta (16-77%), Chlorophyta (9-44%) и Bacillariophyta (8-30%), виды остальных отделов были в наименьшем количестве. Доминантный комплекс по численности был представлен: *Aphanizomenon flos-aquae* L. Ralfs., *Pseudanabaena mucicola* Nauman & Huber-Pestalozzi, *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk., *Monoraphidium contortum* (Thur.) Komárk.-Legn., *Kirchneriella contorta* (Shmidle) Bohl.

Общая биомасса фитопланктона в глубоководном районе Онежского озера изменялась от 0,370 до 0,636 мг/л. При этом достоверно увеличилась по сравнению со среднемноголетними данными только биомасса «недиатомового» фитопланктона. В формировании фитопланктонного сообщества по биомассе наибольшее значение имели диатомовые водоросли (39-80%), наименьшую долю – цианобактерии (1,5-30%) и зеленые водоросли (1,5-17%). По биомассе преобладали *Aulacoseira islandica* (O. Müller) Sim., *Aulacoseira italica* (Ehr.) Sim., *Tabellaria fenestrata* (Lyngb.) Kütz., *A. flos-aquae*.

Индекс Шеннона-Уивера (H), характеризующий степень сложности структуры фитоценоза в среднем указывал на высокое видовое разнообразие, как по численности $3,01 \pm 0,53$, так и по биомассе $3,01 \pm 0,35$. Индекс выравненности Пиелу (E), показывающий относительное распределение особей среди видов в среднем по численности составлял $2,12 \pm 0,28$, по биомассе – $2,15 \pm 0,19$. Однако, минимальные значения индексов H (1,74) и E (1,44) были отмечены на ст. С_4, где преобладал цианофит *A. flos-aquae*, занимающий от общей численности более 74%.

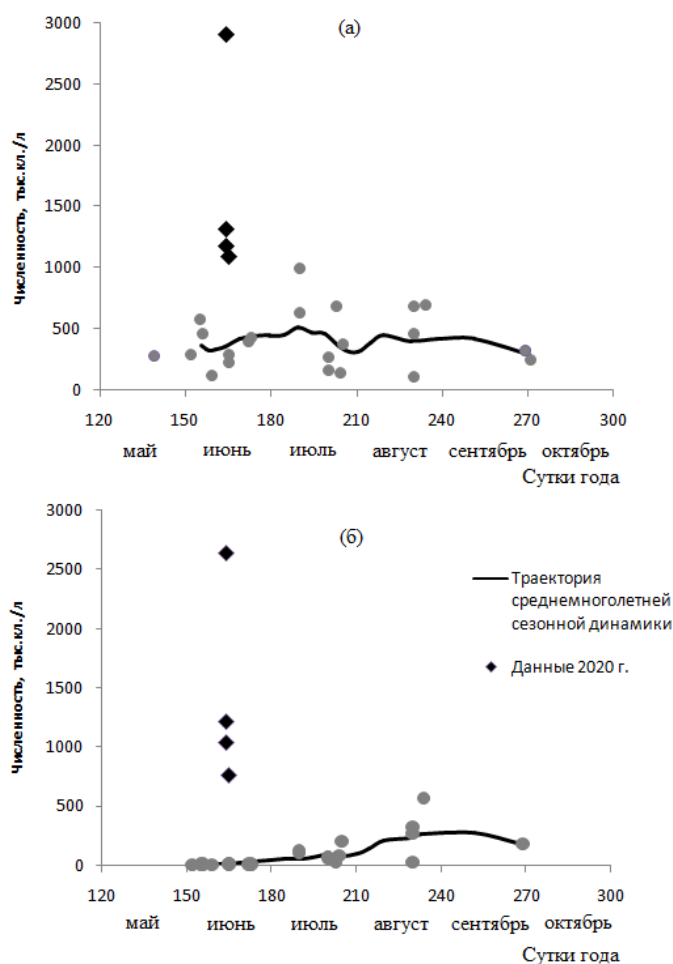


Рисунок 2 – Сезонная динамика общей численности (а) и численности «недиатомового» фитопланктона (б) в верхнем слое воды в центральной части Онежского озера в 1980-2020 гг.

Индекс сапробности данного района исследования в среднем составлял – $1,7 \pm 0,11$, что позволяет отнести данный район к 3 классу чистоты вод (удовлетворительно-чистая, β -мезосапробная зона) [Оксиюк и др., 1993]. Таким образом, в июне 2020 г. в центральной части Онежского озера было отмечено максимальное за весь период 60-летних наблюдений развитие цианобактерий, в особенности потенциально токсичного вида *A. flos-aquae* [Cyano-bacteria ..., 2020].

Необычно большие показатели фитопланктона в июне 2020 г. в центральной части Онежского озера были связаны с тем, что температура поверхности воды в это время была на 8°C выше среднемноголетнего значения, а толщина эпилимниона не превышала 5 м [Калинкина и др., 2021]. Уменьшение мощности эпилимниона способствовало интенсивному прогреву воды, что в свою очередь, привело к сдвигу фенологических фаз развития фитопланктона на более ранние сроки. Таксономический и количественный анализ микроводорослей в центральной части Онежского озера подтвердил, что в период исследований фитопланктон уже достигал летней фазы сезонного развития. Изменения в структуре сообщества фитопланктона подтверждает и концентрация хлорофилла *a*, которая уже соответствовала не весеннему, а раннелетнему состоянию фитопланктона в период сезонного максимума в июле, а скорость фотосинтеза по сравнению со значениями в июле была значительно выше [Калинкина и др., 2021].

В глубоководной части Кондопожской губы в июне 2020 г. температура поверхности воды достигала 16°C , а толщина эпилимниона составляла до 10 м [Калинкина и др., 2021]. Общая численность в весенне-летний период 2020 г. составила 5588 тыс. кл./л., а общая биомасса – 2,417 мг/л. По численности в планктоне преобладали диатомовые (49%), зеленые (29%) и цианобактерии (16%), виды остальных отделов были в наименьшем количестве. В формировании фитопланктонного сообщества по биомассе наибольшее значение имели диатомовые водоросли (83%). Доминантными видами по биомассе являлись диатомеи – *Aulacoseira subarctica* (O. Müll.), *A. islandica*, *A. italica*, а по численности преобладали *M. contortum*, *A. subarctica*.

Индексы Н и Е указывали на высокое видовое разнообразие и равномерное распределение, как по численности (4,06 и 2,33, соответственно), так и по биомассе (3,66 и 2,11, соответственно). Индекс сапробности данного района исследования составлял – 2,11, что позволяет отнести данный район к 3 классу чистоты вод (удовлетворительно-чистая, β -мезосапробная зона) [Оксиюк, и др., 1993]. Концентрация хлорофилла *a* составила 7,1 мкг/л, что превысило среднемноголетние значения за период 2001-2019 гг. в 3 раза [Калинкина и др., 2021].

Как и в центральной части Онежского озера, в Кондопожской губе было обнаружено достоверное увеличение общей численности ($p < 0,05$) фитопланктона в весенне-летний период 2020 г. по сравнению с многолетними данными 1980-2017 гг. за счет увеличения численности мелкоклеточных форм (рисунок 3). Кроме того, достоверно увеличилась и биомасса «недиатомового» фитопланктона. Высокие количественные и функциональные показатели фитопланктона Кондопожской губы были связаны не только с высокой температурой воды, но и с высокой антропогенной нагрузкой на залив. Источником загрязнения акватории Кондопожской губы являются сточные воды целлюлозно-бумажного комбината (ЦБК) [Тимакова и др., 2014] и форелевых хозяйств [Теканова и др., 2019].

Таким образом, реакция фитопланктона глубоководных участков Онежского озера на экстремально высокий прогрев воды в весенне-летний период 2020 г. проявилась как усиление интенсивности развития мелкоклеточных водорослей в эпилимнионе. В открытом плесе озера летний состав фитопланктона сформировался на месяц раньше среднемноголетнего срока. В июне 2020 г. отмечено максимальное за период наблюдения 1980-2017 гг. развитие цианобактерий. Наиболее ярко реакция фитопланктона на аномально высокую температуры воды в весенне-летний период проявилась в Кондопожской губе, где отмечается наибольшая нагрузка биогенными элементами. Максимальное развитие фитопланктона в Кондопожской губе Онежского озера было отмечено у всех видов водорослей, что стало причиной повышения трофического статуса до α -эвтрофного.

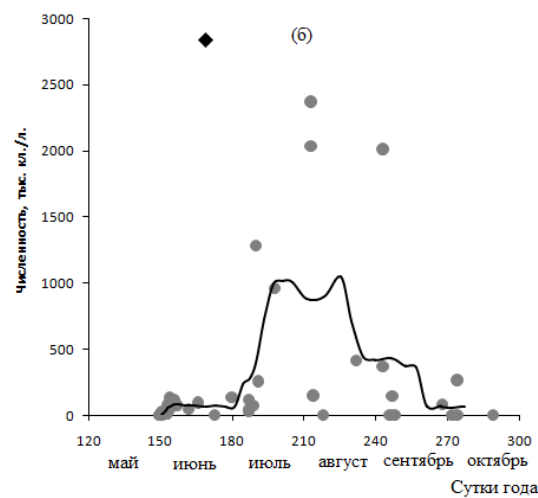
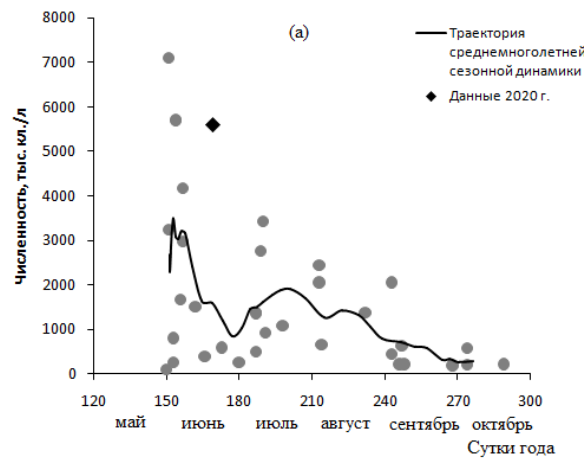


Рисунок 3 – Сезонная динамика общей численности (а) и численности «недиатомового» фитопланктона (б) в верхнем слое воды в Кондопожской губе (К_6) Онежского озера в 1980-2020 гг.

Библиографические ссылки

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

Ефремова Т. В., Пальшин Н. И. Многолетняя изменчивость температуры воды и ледовая фенология // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экосистем при климатических и антропогенных воздействиях / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 38-44.

Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Ефремова Т. В., Пальшин Н. И., Назарова Л. Е., Баглагин В. Н., Здоровеннов Р. Э., Смирнова В. С. Реакция экосистемы Онежского озера в весенне-летний период на аномально высокую температуру воздуха зимы 2019/20 г. // Известия РАН. Серия географическая. 2021. Т. 85, №6. С. 888-899.

Калинкина Н. М., Теканова Е. В., Сабылина А. В., Рыжаков А. В. Изменения гидрохимического режима Онежского озера с начала 90-х годов // Известия РАН. Серия географическая. 2019. №1. С. 62-72.

Кузьмин Г. В., Фитопланктон // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 73-84.

Назарова Л. Е. Современное состояние и изменчивость климата на водосборах Онежского озера и Выгозерско-Ондского водохранилища // Крупнейшие озера-водохранилища Северо-Запада европейской территории России: современное состояние и изменения экоси-

стем при климатических и антропогенных воздействиях / Под ред. Н. Н. Филатова. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. С. 10-19.

Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.

Оксинок О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, №4. С. 62-76.

Определитель пресноводных водорослей СССР в 14-ти вып. АН СССР, Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова / Отв. ред. М. М. Голлербах. 1951-1986. Л.: Наука. Вып. 1-8, 10, 11, 13.

Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Свидетельство о государственной регистрации базы данных №2015620274 «Планктон пелагиали Онежского озера». Дата регистрации в Реестре баз данных 13 февраля 2015 г.

Теканова Е. В., Рыжаков А. В., Калинин Н. М., Дмитриева Д. А., Фомина Ю. Ю., Макарова Е. М. Состояние экосистемы Кондопожской губы Онежского озера в условиях многофакторного воздействия. Казань, 2019. С. 190-194.

Теканова Е. В., Сярки М. Т. Особенности фенологии первично-продукционного процесса в пелагиали Онежского озера // Известия РАН, сер. Биология. 2015. №6. С. 661-667.

Тимакова Т. М., Куликова Т. П., Литвинова И. А., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Изменение биоценозов Кондопожской губы Онежского озера под влиянием сточных вод целлюлозно-бумажного комбината // Водные ресурсы. 2014. Т. 41, №1. С. 74-82. DOI:0.7868/S032105961401012X.

Тимакова Т. М., Сабылина А. В., Полякова Т. Н., Сярки М. Т., Теканова Е. В., Чекрыжева Т. А. Современное состояние экосистемы Онежского озера и тенденции ее изменения за последние десятилетия // Труды КарНЦ РАН. 2011. №4. С. 42-49.

Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М.: Наука, 1979. 166 с.

Филатов Н. Н. Термогидродинамика и экосистемы великих озер России: Диагноз и прогноз // Диагноз и прогноз термодинамики и экосистем великих озер России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. С. 8-20.

Филатов Н.Н., Баклагин В.Н., Ефремова Т.В., Пальшин Н.И. Изменчивость температуры воды и характеристик ледяного покрова Ладожского и Онежского озер // Диагноз и прогноз термодинамики и экосистем великих озер России. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2020. С. 53-67.

Шаров А. Н. Фитопланктон северных озер в условиях климатической изменчивости // Всероссийская научная конференция с международным участием «Земля и космос» к столетию академика РАН К. Я. Кондратьева. Сб. статей. 2020. С. 320-323.

Шаров А. Н. Фитопланктон холодноводных озерных экосистем под влиянием природных и антропогенных факторов // Вопросы современной альгологии. 2021. №25. С. 42-49.

Cyanobacteria and Cyanotoxins: New Advances and Future Challenges. 2020. P. 248.

Filatov N., Baklagin V., Efremova T., Nazarova L., Palshin N. Climate change impacts on the watersheds of Lakes Onego and Ladoga from remote sensing and in situ data // Inland Waters. 2019. Vol. 9. P. 130-141. DOI.org/10.1080/20442041.2018.1533355.

Freshwater of North America. Ecology and Classification / Ed. by J. D. Wehr, R. G. Sheath, J. P. Kociolek. 2015. 962 p.

Jenny J.-P., Anneville O., Arnaud F. et al. Scientists' Warning to Humanity: Rapid degradation of the world's large lakes // Great Lakes Research. 2020. Vol. 46, iss. 4. P. 686-702.

Shannon C. E., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana, IL: The University of Illinois Press. 1949. P. 1-117.

Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // Arch. F. Hydrobiol. ErgebnissederLimnologie, Bd. 7. 1973. 218 s.

Winder M., Sommer U. Phytoplankton response to a changing climate // Hydrobiologia. 2012. Vol. 698. P. 5-16.

К. А. Смирнова, А. С. Демчук, М. В. Иванов, Т. С. Иванова, Д. Л. Лайус
(Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия)
katzouk@mail@gmail.com

**ХАРАКТЕРИСТИКА СООБЩЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА
В ПРИБРЕЖНЫХ РАЙОНАХ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ
В ПЕРИОД НЕРЕСТА ТРЁХИГЛОЙ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.)
И ДЕВЯТИИГЛОЙ (*PUNGITIUS PUNGITIUS* L.) КОЛЮШЕК**

Цель данной работы – изучить кормовую базу массовых прибрежных видов рыб для дальнейшей оценки их конкурентных взаимоотношений.

Ключевые слова: Балтийское море, конкуренция, трофические цепи, прибрежные ихтиоценозы, *Pungitius pungitius*

Трёхиглая колюшка (*Gasterosteus aculeatus* L.) – массовый вид рыб Балтийского моря, численность которого стремительно растёт в последние годы, что может приводить к изменениям во всей экосистеме [Eklöf et al., 2020]. Несмотря на высокую экологическую значимость колюшки, ее образ жизни сравнительно малоизучен [Bergström et al., 2015]. Особенный интерес представляет её миграция в период нереста. В начале мая трёхиглая колюшка массово приходит к берегам, после чего с начала июля начинает активные миграции в открытые части моря. Молодь покидает побережье в августе. Таким образом, колюшка способствует горизонтальному переносу вещества и энергии из прибрежных частей моря в открытые и наоборот. Одновременное появление такой массы рыб может заметно повышать нагрузку на все компоненты экосистемы [Демчук, 2018; Golubkov, 2018].

Девятииглая колюшка (*Pungitius pungitius* L.) также обладает высокой встречаемостью и имеет высокий потенциал как вид-индикатор изменений в прибрежных сообществах, но степень ее изученности ещё ниже, чем у трёхиглой. Данный вид является одним из наиболее распространенных в прибрежном сообществе Балтийского моря, а ее устойчивость к резким изменениям численности и большая стабильность в условиях меняющегося климата отличает ее от ее ближайшего родственника – трёхиглой колюшки [Bruneaux, 2014].

Во время нерестового периода этих двух видов возникает конкуренция за кормовые ресурсы и давление на популяции других обитающих здесь рыб – в частности на молодь уклейки *Alburnus alburnus* L., ельца *Leuciscus leuciscus* L., плотвы *Rutilus rutilus* L. и других карповых рыб [Uspenskiy, Naseka, 2014].

Целью настоящей работы явилось изучение зоопланктона как кормового ресурса рыб в прибрежье в период нереста трёхиглой и девятииглой колюшек.

Материал был собран в 2021 г., в апреле и мае на пяти станциях на южном побережье Финского залива. Пробы зоопланктона в прибрежных участках брали путем фильтрации 100 л литров воды через планктонную сеть Апштейна (газ №70). Пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина, обрабатывали в камере Богорова под биноклем по стандартной методике. Представители зоопланктона были определены до наименьшего возможного таксона.

Всего были встречены представители 16 таксонов, наиболее широко был представлен таксон Rotifera, (8 видов), они доминировали по численности практически на всех станциях. Наиболее высокая отмеченная численность составляла 16660 экз./куб.м. Из этих 8 видов на всех станциях большую долю численности составляли виды *Brachionus angularis* (до 10000 экз./куб.м) и *Notholca caudata* (до 6500 экз./куб.м). Также относительно высокая численность была зафиксирована для науплий copepoda – 4000 экз./куб.м. По биомассе же доминировали ювенильные представители отряда Cyclopoida – 245 мг/куб.м. Максимальная зафиксированная общая численность составляла 21220 экз./куб.м, биомасса – 263 мг/куб.м.

Также были отмечены такие характерные для Финского залива таксоны как различные виды Cladocera (*Bosmina coregoni*, *Chydorus sphaericus*), *Eurytemora* sp., личинки полихет.

Таким образом, можно сказать, что видовой состав зоопланктона в июне представляет собой комплекс массовых форм, типичных для прибрежных районов Финского залива Балтийского моря. Основу численности составляют коловратки и ювенильные формы ракообразных.

*Данная работа поддержана грантом РФФ 22-24-00956 «Обычная, но неизвестная рыба: девятииглая колюшка *Pungitius pungitius* L. Белого и Балтийского морей – популяционные характеристики и роль в экосистеме»*

Библиографические ссылки

Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) на нерестилищах. // Труды КарНЦ РАН, Тематические выпуски «Исследования в области биологических наук», 2018. (4): 42-58.

Bergström U., Olsson J., Casini M., Eriksson B., Fredriksson R., Wennhage H., Appelberg M. Stickleback increase in the Baltic Sea – A thorny issue for coastal predatory fish. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 2015. 163. 10.1016/j.ecss.2015.06.017.

Bruneaux M., Nikinmaa M., Laine V. N., Lindström K., Primmer C. R., Vasemägi A. Differences in the metabolic response to temperature acclimation in nine-spined stickleback (*Pungitius pungitius*) populations from contrasting thermal environments. *J. Exp. Zool A Ecol. Genet Physiol*. 2014. DOI: 10.1002/jez.1889.

Eklöf J. S., Sundblad G., Erlandsson M. et al. A spatial regime shift from predator to prey dominance in a large coastal ecosystem. *Commun Biol*. 2020. 3: 459. DOI.org/10.1038/s42003-020-01180-0.

Golubkov S. M., Berezina N. A., Gubelit Y. I., Demchuk A. S., Golubkov M. S., Tiunov A. V. A relative contribution of carbon from green tide algae *Cladophora glomerata* and *Ulva intestinalis* in the coastal food webs in the Neva Estuary (Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin*. 2018. DOI: 10.1016/j.marpolbul.2017.10.032.

Uspenskiy A., Naseka A. A survey of coastal shallow-water fish communities in Russian sector of the eastern Gulf of Finland. *Regional Ecology*. 2014. 35: 48-55.

УДК 574.5:574.64

М. М. Смирнова, Е. Е. Ежова
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
smirnova-mm@mail.ru; igelinez@gmail.com

ПРИСУТСТВИЕ МИКРОЦИСТИНОВ В ЛИТОРАЛИ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КУРШСКОГО ЗАЛИВА ПО ДАННЫМ ИММУНОХРОМАТОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА В 2011-2017 гг.

По данным иммунохроматографического анализа микроцистины могут присутствовать в воде Куршского залива с мая по ноябрь. Отмечена пространственная и временная неоднородность встречаемости микроцистинов в прибрежной зоне залива. Выявлено два пика содержания микроцистинов: летний и осенний. Наиболее часто микроцистины отмечены на станции, расположенной на 34-км Куршской косы, в районе пос. Рыбачий. Ключевые слова: микроцистины, токсичность, иммунохроматографический анализ, Куршский залив

Куршский залив – крупнейшая, полузакрытая, мелководная, преимущественно пресноводная, гипертрофная лагуна Балтийского моря; имеет высокое рыбохозяйственное и рекреационное значение. Залив отделен от моря песчаной Куршской косой, на которой находится национальный парк, включенный в список объектов всемирного наследия ЮНЕСКО.

Для залива характерно массовое развитие цианобактерий; с начала 2000-х годов на долю потенциально-токсичных видов приходилось до 75% от общей биомассы [Ланге, 2013; Белых, Дмитриева, Гладких, Сороковикова, 2013], в 2015 г. – до 99% [Герб и др., 2016]. Установлено наличие гена синтеза токсинов у представителей рода *Microcystis* [Белых, Дмитриева, Гладких, Сороковикова, 2013]. С 2010 г. в пробах воды Куршского залива обнаружено 13 форм микроцистинов, 3 формы анабенопептинов и азрогеноза; суммарное содержание внеклеточных микроцистинов достигало $290 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ [Ежова и др., 2012; Ezhova et al., 2014; Ежова и др., 2015; Sulcius et al., 2015]. Согласно рекомендациям ВОЗ в питьевой воде допускается содержание $1 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ микроцистина-LR [WHO, 1998]; в рекреационных водах содержание микроцистинов в количестве $20 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ является средней угрозой для здоровья человека [Chorus, Bartram, 1999]. Регулярное присутствие в воде цианотоксинов и активная рекреация на берегах и в акватории залива подчеркивают актуальность данного исследования.

Пробы воды отбирали мае-ноябре 2011-2014 гг. один раз в месяц на шести прибрежных мониторинговых станциях, расположенных на Куршской косе (западное побережье Куршского залива) с поверхностного горизонта (0-50 см), в 2017 г. – дважды в месяц на трех станциях. Содержание суммарных микроцистинов (свободных и клеточно-связанных) определяли с помощью иммунохроматографических экспресс-тестов (Microcystin Strip Test, Abraxis Ltd), чувствительность метода – $0-10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$.

За период исследований микроцистины обнаруживали в пробах воды с мая по ноябрь. Наиболее часто микроцистины отмечены в летний (28% измерений) и осенний (37% измерений) периоды. Весной микроцистины обнаружены в 1% измерений, на 44-м километре Куршской косы. В 33% проб токсины отсутствовали. Содержание микроцистинов в количестве $5-10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ в летний период отмечено в 17% измерений, в осенний – в 25% измерений.

Наиболее часто микроцистины обнаруживали на станциях, расположенных на 14-м (17% измерений) и 34-м (23% измерений) километрах Куршской косы. На 12-м и 44-м километрах токсины определяли в 12% и 13% проб соответственно. Содержание микроцистинов в количестве $5-10 \text{ мкг} \cdot \text{л}^{-1}$ на 34-м км отмечено в 13% всех измерений, на остальных станциях – в 9-11%. В летний период токсины чаще обнаруживали на 34-м километре – 11% проб, реже (5%) – на 12-м и 14-м километрах. Осенью токсины чаще отмечены на 14-м и 34-м километрах – 12% проб, реже – на 44-м (5%).

Таким образом, за период исследований отмечено, что микроцистины чаще присутствовали в районе 34-го километре Куршской косы, реже – в районе 12-го километра, что может быть, предположительно, связано с влиянием водных масс р. Неман, а также с орографией берегов, в некоторой степени влияющей на гидрологическую ситуацию в прибрежной зоне.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы ИО РАН FMWE-2021-0007 и при поддержке гранта ССВ «Водная программа Беларуси и России»

Библиографические ссылки

Белых О. И., Дмитриева О. А., Гладких А. С., Сороковикова Е. Г. Идентификация токсигенных цианобактерий рода *Microcystis* в Куршском заливе Балтийского моря // Океанология. 2013. Т. 53, №1. С. 78-87.

Герб М. А., Полунина Ю. Ю., Ланге Е. К., Маркиянова М. Ф., Володина А. А., Ежова Е. Е. Характеристика биологических сообществ литорали западного побережья Куршского залива по данным гидробиологического мониторинга в 2015 г. // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса»: сб. науч. статей. Вып. 12 / сост. И. П. Жуковская. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2016. С. 97-118.

Ежова Е. Е., Ланге Е. К., Русских Я. В., Жаковская З. А., Чернова Е. Н. Вредоносные цветения микроводорослей в Куршском заливе Балтийского моря в 2008-2011 гг. // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса»: сб. науч. ст. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2012. Вып. 8. С. 81-95.

Ежова Е. Е., Русских Я. В., Мазур-Маржец Х., Чернова Е. Н., Ланге Е. К., Смирнова М. М., Стонт Ж. И. Осенние цветения цианобактерий в Куршском заливе Балтийского моря: особенности, причины и экологические последствия / II Междунар. конф. «Актуальные проблемы планктонологии». Тезисы докладов. Калининград: КГТУ, 2015. С. 112-113.

Ланге Е. К. Фитопланктонный комплекс российской части Куршского залива (2001-2007 гг. // Известия КГТУ. Калининград: КГТУ, 2013. №28. С. 87-94.

Chorus I., Bartram J. Toxic Cyanobacteria in Water: a Guide to Public Health Significance, Monitoring and Management // World Health Organization. London: Für WHO durch E & FN Spon / Chapman & Hall, 1999. 416 p.

Ezhova E., Lange E., Russkikh Y., Chernova E., Zhakovskaya Z. Dynamics of toxic HABs in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during 2010-2013 / Book of abstracts. ICES Annual Science Conference (ASC) 15-19 September 2014. H26 [1 электрон. опдиск (CD-ROM)].

Sulcius S., Pilkaitytė R., Mazur-Marzec H., Kasperovicienė J., Ezhova E., Błaszczuk A., Paskauskas R. Increased risk of exposure to microcystins in the scum of the filamentous cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* accumulated on the western shoreline of the Curonian Lagoon // Marine Pollution Bulletin. 2015. Vol. 99, iss. 1-2. P. 264-270.

WHO Guidelines for Drinking-water Quality. Second edition, Addendum to Volume 2, Health Criteria and Other Supporting Information. World Health Organization, Geneva. 1998.

УДК 551.506.8:551.526

М. М. Смирнова¹, О. В. Рыльков²

¹Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия;

²Национальный парк «Куршская коса», пос. Рыбачий, Калининградская обл., Россия)
smirnova-mm@mail.ru; ot.d.nauka@park-kosa.ru

ДИНАМИКА ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И «ЦВЕТЕНИЯ» ФИТОПЛАНКТОНА В ЛИТОРАЛИ КУРШСКОГО ЗАЛИВА В 2015-2021 гг.

Проанализированы данные по температуре и прозрачности воды, установлены временные границы гидробиологических сезонов и продолжительность и интенсивность «цветений» фитопланктона на станции наблюдения за период исследований 2015-2021 гг.

Ключевые слова: цианобактериальные «цветения», фитопланктон, температура воды, гидробиологические сезоны, Куршский залив

Куршский залив – крупнейшая лагуна Балтийского моря, полузакрытая, мелководная, преимущественно пресноводная, гипертрофная. Прибрежная зона Куршского залива, в т.ч. национальный парк федерального значения «Куршская коса», активно используется в рекреационных целях. По показателям фитопланктона залив имеет гиперэвтрофный статус: с начала 2000-х годов биомасса достигала 133 г/м³ и 408 г/м³ (в закрытых участках), что соответствует «гиперцветению» (>100 г/м³) [Ланге, 2013].

Для залива характерно массовое развитие цианобактерий; с конца 2000-х годов «гиперцветения» с доминированием потенциально-токсичных видов цианобактерий из родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Woronichinia*, *Planktothrix*, *Anabaena* стали регулярными и более продолжительными [Ланге, 2013; Ежова и др., 2012; Ezhova et al., 2014].

«Цветения» цианобактерий имеют множество негативных последствий, особенно для полузамкнутой лагуны. Участвовавшие цианобактериальные «цветения» и наблюдающиеся в последние десятилетия климатические изменения обуславливают актуальность данного исследования.

Цель данной работы – анализ динамики некоторых гидрологических показателей и фенологических проявлений «цветений» фитопланктона на станции наблюдений в период 2015-2021 гг.

Работа проводилась совместно с научным отделом национального парка «Куршская коса». Станция наблюдения расположена в литорали западного побережья Куршского залива на 14-м километре Куршской косы в районе музейного комплекса. Измерения проводились по рабочим дням, утром. Температуру воды измеряли водным термометром, прозрачность воды – диском Секки. Для определения границ сезонов использовали даты перехода температур через +4°C и +15°C (по Богорову, 1941).

Проанализированы данные по температуре и прозрачности воды на станции наблюдений, фенологические изменения, связанные с развитием фитопланктона (на основе ежедневного фотоархива национального парка и собственных наблюдений) в исследуемый период. Определены время наступления и продолжительность гидробиологических сезонов. Некоторые значения гидрологических параметров на станции наблюдения за период исследований представлены в таблице 1.

Таблица 1 – Значения температуры и прозрачности воды в 2015-21 гг.

Год	Температура, °C			Прозрачность, см		
	средняя	максимальная	средняя (лето)	средняя	максимальная	средняя (лето)
2015	11	24	18	41	100	38
2016	11	24	19	48	9	48
2017	11	22	18	52	90	52
2018	10	27	20	43	78	48
2019	11	24	19	56	100	54
2020	12	25	19	60	112	60
2021	14	28	20	60	105	57

За период исследований среднегодовые значения температуры воды варьировали от +10°C до +14°C. Минимальная среднегодовая температура отмечена в 2018 г. Максимальная температура воды зафиксирована в 2021 г. Среднегодовая температура воды в 2015-2021 гг. составила +11,4°C, а в 1981-2001 гг. – +11,8°C [Науменко, 2004]. Согласно [Гидрометеорологические условия ..., 1985], максимальные значения достигали +21 - +22°C, что ниже полученных нами данных.

Среднегодовые значения прозрачности воды варьировали от 41 до 60 см. В 2020 г. отмечена максимальная прозрачность воды – 112 см и её значение не опускалось ниже 25 см. Согласно [Гидрометеорологические условия ..., 1985], прозрачность воды в течение года в среднем составляет 0,6-1,0 м, а летний минимум составляет 0,3 м, что превышает полученные нами значения.

Согласно [Барина, 1995], залив на зиму замерзает, продолжительность ледового периода составляет 2,5-5 месяцев. В 2015-2017 гг. и в 2020 г. залив не замерзал. В 2018 г. продолжительность ледового периода составила 3,5 месяца, в 2019 г. – менее 2 месяцев, в 2021 г. – менее 3 месяцев.

За рассматриваемый период время наступления и продолжительность гидробиологических сезонов значительно варьировали. Время наступления весны варьировало от третьей декады января (2020 г.) до первой декады апреля (2018 г.). В среднем весна наступала в начале марта и длилась 2 месяца. Лето в среднем наступало в середине мая и длилось 4 месяца. Осень начиналась в конце сентября – начале октября (в 2019 г. – в середине сентября) и длилась 2 месяца (2018-2021 гг.), или заканчивалась вместе с календарным годом (2015-2017 гг.).

Согласно [Гидрометеорологические условия ..., 1985], переход температуры воды через +15°C в среднем происходит 30 мая и 14 сентября, т.е. лето длится 3,5 месяца. За период исследований в среднем переход через +15°C летом происходил на 12 дней раньше, осенью – на 12 дней позже. Таким образом, показано увеличение продолжительности летнего сезона в исследуемом периоде.

Выраженные «цветения» фитопланктона отмечены в 2015, 2016 и в 2018 гг. В 2017 г. и 2019-2021 гг. характерные летние и осенние «цветения» зафиксированы не были.

В 2015 г. отмечена наибольшая частота и продолжительность «цветений» по сравнению с 2016-2021 гг. В этом же году были зафиксированы и наименьшие значения прозрачности воды за рассматриваемый период: 38 см – среднее для биологического лета и 0 см – минимальное. Интенсивное «цветение» началось в начале июля и закончилось в начале ноября.

В 2016 г. частота «цветений» фитопланктона была ниже, чем в 2015 г., и они были менее продолжительными. Непродолжительное «цветение» было отмечено в середине сентября, затем с начала и до конца октября. В начале ноября, несмотря на понижение температуры до +5°C, снова было отмечено «цветение», длившееся несколько дней.

В 2018 г. отмечено два выраженных цианобактериальных «цветения»: непродолжительное в начале августа и продолжительное в середине октября, длившееся более недели.

Самые визуально выраженные и продолжительные «цветения» фитопланктона за период наблюдений отмечены в 2015 г., что подтверждается низкими значениями прозрачности воды (как абсолютными, так и средними). В другие годы, несмотря на аналогичные средние и максимальные значения температуры, а также время наступления и продолжительность гидробиологических сезонов, такого уровня развития фитопланктона, как в 2015 г., не наблюдалось.

Полученные сведения по прозрачности воды демонстрируют изменение средних показателей в сторону понижения, по сравнению с литературными данными. В 2019-2021 гг. отмечены наибольшие за период исследований значения прозрачности воды, что может быть связано с метеорологическими условиями, или изменениями в планктонном сообществе.

Работа выполнена в рамках госбюджетной темы ИО РАН FMWE-2021-0007 (М. М. Смирнова) и программы мониторинга НП «Куршская коса» (О. В. Рыльков)

Библиографические ссылки

Барина Г. М. Картографирование экологической ситуации Калининградской области / Г. М. Барина, С. И. Зотов // Проблемы физической и экологической географии Калининградской области: Сб. науч. тр. – Калининград: Калинингр. ун-т, 1995. С. 33-38.

Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР. / Под ред. Ф. С. Терзиева // Т. 1. Балтийское море. Вып. 3. Куршский и Вислинский заливы. Л.: Гидрометеиздат, 1985. 72 с.

Ежова Е. Е., Ланге Е. К., Русских Я. В., Жаковская З. А., Чернова Е. Н. Вредоносные цветения микроводорослей в Куршском заливе Балтийского моря в 2008-2011 гг. // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса»: сб. науч. ст. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2012. Вып. 8. С. 81-95.

Ланге Е. К. Фитопланктонный комплекс российской части Куршского залива (2001-2007 гг. // Известия КГТУ. Калининград: КГТУ, 2013. №28. С. 87-94.

Науменко Е. Н. Общая характеристика Куршского залива / Е. Н. Науменко, Ю. М. Сенин, В. А. Смыслов // Закономерности гидрологического режима водоемов различного типа. – М.: Научный мир, 2004. С. 15-17.

Ezhova E., Lange E., Russkikh Y., Chernova E., Zhakovskaya Z. Dynamics of toxic HABs in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during 2010-2013 / Book of abstracts. ICES Annual Science Conference (ASC) 15-19 September 2014. H26 [1 электрон. оптдиск (CD-ROM)].

*Н. А. Старцева¹, Д. Е. Гаврилко¹, О. Н. Ерина²,
М. А. Терешина², В. С. Жихарев¹*

*(¹Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия;*

*²Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)
startseva@bio.unn.ru*

ЭКСПРЕСС-ОЦЕНКА КАЧЕСТВА ВОДЫ УСТЬЕВОГО УЧАСТКА Р. КАЗАНКА (Г. КАЗАНЬ) ПО АЛЬГОЛОГИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

В работе приводятся сведения о видовом составе фитопланктона устьевого участка р. Казанки конца летних сезонов 2020-2021 гг. и качестве вод данного участка реки, основанного на результатах сапробиологического анализа, морфофункциональной классификации пресноводного фитопланктона и индекса сообщества Q.

Ключевые слова: фитопланктон, река Казанка, оценка качества воды

Река Казанка – левый приток реки Волги, впадающий в Куйбышевское водохранилище в районе г. Казани. Длина реки составляет 140 км, площадь водосбора – 2,6 тыс. км². По гидрхимической оценке, воды реки относятся к 4 «а» классу – «грязные» [Кузнецов, Кузнецов, 2019].

Пробы фитопланктона на р. Казанке отбирались в период стабильной фазы (в 2020 г. в первой декаде августа, в 2021 г. в четвертой декаде июля). Точки отбора проб (ст. 1-7) располагались в нижнем течении реки в пределах г. Казани, на медиали с интервалом в 1 км на 10-ти километровом участке.

Температура воды на различных станциях в периоды исследований составляла 20,5-23,7°C, прозрачность не превышала 1,2 м, мутность была повышена (от 3,48 до 11,90 FNU). Электропроводность, как правило, уменьшалась вниз по течению и находилась в пределах от 1488 до 1260 мкСм/см в 2020 г. и от 1610 до 1418 мкСм/см в 2021 г. По водородному показателю исследованный участок реки являлся олигощелочным (рН 7,95-9,19), по содержанию фосфора – гипертрофным (Рвал.>100 мг/м³). Содержание нитритов было низким и не превышало допустимых концентраций, содержание кислорода высокое (>10 мг/л).

Обработка проб фитопланктона осуществлялась по общепринятым в гидробиологии методикам. Качество воды оценивали по индексу сапробности (S), рассчитанному по численности и биомассе индикаторных видов [Оксиюк и др., 1993; Унифицированные методы ..., 1975, 1977]. Морфофункциональные группы фитопланктона выделяли согласно работам Рейнольдса [Reynolds, 2002] с дополнениями Падисак [Padisák et al., 2009] и Борикс [Borics, 2007]. Расчет индекса сообщества Q и определение качества воды производили согласно работе Семенченко и Разлуцкого [Семенченко, Разлуцкий, 2011].

В планктоне р. Казанка в 2021 г. обнаружено 155 видовых и внутривидовых таксонов водорослей, из которых 13 таксонов определены только до рода: Chlorophyta – 84 таксона (54,2% от общего числа таксонов), Cyanobacteria – 16 (10,3%), Ochrophyta – 15 (9,7%), Bacillariophyta – 12 (7,7%), Euglenozoa – 11 (7,1%), Miozoa – 8 (5,2%), Cryptophyta – 5 (3,2%), Charophyta – 4 (2,6%). В эколого-географическом плане альгофлора сформирована широко распространенными планктонными видами, индифферентными к галобности и кислотности среды, предпочитающими среднюю степень загрязнения воды легко окисляемыми органическими веществами.

Количественные показатели развития фитопланктона в период исследований на различных станциях отбора проб находились в пределах значений, свойственных эвтрофно-гипертрофным водам: численность фитопланктона изменялась от 28,48 до 1164,81 млн кл./л, а биомасса – от 7,26 до 53,40 г/м³ [Старцева и др., 2021].

Доминирующие виды водорослей в 2021 г. относились к 5 функциональным группам (кодонам) фитопланктона – S₁, J, L₀, H₁, W₁. От станции к станции наблюдалась последовательная смена следующих кодонов, каждый из которых составлял не менее 10% от общей биомассы: S₁, J, L₀ → S₁, L₀, H₁ → W₁, L₀, S₁, J → L₀, S₁, J → S₁, L₀, J → S₁ → S₁.

Из кодона S₁, куда включены виды, способные обитать в мутных перемешиваемых водах эвтрофных и высокоэвтрофных водоемов, постоянным и ведущим доминантом на большинстве станций была безгетероцистная нитчатая цианобактерия *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek. Данный вид создавал до 98,1% общей численности и до 80,6% общей биомассы фитопланктона. В 2020 г. максимальная биомасса данного вида была почти в 2 раза ниже [Старцева и др., 2021].

К кодону H₁ принадлежат diaзотрофные виды, толерантные к низкому содержанию азота и углерода, чувствительные к перемешиванию толщи воды, к незначительному содержанию фосфора и низкой освещенности. Из этой группы на отдельных станциях доминировали *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, и *Dolichospermum spiroides* (Kleban) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek. К кодону L₀, включающему виды с широкой экологической амплитудой, относился крупноклеточный представитель динофлагеллят *Unruhadinium penardii* (Lemmermann) Gottschling. Кодон J был представлен одноклеточными и ценобиальными хлорококковыми зелеными водорослями родов *Pediastrum*, *Coelastrum*, *Scenedesmus*, *Golenkinia*, *Actinastrum*, *Crucigenia*, *Tetraedron* и *Tetrastrum*, предпочитающими мелководные, перемешиваемые, обогащенные системы, в том числе многие реки с низким градиентом. Из кодона W₁ присутствовали представители родов *Euglena*, *Phacus* и *Lepocinclis*, в качестве доминантов выступая только на ст. 3. Это виды, предпочитающие пруды, в т.ч. временные, богатые органическим веществом.

В 2020 г. часть кодонов была сходной (W₁, S₁, H₁). Кроме них в комплекс доминирующих по биомассе видов на ст. 1 также входили фитофлагелляты из отдела зеленых водорослей – *Chlamydomonas* spp. (W₀) и *Pandorina morum* (O. F. Müller) Bory (G). На ст. 7, участке, близком к подпору водами Куйбышевского водохранилища, по биомассе преобладал морской эстуарный вид диатомовых водорослей *Actinocyclus normanii* (W. Gregory ex Greville) Hustedt (D), предпочитающий эвтрофные воды. Ему сопутствовали фитофлагелляты из рода *Cryptomonas* (Y), формировавшие до 12,78% общей биомассы планктонных водорослей [Старцева и др., 2021].

Следует отметить, что комплекс доминирующих видов в межгодовом аспекте достаточно устойчив. Так, в 2017 г. в летнем фитопланктоне преобладали представители тех же функциональных групп – D, H₁, L₀, S₁, Y [Абрамова, Токинова, 2018].

Значения индекса сапробности (S) в 2020-2021 гг. на отдельных станциях водотока, менялись незначительно и находились в пределах β-мезосапробной зоны. По уровню органического загрязнения воды устьевого участка р. Казанки относились к III классу качества («умеренно загрязнённые»), а экологическое состояние оценивалось как «относительно удовлетворительное».

Оценка качества вод с применением морфофункциональной классификации по индексу сообщества Q показала, что на исследованном участке реки в 2020 г. данный показатель изменялся от 1,13 до 2,40, что соответствовало «низкому» и «умеренному» качеству вод. В 2021 г. качество вод оценивалось как «плохое» и «низкое» с показателями индекса сообщества Q от 0,59 до 2,02.

Степень «цветения» воды устьевого участка р. Казанки, определяемая по биомассе цианобактерий, находилась в пределах от «умеренной» (1-10 мг/л) до «интенсивной» (10-50 мг/л). Согласно рекомендациям ВОЗ при использовании водоемов в рекреационных целях численность цианобактерий более 20 млн кл./л. представляет угрозу для здоровья людей [Ядовитые животные ..., 2020]. В 2020 г. этот показатель на исследованном участке был превышен в 1,2-9,8 раз, а в 2021 г. – в 2,5-58 раз. Кроме того, формирование монодоминантного альгоценоза с преобладанием цианобактерии планктотрихетового комплекса *Planktothrix*

agardhii, способной продуцировать токсичные микроцистины [Carmichael, 1994], позволяют говорить об экологическом неблагополучии данного участка реки.

Таким образом, широко используемый в системе государственного мониторинга поверхностных вод сапробиологический анализ фитопланктона не выявил пространственных и временных различий в качестве вод исследованного участка р. Казанка. Комплексный подход к оценке качества воды с использованием морфофункциональных групп фитопланктона и индекса сообщества Q отразил не только пространственные, но и межгодовые изменения качества воды, а также дал более полную информацию о видовом составе альгоценозов, формирующихся под воздействием различных сочетаний факторов среды. Метод функциональной классификации фитопланктона и рассчитанный на его основе индекс сообщества Q являются удобным инструментом для оценки качества вод и экологического состояния водоемов и водотоков в целом.

Работа выполнена в рамках Федеральной программы стратегического академического лидерства «Приоритеты 2030» (проект №Н-477-99_2021-2023) и при финансовой поддержке Русского географического общества (проект №17/2021-Р «Экспедиция Плавающий университет Волжского бассейна»)

Библиографические ссылки

Абрамова К. И., Токинова Р. П. Морфофункциональные группы фитопланктона Казанского залива // Ученые записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского Биология. Химия. 2018. Т. 4 (70), №3. С. 15-25.

Кузнецов В. А., Кузнецов В. В. Ихтиофауна малых рек Среднего Поволжья (река Казанка) // Вестник АГТУ, сер. Рыбное хозяйство. 2019. №2. С. 44-50.

Оксиюк О. П., Жукинский В. Н., Брагинский Л. П., Линник П. Н., Кузьменко М. И., Кленус В. Г. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиологический журнал. 1993. Т. 29, №4. С. 62-76.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Экологическое качество поверхностных вод. 2-е изд., испр. Минск: Белорусская наука, 2011. 329 с.

Старцева Н. А., Гаврилко Д. Е., Ерина О. Н., Терешина М. А., Жихарев В. С. Пространственное распределение морфофункциональных групп летнего фитопланктона Казанского залива (р. Казанка, г. Казань) // Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции: тезисы докладов Всероссийской конференции, посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (Борок, 22-26 ноября 2021 г.). Ярославль: Филигрань, 2021. С. 175-175.

Унифицированные методы исследования качества вод: Атлас сапробных организмов. М., 1977. 227 с.

Унифицированные методы исследования качества вод: Методы биологического анализа вод. М., 1975. Ч. 3. 176 с.

Ядовитые животные и растения России и сопредельных стран: монография: в 2 т. / Д. Б. Гелашвили, А. И. Широков, А. А. Нижегородцев, И. Н. Маркелов; под общ. ред. Д. Б. Гелашвили. Нижний Новгород: ННГУ, 2020. Т. 2. С. 472-477.

Borics G., Várbíró G., Grigorszky I., Krasznai E., Szabó S., Kiss K. A new evaluation technique of potamoplankton for the assessment of the ecological status of rivers // Arch. Hydrobiol. Suppl. 2007. Vol. 161 (3-4). P. 465-486.

Carmichael W. W. The toxins of cyanobacteria // Sci. Amer. 1994. Vol. 270, №1. P. 78-86.

Padisák J. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates [Text] / J. Padisák, L. O. Crossetti, L. Naselli-Flores // Hydrobiologia. 2009. Vol. 621. P. 1-19.

Reynolds C. S. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton [Text] / C. S. Reynolds, V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores & S. Melo // Journal of Plankton Research. 2002. Vol. 24, №5. P. 417-428.

УДК 574.583

Н. А. Ташлыкова, Е. Ю. Афонина
(Институт природных ресурсов, экологии и криологии
Сибирского отделения РАН, Чита, Россия)
NatTash2005@yandex.ru

ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА МИНЕРАЛЬНЫХ ОЗЕР ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

Представлены результаты многолетних исследований водорослей и беспозвоночных планктона бессточных минеральных озер Улдза-Торейского бассейна. Трансформация планктонных биоценозов вследствие климатических флуктуаций характеризовалась разнонаправленностью.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, трансформация, минеральные озера, Улдза-Торейский бассейн

На обширной территории Юго-Восточного Забайкалья, отличающейся повышенной аридностью и крайней континентальностью климата, расположена Онон-Борзинская система озер, включающая несколько сотен минеральных водоемов, характеризующихся высокой концентрацией солей и щелочными условиями существования [Скляров и др., 2011]. Для данной территории свойственны неравномерность хода процессов во времени, частая смена морфодинамических процессов [Баженова, 2013], подчиняемых внутривековым циклам продолжительностью 27-35 лет, контролируемым ходом атмосферного увлажнения, при котором относительно влажные и очень холодные периоды чередуются с сухими и относительно теплыми [Обязов, 2012]. Трансформация местообитаний через изменения гидрофизических [Фриш, 1972; Баженова, 2013] и гидрохимических параметров водоемов определяет биологическое разнообразие водных экосистем [Содовые озера ..., 1991; Ташлыкова и др., 2010; Afonina, Tashlykova, 2018].

Исследования коснулись периода, характеризующего маловодную фазу гидрологического цикла, в котором отмечались годы с высоким (1999, 2003) и низким (2007, 2011, 2014, 2016) уровнем воды. Материал для работы собран на 15 минеральных озерах – Барун-Торей, Зун-Торей, Цаган-Нор (с. Буйлэсан), Баин-Цаган, Баин-Булак, Укшинда, Булун-Цаган, Кулусу-Нур, Балыктуй, Хадатуй, Нижний Мукэй, Цаган-Нур (с. Урта-Хоргана), Нарым-Булак, Цаган-Нур (с. Новый Дурулгуй), Ножий, локализованных в пределах и по обрамлению Цасучейской впадины и расположенных на Улдза-Торейской равнине.

Обследованные озера значительно различаются по площади и глубине. Самыми крупными являются Торейские озера – Барун-Торей и Зун-Торей. По химическому составу озерные воды характеризуются как гидрокарбонатно-натриевые и высокощелочные. Исследованные водоемы по степени минерализации можно разделить на четыре группы (по Венецианской системе): олигогалинные (до 4 г/л), мезогалинные (5-18 г/л), полигалинные (18-30 г/л) и гипергалинные (более 30 г/л). Сбор и анализ проб фито- и зоопланктона проводился с использованием стандартных методик [Киселев, 1969; Садчиков, 2003].

За весь период исследования видовое разнообразие фитопланктона слагалось из 89 таксонов водорослей рангом ниже рода, относящихся к семи отделам: Cyanobacteria, Bacillariophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Charophyta, Chlorophyta, Euglenophyta. Наибольший вклад в формирование таксономического состава вносили зеленые, диатомовые водоросли и цианобактерии – 84,3% от общего числа видов водорослей. К часто встречающимся видам отне-

сены: *Oocystis borgei* J. W. Snow 1903, *O. submarina* Lagerheim 1886, *Tetrastrum komarekii* Hindak 1977, *Ankyra ancora* (G. M. Smith) Fott 1957, *Schroederia robusta* Korshikov 1953, *S. setigera* (Schroder) Lemmermann 1898, *Cyclotella* sp., *Cocconeis placentula* Ehrenberg 1838, *Merismopedia minima* G. Beck in G. Beck & Zahl-bruckner 1897, *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault 1888, *Oscillatoria amphibia* C. Agardh ex Gomont 1892, *Cryptomonas marsonii* Skuja 1948, *Euglena* sp. [Ташлыкова и др., 2010; Ташлыкова, 2017].

Общий список зоопланктона включал 63 вида и подвида, из которых Rotifera – 27 таксонов (42,9% от общего числа видов), Copepoda – 22 вида (34,9%), Cladocera – 13 (20,6%) и Anostraca – 1 (1,6%). Наиболее часто встречающимися являлись: *Hexarthra mira* (Hudson, 1871), *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Daphnia magna* Straus, 1820, *Diaphanosoma mongolianum* Ueno, 1938, *Arctodiaptomus bacillifer* (Koelbel, 1885), *Cyclops strenuus* Fischer, 1851.

Трансформация планктонных биоценозов шла по четырем направлениям, в зависимости от степени повышения минерализации озерных вод. Первое направление включает озера Балыктуй, Хадатуй и Байн-Булак, олигогалинный статус вод которых в разные гидрологические периоды не изменялся. В альгофлоре отмечалось снижение количественных показателей при доминировании зеленых, харовых, диатомовых и эвгленовых водорослей. Зоопланктон озер (кроме оз. Байн-Булак, оно отнесено ко второй группе) характеризовался постоянством состава и структуры.

Для II направления – озера Байн-Цаган, Цаган-Нор (с. Буйлэсан) и Укшинда, характерна смена олигогалинного типа вод на мезогалинный. Из состава альгоценоза выпали криптофитовые и хризофитовые водоросли. Превалировали представители зеленых и синезеленых водорослей. В зоопланктоне наблюдалось снижение видового богатства и возрастание общей численности при достаточно стабильном составе доминирующего комплекса.

В оз. Зун-Торей (III направление) при повышении солености до полигалинных вод отмечалось качественное и количественное обеднение фитопланктона и преобладание диатомовых и зеленых водорослей. В зоопланктоне происходило постепенное увеличение количественных показателей беспозвоночных, выпадение видов-галоксенов и превалирование видов, чей галопререндум тяготеет к более осолоненным водам – *Moina brachiata* и *Metadiaptomus asiaticus* (Uljanin, 1875).

При изменении солевого состава воды от олиго- мезо- до гипергалинного типа (IV направление) – в озерах Нижний Мукэйм и Булун-Цаган отмечалось значительное сокращение видового разнообразия планктоценоза, вплоть до образования монодоминантного сообщества.

Работа выполнена в рамках темы РНФ 22-17-00035 «Экология и эволюция водных экосистем в условиях климатических флуктуаций и техногенной нагрузки»

Библиографические ссылки

Баженова О. И. Современная динамика озерно-флювиальных систем Онон-Торейской высокой равнины (Южное Забайкалье) // Вестник ТГУ. 2013. №371. С. 171-177.

Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 658 с.

Обязов В. А. Изменение климата и гидрологического режима рек и озер в Даурском экорегионе // Проблемы адаптации к изменению климата в бассейнах рек Даурии: экологические и водохозяйственные аспекты. Чита: Экспресс-издательство, 2012. С. 24-45.

Садчиков А. П. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Университет и школа, 2003. 157 с.

Склярёв Е. В., Склярёва О. А., Меньшагин Ю. В., Данилова М. А. Минерализованные озера Забайкалья и Северо-Восточной Монголии: особенности распространения и рудогенерирующий потенциал // География и природные ресурсы. 2011. №4. С. 29-39.

Содовые озера Забайкалья: экология и продуктивность / отв. ред. А. Ф. Алимов. Новосибирск: Наука, 1991. 216 с.

Ташлыкова Н. А., Афонина Е. Ю., Итигилова М. Ц. К изучению летнего планктона Торейских озер // Природоохранное сотрудничество в трансграничных экологических районах: Россия – Китай – Монголия: сб. науч. мат-лов. Чита: Экспресс-издательство, 2010. Вып. 1. С. 280-285.

Фриш В. А. Торейский эксперимент // Природа. 1972. №2. С. 60-64.

Afonina E. Y., Tashlykova N. A. Plankton community and the relationship with the environment in saline lakes of Onon-Torey plain, Northeastern Mongolia // Saudi Journal of Biological Sciences. 2018. Vol. 25, №2. P. 399-408.

УДК 593.1:581

И. В. Телеш
(Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия)
Irena.Telesh@zin.ru

ВРЕДНОСНЫЕ ЦВЕТЕНИЯ ПЛАНКТОННЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ И ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ: ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ

Анализ многолетних рядов данных по фитопланктону и абиотическим характеристикам позволил определить наиболее опасные виды цианобактерий и динофлагеллят, формирующие вредоносные цветения в прибрежных водах Балтийского моря. Методами математической статистики определены размеры экологических ниш этих микроорганизмов и оценена роль стабильности физико-химических параметров среды в формировании их цветений.

Ключевые слова: экологическая ниша, абиотическая стабильность, динофлагелляты, цианобактерии, Балтийское море

Опасные цветения планктонных водорослей во многих морских прибрежных акваториях мира в настоящее время интенсифицировались вследствие неуклонно возрастающей антропогенной нагрузки на водоемы и изменения климата. Эти явления существенно снижают качество природных вод и наносят непоправимый ущерб окружающей среде, рыболовству и аквакультуре, флоре и фауне водоемов, здоровью человека.

Особенно ярко губительные «цветения воды» выражены в прибрежных морских экосистемах и в полузамкнутых морях, в т.ч. в Балтийском море. Однако закономерности возникновения цветений в солоноватоводных прибрежных морских акваториях пока изучены недостаточно полно, поэтому прогнозирование этих явлений и экологический менеджмент их негативных последствий крайне затруднены.

Динофлагелляты – одна из основных по продуктивности и разнообразию групп морского фитопланктона; эти эукариоты способны формировать вредоносные цветения («красные приливы») в прибрежных зонах морей. Цианобактерии, напротив, преимущественно пресноводные организмы; однако в олигогалинных водоемах цветения многих видов этих прокариот также могут достигать большой мощности и высокой токсичности для водной биоты и человека.

Наши предыдущие исследования нескольких видов динофлагеллят из рода *Prorocentrum* в Балтийском море позволили предположить, что экологическая ниша вида характеризуется абиотическими условиями, наиболее благоприятными для возникновения «красных приливов» [Telesh et al., 2016; Skarlato et al., 2018]. В то же время, в современной научной литературе о

солонатоводных экосистемах информация о размерах экологических ниш наиболее опасных видов цианобактерий и массовых вредоносных видов динофлагеллят крайне скудная.

Факторы среды, способствующие цветению планктонных водорослей, хорошо известны; однако некоторые исследования в данной области дают противоречивые результаты. Например, прогрев поверхностных вод, пониженная турбулентность и сопутствующая этим явлениям усиленная температурная стратификация водной толщи широко признаны как ключевые факторы, стимулирующие вредоносные цветения, в том числе «красные приливы» динофлагеллят. В то же время, усиливающаяся антропогенная нагрузка на прибрежные акватории в сочетании с повышением частоты штормовых явлений может вызвать разнонаправленные эффекты в планктонном сообществе.

Несмотря на обширные знания о триггерах и драйверах динамики фитопланктона в прибрежных водах морей, у исследователей до сих пор нет полного понимания того, какие сочетания гидрофизических, гидрохимических и биотических характеристик индуцируют вредоносные цветения водорослей, которые в наши дни распространяются повсеместно и происходят чаще всего в условиях теплой погоды, высокой освещенности и повышенной физико-химической стабильности при слабом ветровом перемешивании водных масс.

В ходе изучения вредоносных цветений потенциально токсичных динофлагеллят в Балтийском море стабильность одиннадцати абиотических параметров (температуры воды, солености, pH, прозрачности по диску Сэкки, а также концентрации хлорофилла «а», общего фосфора, общего азота, нитрита, нитрата, аммония и соотношения общего азота к общему фосфору) была измерена с использованием двух подходов: традиционного синхронизированного подхода и оригинального метода оценки смещенных данных. Применение этих подходов впервые позволило заключить, что стабильность основных физико-химических параметров в прибрежных морских экосистемах Балтики может быть весьма значительной на протяжении от одной до пяти недель.

Полученные результаты показали, что вредоносные цветения динофлагеллят обычно совпадали с периодами наибольшей стабильности температуры воды, величин pH и концентрации азотистых соединений [Telesh et al., 2021]. Таким образом, впервые было статистически доказано, что именно стабильность основных абиотических характеристик (а не просто их критические абсолютные величины) может индуцировать массовые вредоносные цветения водорослей.

В то же время, высокая адаптабельность и пластичность стратегий пищевого поведения доминирующих видов миксотрофных динофлагеллят препятствуют выявлению четких корреляционных связей между стабильностью концентраций биогенных элементов и интенсивностью «красных приливов». Эти новые данные позволяют допустить, что «парадокс хаоса» – природное явление, обнаруженное ранее в стабильных экспериментальных планктонных сообществах, когда внутренние драйверы развития популяции одновременно служат и триггерами ее хаотической динамики [Telesh et al., 2019], может проявляться также и в естественных морских прибрежных местообитаниях.

Анализ 30-летней базы данных по фитопланктону и абиотическим характеристикам прибрежных акваторий южной части Балтийского моря позволил определить наиболее опасные виды цианобактерий и динофлагеллят, формирующие вредоносные цветения в этих зонах повышенной экологической нестабильности. Для выявленных видов методами математической статистики определены размеры их экологических ниш, т.е. диапазоны изменений основных физико-химических параметров среды, в том числе солености и температуры воды, освещенности, концентрации биогенных веществ и других факторов, при которых происходит массовое размножение этих организмов и успешное развитие их популяций, приводящее к «цветению воды». Проверена гипотеза, предполагающая, что размер экологической ниши доминирующих видов цианобактерий и динофлагеллят может служить ключевой характеристикой, которая позволит прогнозировать возникновение и динамику вредоносных цветений этих организмов.

Библиографические ссылки

Skarlato S. O., Telesh I. V., Matantseva O. V., Pozdnyakov I. A., Berdieva M. A. et al. Studies of bloom-forming dinoflagellates *Prorocentrum minimum* in fluctuating environment: contribution to aquatic ecology, cell biology and invasion theory // *Protistology*. 2018. Vol. 12, №3. P. 113-157. DOI:10.21685/1680-0826-2018-12-3-1.

Telesh I., Schubert H., Skarlato S. Abiotic stability promotes dinoflagellate blooms in marine coastal ecosystems // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2021. Vol. 251. P. 107239. DOI.org/10.1016/j.ecss.2021.107239.

Telesh I. V., Schubert H., Joehnk K. D., Heerkloss R., Schumann R. et al. Chaos theory discloses triggers and drivers of plankton dynamics in stable environment // *Scientific Reports*. 2019. Vol. 9. P. 20351. DOI.org/10.1038/s41598-019-56851-8.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae*. 2016. Vol. 59. P. 100-111. DOI.org/10.1016/j.hal.2016.09.006.

УДК 593.1

**Д. В. Тихоненков¹, К. В. Михайлов², Р. М. Р. Гаврилюк³, А. О. Беляев^{1,4},
В. Матур^{5,6}, С. А. Карпов^{7,8}, Д. Г. Загумённый^{1,9}, А. С. Бородин^{1,10},
К. И. Прокина¹, В. В. Алешин², П. Дж. Килинг⁵**

(¹Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия;

²НИИ Физико-химической биологии им. А. Н. Белозерского МГУ, Москва, Россия;

³Университет Виктории, Виктория, Канада;

⁴Пензенский государственный университет, Пенза, Россия;

⁵Университет Британской Колумбии, Ванкувер, Канада;

⁶Оксфордский университет, Оксфорд, Великобритания;

⁷Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;

⁸Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;

⁹Тюменский государственный университет, лаборатория AquaBioSafe, Тюмень, Россия;

¹⁰Воронежский государственный университет, Воронеж, Россия)

tikho-denis@yandex.ru

МИКРОБИАЛЬНЫЕ «ГРЫЗУНЫ» ФОРМИРУЮТ НОВУЮ СУПЕРГРУППУ ЭУКАРИОТ

Из разнотипных и географически удаленных морских местообитаний выделено десять новых хищных жгутиковых простейших, формирующих новую супергруппу эукариот. Приводятся результаты их морфологического и геномного исследования.

Ключевые слова: протисты, биоразнообразие, эволюция, микробные сообщества, филогения

Десять новых хищных микробных эукариот были выделены из географически удаленных морских местообитаний, включая коралловые рифы о. Кюрасао, прибрежные донные осадки Черного и Красного морей, а также водную толщу северо-восточной части Тихого и Северного Ледовитого океанов. Филогеномный анализ на основе матрицы из 320-ти белок-кодирующих генов [Strassert et al., 2021] позволил установить, что они являются новой супергруппой эукариот внутри Diaphoretickes. Анализ баз природных сиквенсов показал, что исследуемая группа микробных хищников чрезвычайно широко географически распространена в природе, встречаясь преимущественно в морских водах, а также солоноватых и пресных водоемах. Метабаркодинговые исследования показали, что исследуемые организмы населяют коралловые рифы, поверхностные океанические воды, зону глубоководного хло-

рофильного максимума, мезопелагические воды, донные отложения на глубине 5000 м. По-видимому, их численность в водных экосистемах относительно невелика, однако они чрезвычайно широко географически распространены во всем мире. Наиболее вероятно, что разнообразие исследуемых микробных эукариот на уровне рода является умеренным, поскольку существует очень мало морфологически неидентифицированных филогенетических клад на древе 18S рРНК.

Морфологический анализ с использованием электронной микроскопии выявил, что план строения их клеток, по-видимому, очень древний, ввиду наличия характерных морфологических особенностей неродственных групп эукариот (альвеолят, страменопил, малави-монадид, метамонад, дискобид) и, возможно, иллюстрирует анцестральное строение предка нескольких крупных эукариотических суперкластеров.

Клетки исследованных жгутиконосцев размером ~3 мкм и серповидной формы имеют отчетливый шип, напоминающий жало, используемый для атаки добычи. Внутри шипа находится 5-6 крупных сложных стрекательных органелл (трихоцист), которые, вероятно, выстреливаются в жертву. Мы отметили уникальное явление, при котором изучаемые микробные хищники «откусывают» часть клетки крупной (не заглатываемой) жертвы, замыкая вентральную бороздку, армированную микротрубочками. Дистальный конец вентральной цитостомальной бороздки имеет уплотнения, которые выступают на поверхности клетки, подобно «зубцам». Они откусывают части клетки жертвы, которые в дальнейшем, обернутые плазматической мембраной хищника, попадают в клетку. Этот тип питания с частичным откусыванием клетки жертвы уникален, в отличие от хорошо известных фагоцитоза и мизоцитоза. Данное наблюдение показывает, что жгутиконосцы пикоразмеров могут питаться более крупными протистами, что следует учитывать при моделировании микробных пищевых сетей и потоков вещества и энергии в водных экосистемах.

Функциональная аннотация транскриптомов показывает наличие генов, участвующих в регуляции биения жгутиков и фагоцитозе [Stoka et al., 2016], связанных с функционированием лизосом [Mukherjee et al., 2019], биосинтезом элементов клеточных мембран, адгезией клеток и функциями рецепторов [Appella et al., 1988; Bork et al., 1999; King et al., 2013; Olzmann, Carvalho, 2019; Pietrzyk-Brzezinska, Bujacz, 2020; Shindou, Shimizu, 2009; Tsukada et al., 2003]. Среди белковых доменов, которые заметно обогащены у исследуемых протистов, выявлено семейство мембраноатакующего комплекса и перфорины, известных преимущественно как порообразующие цитолитические белки, которые функционируют в иммунных системах животных и растений [Morita-Yamamuro et al., 2005; Rosado et al., 2008]. У исследуемых протистов они, по-видимому, играют значительную роль в хищничестве и вовлечены в механизмы прикрепления к жертве, выстреливания стрекательных органелл и лизисе мембран. Митохондриальные геномы изученных микробных эукариот кольцевые, крупные, относительно компактные и богаты генами. Вероятно, что предок новой супергруппы кодировал в митохондриальном геноме ≥ 54 белка, выполняющих различные функции, что ставит общего предка изучаемых протистов на второе место среди всех эукариот после якобид по количеству анцестральных белок-кодирующих генов в митохондриальном геноме [Janoušková et al., 2017; Lang et al., 1997; Burger et al., 2013].

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проекты №20-34-70049 и №20-04-00583)

Библиографические ссылки

Appella E., Weber I. T., Blasi F. Structure and function of epidermal growth factor-like regions in proteins // FEBS Lett. 1988. №231. P. 1-4. DOI: 10.1016/0014-5793(88)80690-2.

Bork P., Doerks T., Springer T. A., Snel B. Domains in plexins: links to integrins and transcription factors // Trends Biochem Sci. 1999. №24. P. 261-26. DOI: 10.1016/s0968-0004(99)01416-4.

Burger G., Gray M. W., Forget L., Lang B. F. Strikingly bacteria-like and gene-rich mitochondrial genomes throughout jakobid protists // *Genome Biol Evol.* 2013. №5. P. 418-438. DOI: 10.1093/gbe/evt008.

Janouškovec J., Tikhonenkov D. V., Burki F. et al. A New Lineage of Eukaryotes Illuminates Early Mitochondrial Genome Reduction // *Curr Biol.* 2017. №27(23). P. 3717-3724.e5. DOI: 10.1016/j.cub.2017.10.051.

King J. S. et al. WASH is required for lysosomal recycling and efficient autophagic and phagocytic digestion // *Mol Biol Cell.* 2013. №24. P. 2714-2726. DOI: 10.1091/mbc.E13-02-0092.

Lang B. F., Burger G., Kelly C. J. O. et al. An ancestral mitochondrial DNA resembling a eubacterial genome in miniature // *Nature.* 1997. №387. P. 493-497. DOI: 10.1038/387493a0.

Morita-Yamamuro C. et al. The Arabidopsis gene CAD1 controls programmed cell death in the plant immune system and encodes a protein containing a MACPF domain // *Plant Cell Physiol.* 2005. №46. P. 902-912. DOI: 10.1093/pcp/pci095.

Mukherjee A. B. et al. Emerging new roles of the lysosome and neuronal ceroid lipofuscinoses // *Mol Neurodegener.* 2019. №14: 4. DOI: 10.1186/s13024-018-0300-6.1.

Olzmann J. A., Carvalho P. Dynamics and functions of lipid droplets // *Nat Rev Mol Cell Biol.* 2019. №20. P. 137-155. DOI: 10.1038/s41580-018-0085-z.

Pietrzyk-Brzezinska A. J., Bujacz A. H-type lectins – Structural characteristics and their applications in diagnostics, analytics and drug delivery // *Int J. Biol Macromol.* 2020. №152. P. 735-747. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2020.02.320.

Rosado C. J. et al. The MACPF/CDC family of pore-forming toxins // *Cell Microbiol.* 2008. №10. P. 1765-1774. DOI: 10.1111/j.1462-5822.2008.01191.x.

Shindou H., Shimizu T. Acyl-CoA: lysophospholipid acyltransferases // *J. Biol Chem.* 2009. №284. P. 1-5. DOI: 10.1074/jbc.R800046200.

Stoka V., Turk V., Turk B. Lysosomal cathepsins and their regulation in aging and neurodegeneration // *Ageing Res Rev.* 2016. №32. P. 22-37. DOI: 10.1016/j.arr.2016.04.010.

Strassert J. F. H., Irisarri I., Williams T. A., Burki F. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids // *Nat Commun.* 2021. №12. P. 1879. DOI: 10.1038/s41467-021-22044-z.

Tsukada S. et al. Inhibition of experimental intimal thickening in mice lacking a novel G-protein-coupled receptor // *Circulation.* 2003. №107. P. 313-319. DOI: 10.1161/01.cir.0000043804.29963.b4.

УДК [582.276:57.06] (262.5)

А. Н. Ханайченко

*(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
a.khanaychenko@gmail.com*

О СОСТОЯНИИ ИЗУЧЕННОСТИ КРИПТОМОНАД В ЧЁРНОМ МОРЕ В СВЕТЕ СОВРЕМЕННОЙ ТАКСОНОМИИ

Ключевые слова: криптофитовые микроводоросли, таксономия, Чёрное море

Криptomonеды (= криптофиты = Cryptophyceae) – повсеместно распространенные мелкие одноклеточные нанопланктонные флагелляты, играют важную роль в круговороте органического углерода в разнообразных морских, солоноватоводных и пресноводных экосистемах во всем мире.

К криптомонадам относятся автотрофные и миксотрофные виды, широко распространенные от Арктики до Антарктики. Их численность варьирует в разных водоёмах и слоях в разные сезоны от 10^2 до 10^7 кл л⁻¹, может достигать в прибрежных морских водах до 16-30% биомассы фитопланктона, и вызывать локальные нетоксичные «цветения», в т.ч. в редокс-

зоне меромиктических водоёмов, в присутствии в воде сероводорода [Laza-Martinez, 2012; Šupraha et al., 2014; Krasnova et al., 2014; Polikarpov et al., 2020].

Криптофит эффективно потребляют разнообразные гетеротрофные динофлагелляты, инфузории [Johnson et al., 2018 and references hereinafter] и копеподы [Khanaychenko et al. 2018 and references hereinafter]. Селективное потребление нанопланктонных криптофит циклопоидами *Oithona davisae* (до 138-184% углерода организм сут⁻¹) покрывает их метаболические траты, включая высокую скорость продукции [Khanaychenko et al., 2018]. Численность *O. davisae* (включая науплиев) может достигать 1 млн м³ в прибрежных экосистемах [Seregin, Popova, 2016], и личинки рыб интенсивно питаются ими [Vdodovich et al., 2017], поэтому предполагается значимая роль криптофитовых в повышении продуктивности экосистем. Криптофиты содержат коммерчески ценные соединения, включая полярные липиды и ненасыщенные жирные кислоты [Peltomaa et al., 2018]. Несмотря на широкое распространение, важную роль в трофических сетях и перспективность для аквакультуры и биотехнологии, морские криптомонады оказываются одной из наименее изученных групп в фитопланктонном сообществе Мирового океана. Недочет этой группы микроводорослей связан не только со сложностью сохранности клеток криптофит, которые при исследовании фитопланктона стандартными консервативными методами разрушаются под влиянием фиксаторов, но и со сложностью их идентификации под световым микроскопом. Особенности светового микроскопа не позволяют различить внешнюю и внутреннюю ультраструктуры клеток, которые исключительно важны для идентификации родов и видов криптомонад. Кроме того, у некоторых криптомонад отсутствуют чёткие отличительные морфологические признаки на уровне видов, морфология клетки может видоизменяться в зависимости от условий среды, а для некоторых видов определены две формы клеток (гаплоидные и диплоидные), которые могут иметь большие различия, чем клетки близкородственных видов. Поэтому полная современная характеристика видов криптофит и их таксономическая принадлежность должна быть основана на сочетании характеристик моноклональных культур, совмещении световой и электронной микроскопии и молекулярно-генетического анализа.

Несмотря на долгосрочный мониторинг разнообразия фитопланктона и экологии в Черном море с конца XIX века, таксономические исследования черноморских криптомонад немногочисленны, основаны на наблюдениях общей морфологии клеток в фиксированных пробах с помощью световой микроскопии, и поэтому идентификация их до низких таксонов в большинстве случаев недостоверна. Так, по оценкам разных исследователей биоразнообразие криптомонад в Черноморском бассейне варьирует от 1-4 видов до 20 таксонов, встречающихся у побережья Болгарии [Мончева и др., 2019]. В течение 60-70-х годов несколько криптофит из Севастопольской бухты были подробно описаны [Роухийнен, 1967, 1970], и все они были отнесены к роду *Cryptomonas*. К 2008 г. в прибрежных водах Крыма было зарегистрировано 7 видов криптофитовых, из которых 5 таксонов были отнесены к роду *Cryptomonas*: *C. adriatica*, *C. erosa*, *C. flexa*, *C. rubra*, *Cryptomonas* sp. [Микроводоросли Чёрного моря ..., 2008]. На основании анализа базы данных по фитопланктону Чёрного моря [Микаэлян и др., 2007] произведена оценка изменения нахождения пиков биомассы разных групп фитопланктона. Весной пик биомассы криптофитовых поздней обнаруживается в слое 9-17 м с уровнем фотосинтетически активной радиации (ФАР), составляющей 10% от уровня ФАР на поверхности моря, а в летний период их максимум опускается до глубины ~30 м, для которого ФАР составляет ~2% ФАР на поверхности моря; при этом авторами указывается, что биомасса криптофитовых представлена преимущественно одним видом, *Cryptomonas* sp. [Mikaelyan et al., 2021].

Современные интегративные исследования показали, что виды *Cryptomonas* являются исключительно пресноводными [Hoef-Emden, 2007]. В то же время описания морских видов криптофитовых, отнесённых к роду *Cryptomonas* на основании морфологических структур, увиденных в световой микроскоп (СМ), до настоящего времени приводятся в определителях и AlgaeBase как валидные, и используются при идентификации морских криптофитовых. Неправильная идентификация так называемых видов *Cryptomonas* из морской среды абсолютно не совпадает с видами *Cryptomonas* из пресной воды и связана, в частности, с тем, что

традиционная систематика криптофитовых основывалась на морфологических отличиях перипласта, положения ядра и жгутиков, формы глотки, типе билипротеина и количества рядов эжектосом, увиденных с помощью СМ и положенных в основу классификации Butcher (1967). В результате использования этой классификации для идентификации до рода и даже до вида многим штаммам криптофитовых присваиваются некорректные названия в различных публикациях и коллекциях микроводорослей, что продолжает увеличивать путаницу в таксономии криптофитовых, и не способствует оценке роли данной группы в экосистемах.

До последнего времени ни один вид криптофитовых из Черного моря не был секвенирован, в то время как полная идентификация криптофитовых признается только на основе расшифрованного генома, данные которого должны быть внесены в международный GenBank.

Изучение сезонной динамики численности нанопланктонных микроводорослей в течение лета – осени 2016 г. на основании собственных еженедельных съёмок фитопланктона в реперной точке прибрежной части Севастопольской бухты, выявило 11 форм криптофитовых. Начиная с 2020 г. в ИнБЮМ создаётся новая уникальная коллекция культивируемых черноморских штаммов криптофитовых, выделенных из моря, которая указывает на то, что только в поверхностных слоях прибрежных вод присутствует не менее 25 различных видов этой группы; для сравнения в Средиземном море было обнаружено разнообразие криптомонад с идентифицированными минимум 16 различными морфотипами [Cerino, Zingone, 2006]. На основании предварительных исследований штаммов криптофитовых из новой черноморской коллекции с помощью СМ и СЭМ можно предположить, что большинство видов, развивающихся в разных ареалах Севастопольского побережья, относятся к семействам: Pyrenomonadaceae, Chromonadaceae и Geminigeraceae.

Идентификация первого штамма криптофитовых из черноморской коллекции с помощью комплексного подхода (монокультура, СМ, СЭМ и молекулярно-генетический анализ) достоверно показала, что *R. storeatuloformis* является отдельным новым видом, и последовательности его ДНК были депонированы в GenBank.

Чёрное море является меромиктическим водоёмом, и можно предполагать, что исследования групп фитопланктона, входящих в разные экосистемные группировки, комплексными методами поможет оценить реально значительное таксономическое разнообразие черноморских криптофитовых.

Библиографические ссылки

Микаэлян А. С., Паутова Л. А., Георгиева Л. В., Дьяконов В. Ю. База данных по фитопланктону Черного моря. Океанология. 2007. 47(3): 477-80.

Микроводоросли Чёрного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / Ред. Ю. Н. Токарев, А. В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008.

Роухияйнен М. И. Новые виды родов *Cryptomonas* (Pyrophyta) и *Platymonas* (Chlorophyta, Chlamydomonadales) из Черного моря. Новости систематики низших растений. 1970. 1: 20-3.

Роухияйнен М. И. Новый вид рода *Cryptomonas* (Pyrophyta) из Черного моря. Новости систематики низших растений. 1967. (4): 71.

Cerino F., Zingone A. A survey of cryptomonad diversity and seasonality at a coastal Mediterranean site. Eur. J. Phycol. 2006. 41: 363-378.

Han M. S., Furuya K. Size and species-specific primary productivity and community structure of phytoplankton in Tokyo Bay. Journal of Plankton Research. 2000. 22(7): 1221-35.

Hoef-Emden K. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) II: incongruences between the classical morphospecies concept and molecular phylogeny in smaller pyrenoid-less cells. Phycologia. 2007. 46: 402-428.

Johnson M. D., Beaudoin D. J., Frada M. J., Brownlee E. F., Stoecker D. K. High grazing rates on cryptophyte algae in Chesapeake Bay. Frontiers in Marine Science. 2018 Jul 25. 5: 241.

Khanaychenko A. N., Popova O. V., Rylkova O. A., Aleoshin V. V., Aganesova L. O., Saburova M. *Rhodomonas storeatuloformis* sp. nov. (Cryptophyceae, Pyrenomonadaceae), a new

cryptomonad from the Black Sea: morphology versus molecular phylogeny // Fottea. 2022. 22(1): 122-136.

Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and feeding selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: importance of cryptophytes. Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2018. 18(8): 937-949.

Krasnova E. D., Pantyulin A. N., Matorin D. N., Todorenko D. A., Belevich T. A., Milyutina I. A., Voronov D. A. Cryptomonad alga *Rhodomonas* sp. (Cryptophyta, Pyrenomonadaceae) bloom in the redox zone of the basins separating from the White Sea. Microbiology. 2014 May. 83(3): 270-7.

Laza-Martinez A. *Urgorri complanatus* gen. et sp. nov. (Cryptophyceae), a red-tide-forming species in brackish waters. J. Phycol. 2012. 48: 423-435.

Medlin L. K., Pivosz K., Metfies K. Uncovering hidden biodiversity in the Cryptophyta: Clone library studies at the Helgoland time series site in the Southern German Bight identifies the cryptophycean clade potentially responsible for the majority of its genetic diversity during the spring bloom. Vie et Milieu. 2017. 67: 27-32.

Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Fedorov A. V. Seasonal evolution of deep phytoplankton assemblages in the Black Sea. Journal of Sea Research. 2021 Dec 1. 178: 102125.

Peltomaa E., Johnson M. D., Taipale S. J. Marine cryptophytes are great sources of EPA and DHA. Mar. Drugs. 2018. 16: 1-11.

Polikarpov I., Saburova M, Al-Yamani F. Decadal changes in diversity and occurrence of microalgal blooms in the NW Arabian/Persian Gulf. Deep Sea Res. 2020. Pt II. 179: 104810.

Seregin S. A., Popova E. V. Long-term dynamics of the copepod invader *Oithona davisae* in coastal waters of the Black Sea. Russian Journal of Biological Invasions. 2016 Oct. 7(4): 374-82.

Šupraha L., Bosak S., Ljubešić Z., Mihanović H., Olujić G., Mikac I., Viličić D. Cryptophyte bloom in a Mediterranean estuary: High abundance of *Plagioselmis* cf. *prolonga* in the Krka River estuary (eastern Adriatic Sea). Scientia marina. 2014, Sep 30. 78(3): 329-38.

Vdodovich I. V., Khanaychenko A. N., Gubanov A. D., Kolesnikova E. A., Aganesova L. O. Identification of some common food items in the guts of fish larvae and juveniles in the Black Sea. Marine Biological Journal. 2017. 2(1): 3-10.

УДК 582.276-15

А. Н. Ханайченко, В. С. Муханов, Л. О. Аганесова
(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
a.khanaychenko@gmail.com

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ ХАРАКТЕРИСТИК ПОПУЛЯЦИЙ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ *OXYRRHIS MARINA* (DUJARDIN, 1841) ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ТРОФИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

С помощью проточной цитометрии определены эколого-биологические показатели питания и продукционных характеристик лабораторной популяции гетеротрофных динофлагеллят *Oxyrrhis marina* (штамма, выделенного из прибрежных вод Чёрного моря) при кормлении их монокультурами нанопланктонных микроводорослей разных таксономических групп (криптофитовых, примнезиофитовых, прازیнофитовых и диатомовых). Значимую вариабельность наблюдали в размерных характеристиках ($15 < ESD < 31$ мкм) *O. marina*, скорости потребления ими микроводорослей разных таксонов ($40 < I < 760$ клеток экз.⁻¹ сут⁻¹) и средней удельной скорости роста численности популяции ($0,6 < r < 1,1$ сут⁻¹).

Ключевые слова: *Oxyrrhis marina*, нанопланктонные микроводоросли, питание, удельная скорость роста популяций

Морские гетеротрофные динофлагелляты *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841) – ubiquitous вид, типичный представитель прибрежного микропланктона в разнообразных постоянных и временных водоемах от солоноватых до морских экосистем. Способы питания *O. marina* сочетают разнообразные стратегии: фаготрофию, сапротрофию, канниба-

лизм и ограниченную фототрофию (для ускорения роста) [Guo et al., 2013]. Популяции *O. marina* могут оказывать значительный прессинг на суточную продукцию фитопланктона в связи с уникальной особенностью этих динофлагеллят – облигатной гетеротрофией. Наряду с (недостаточно изученной) способностью поглощать растворённую органику, клетки *O. marina* имеют хорошо развитый цитостом, позволяющий поглощать весьма разнообразные объекты, относящиеся к различным таксонам и размерным категориям (от 2 до 20 мкм), от бактерий и микроводорослей до простейших, яиц и науплиев Metazoa. В оптимальных условиях *O. marina* способны быстро размножаться, но при исчерпании пищевых ресурсов их популяции могут существовать некоторое время за счёт каннибализма. Известны случаи «цветения», возникающие периодически в прибрежных акваториях Мирового океана, вызванные высокой численностью (более 10^5 кл мл⁻¹) клеток *O. marina* [Бегун и др., 2004]. Уникальной особенностью клеток *O. marina* является способность синтезировать высоконасыщенные жирные кислоты и стеролы при питании объектами (микроводорослями, дрожжами), в составе которых они отсутствуют [Chu et al., 2008], и передавать их по трофической цепи копеподам [Tang, Taal, 2005], которые являются ценными кормовыми объектами личинок рыб. Однако роль *O. marina* в морской трофической цепи и влияние различных пищевых объектов на характеристики их клеток и популяций до настоящего времени недостаточно исследована.

Целью наших экспериментов было изучение варибельности морфологических и популяционных характеристик искусственных популяций гетеротрофных динофлагеллят *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841) при питании нанопланктонными микроводорослями, относящимся к разным классам и различающимся по биохимическому составу.

Клетки гетеротрофных динофлагеллят *O. marina* были выделены в монокультуру в июне 2016 г. из содержащих почти бинарную систему *Oxyrrhis/Tetraselmis*, морских заплесковых луж в Херсонесском заповеднике. Выделенная моноклональная культура *O. marina* использовалась неоднократно для экспериментальных работ по исследованию морских трофических цепей в связи с разработкой методики использования данных динофлагеллят в качестве кормового объекта, повышающего плодовитость и продукцию морских планктонных копепод, являющихся высококачественным живым кормом для личинок рыб, а также по включению частиц микропластика в планктонную пищевую цепь.

Изменчивость размерных характеристик клеток и характера роста *O. marina* изучали в экспериментальных популяциях этих динофлагеллят при их питании микроводорослями в монокультурах *Isochrysis galbana* (Prymnesiophyceae), *Rhodomonas salina* (Cryptophyceae), *Tetraselmis suecica* (Prasinophyceae), *Phaeodactylum tricorutum* (Bacillariophyceae). Микроводоросли культивировали на среде Уолна, приготовленной на стерилизованной морской воде солёностью 18. Отвивки экспериментальной популяции *O. marina* были адаптированы к питанию определёнными видами микроводорослей на протяжении недели. В каждый экспериментальный сосуд (30 мл, 2 повторности каждого варианта) вносили приближённую по биомассе концентрацию микроводорослей определённого вида (около $4 \cdot 10^5$ кл мл⁻¹ *R. salina* и *T. suecica* и около $4 \cdot 10^6$ кл мл⁻¹ *I. galbana* и *P. tricorutum*) и одинаковую для всех вариантов концентрацию *O. marina* ($\sim 2 \cdot 10^3$ экз. мл⁻¹). В качестве контроля служили отвивки монокультуры *O. marina* без внесения микроводорослей (голодание); контролем роста водорослей – экспериментальные сосуды с одинаковыми концентрациями микроводорослей без добавления *O. marina*.

Эксперимент проводили на протяжении 4 суток (до полного выедания микроводорослей гетеротрофными динофлагеллятами) в условиях слабого перемешивания при температуре $20 \pm 1^\circ\text{C}$ и освещённости 2000 люкс (свет : темнота 12:12). Динамику изменения размерных характеристик (эквивалентный сферический диаметр, ESD) и изменение численности (кл. мл⁻¹) микроводорослей и *O. marina* определяли с помощью проточного цитометра Cytomics TM FC 500 (Beckman Coulter, США), оборудованного 488 нм однофазным аргоновым лазером, и программным обеспечением СХР.

Общую численность микроводорослей определяли в неокрашенных пробах с помощью гейтинга популяции клеток на 2-параметрических цитограммах прямого светорассеивания (FS) и автофлуоресценции в красной области спектра (FL4, 675 нм) на безразмерных логарифмических шкалах. Концентрацию микроводорослей рассчитывали по скорости протока пробы, времени счёта (100-360 с) и количеству клеток, зарегистрированных за определённый промежуток времени (в пробах микроводорослей – минимум 3000 кл. для каждой из повторностей). Скорости потребления микроводорослей ($1 \text{ экз.}^{-1} \text{ сут}^{-1}$) рассчитывали аналогично [Khanaychenko et al., 2018]. Удельную скорость роста ($r, ^{-1}$) популяции *O. marina* согласно [Chu et al., 2008].

Размерные характеристики микроводорослей разных видов варьировали в пределах *I. galbana* (ESD=4,1-4,3 мкм), *R. salina* (ESD=7,1-8,1 мкм), *T. suecica* (ESD=5,3-6,2 мкм), *P. tricornutum* (ESD=3,7-4,0 мкм). Максимальная скорость потребления клеток окзирисом микроводорослей варьировала от 40 кл экз.⁻¹ сут⁻¹ (*R. salina*) до 760 кл экз.⁻¹ сут⁻¹ (*I. galbana*). Размеры (ESD) клеток в популяциях *O. marina* значительно варьировали в зависимости от питания. При питании *P. tricornutum* средние значения ESD и объём клеток *O. marina* были минимальны (20 мкм и 4,4 мм³, соответственно), а максимальных значений (21,6 и 15,5 мм³, соответственно) они достигали при питании *I. galbana*. Максимальная численность, которой достигали экспериментальные популяции *O. marina* в накопительной культуре через 3-4 сут, также варьировала в зависимости от вида микроводорослей: от $1,5 \times 10^4$ кл/мл при питании *P. tricornutum* до $4,3 \cdot 10^4$ кл/мл при питании *I. galbana*.

Средняя удельная скорость роста популяции *O. marina* была наиболее высокой ($r=1,1 \text{ сут}^{-1}$), при питании *I. galbana*, значимо выше приводимых в литературе значений $r=0,8 \text{ сут}^{-1}$ при питании *Dunaliella tertiolecta* [Chu et al., 2008], а при питании остальными микроводорослями колебалась около $r=0,6 \text{ сут}^{-1}$. В отсутствие микроводорослей клетки *O. marina* переходили к каннибализму (потреблению клеток собственного вида), в результате чего на протяжении эксперимента (4 сут) происходили осциллирующие колебания численности клеток *O. marina* (в пределах 2000 кл/мл), последовательное снижение ESD и среднего объёма их клеток (с 25 до 20 мкм и с 8,8 до 4,3 мм³, соответственно).

Данные разных исследователей по избирательности клеток *O. marina* по отношению к определённым частицам из смеси противоречивы, хотя достоверно известно, что они предпочитают заглатывать клетки меньше своего размера,двигающиеся с более низкими скоростями. Все виды микроводорослей в нашем эксперименте соответствовали данным характеристикам, а объекты сходного с ними размерами (клетки собственного вида) *O. marina* поглощает только в случае истощения другого пищевого ресурса.

Известно, что клетки *O. marina* обладают способностью улавливать определённые растворённые химические молекулы, которые помогают им быстрее идентифицировать «жертву» и, соответственно, более интенсивно питаться предпочитаемыми по химическим характеристикам видами микроводорослей, например, *I. galbana* (ESD=4,1-4,3 мкм) по сравнению со сходными им по размерным характеристикам *P. tricornutum* (ESD=3,7-4,0 мкм), что предполагает избирательность питания.

Выявленные видоспецифичные особенности питания гетеротрофных динофлагеллят свидетельствуют о том, что в процессе «отбора» ими пищевых частиц играют роль не только их размерно-морфологические характеристики, но, по-видимому, также хеморецепторное «трассирование» объекта по его «метаболическому следу».

Высокая скорость роста при питании *I. galbana*, микроводоросли с высоким содержанием высоконасыщенной докозагексаеновой жирной кислоты, предполагает важность последней для размножения гетеротрофных динофлагеллят *O. marina*, и требует дальнейших исследований их метаболизма.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме: «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах».

сах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации 121030300149-0)

Библиографические ссылки

Бегун А. А., Орлова Т. Ю., Селина М. С. Случай «цветения» воды в Амурском заливе Японского моря, вызванный динофитовой водорослью *Oxyrrhis marina* Dujardin, 1841. Биология моря. 2004. 30(1): 68-71.

Chu F. L., Lund E. D., Podbesek J. A. Quantitative significance of n-3 essential fatty acid contribution by heterotrophic protists in marine pelagic food webs. Marine Ecology Progress Series. 2008 Feb 7. 354: 85-95.

Guo Z., Zhang H., Liu S., Lin S. Biology of the marine heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: current status and future directions. Microorganisms. 2013. 1(1): 33-57.

Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L., Besiktepe S., Gavrilova N. Grazing and feeding selectivity of *Oithona davisae* in the Black Sea: importance of cryptophytes. TJFAS, 2018. 18(8): 937-949.

Tang K. W., Taal M. Trophic modification of food quality by heterotrophic protists: species-specific effects on copepod egg production and egg hatching. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 2005 May 4. 318(1): 85-98.

УДК 574.583

Е. М. Целищева, Е. Ю. Крайнев
(Пермский филиал ФГБНУ «ВНИРО», Пермь, Россия)
tselishcheva@permniro.ru

ОСЕННИЙ ЗООПЛАНКТОН ПАВЛОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Приведены данные по осеннему зоопланктону Павловского водохранилища за 5 лет исследований. В водоеме отмечено 72 вида ракообразных и коловраток. Наибольшие качественные и количественные показатели за исследованный период отмечены в нижнем районе водохранилища.

Ключевые слова: Павловское водохранилище, зоопланктон

Павловское водохранилище образовано в 1961 г. в результате зарегулирования стока реки Уфы плотиной Павловского гидроузла в 200 км выше ее устья. Средняя ширина водохранилища составляет около 760 м, наибольшая – 1750 м. Глубина водохранилища изменяется от 4-7 м в верховьях до 25-35 м в приплотинной части, средняя глубина – 11,7 м.

Павловское водохранилище расположено в западной части Южного Урала на Уфимском плато в зоне умеренно-континентального климата.

Сток, поступающий в Павловское водохранилище, приносится р. Уфой и ее крупными и мелкими притоками. Береговая линия водохранилища извилиста. В устьях впадающих рек образовались заливы. Наиболее крупный из них Юрюзанский имеет длину 12 км, меньше по размерам Сухо-Селянский, Иртыш-Тамаский, Седашский и другие заливы.

Павловское водохранилище – водохранилище речного типа, поверхность которого имеет уклон в течение всего года. По величине уклонов его можно подразделить на нижний участок с малыми уклонами (от Павловской ГЭС до с. Караидель, падение водной поверхности до 2 см) и верхний участок, имеющий значительный уклон (от с. Караидель до д. Муллакаево) [Ресурсы поверхностных вод СССР, 1973].

Материал был собран в рамках регулярного мониторинга Павловского водохранилища, который проводит ПермНИРО. Пелагический зоопланктон собирали в сентябре-октябре 2015-2017, 2019 и 2021 гг. на глубине 5-15 м по стандартной схеме разрезов (створов) и точек отбора проб ПермНИРО, литоральные сообщества исследовали на глубине 1-3 м на тех же разрезах в те же сроки, что и пелагические.

Ракообразных и коловраток учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с ячейей 100 мкм. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории.

В пробах определяли численность и биомассу каждого обнаруженного вида, рассчитывали общие значения этих показателей для крупных таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda) и всего сообщества.

За исследованный период в Павловском водохранилище зарегистрировано 72 вида зоопланктона: коловратки – 30, ветвистоусые – 29 и веслоногие ракообразные – 13 видов. Большую часть из них (35-50%) составляли Cladocera, на долю Rotifera приходилось 35-45%, Copepoda – $\leq 20\%$. Видовая плотность (число видов в пробе) была высокой во все годы наблюдений. В пелагиали обнаруживали в среднем 14 ± 4 видов, в прибрежье отмечали – 13 ± 5 видов.

Зоопланктеры в основной своей массе являются широко распространенными эвритермными эврибионтными видами, но лишь немногая их часть встречается в водохранилище повсеместно. Около 60% видового разнообразия зоопланктона обеспечивают редко встречающиеся и единичные виды, как правило, придонные литоральные и фитофильные формы.

Наиболее часто встречаемые виды в зоопланктоне Павловского водохранилища: среди коловраток *Aplanchna priodonta* Gosse, *Keratella quadrata* (O. F. Müller), *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, ветвистоусые рачки *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, *Daphnia galeata* Sars, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller) и копеподы *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Thermocyclops crassus* (Fisher).

Помимо перечисленных видов, в зоопланктоне водохранилища постоянно встречаются зарослевые и пелагические формы коловраток и ракообразных: *Keratella cochlearis* (Gosse), *Polyarthra major* Burckhardt, *Daphnia cucullata* Sars, *Diaphanosoma brachyurum* (Lievins), *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg), а также велигеры дрейссены.

Средняя биомасса зоопланктона водохранилища за исследованный период составляла $307,98 \pm 10,08$ мг/м³, основу которой формировали в основном Copepoda (>50%) и Cladocera (>40%). В численность ($25,98 \pm 0,53$ тыс. экз./м³) зоопланктона наибольший вклад вносили Rotifera (43%) и Copepoda (33%).

В верхнем районе водохранилища отмечалось 58 видов зоопланктона, в среднем в пробе обнаруживали 11 ± 6 видов. Средняя биомасса здесь составила $107,16 \pm 12,74$ мг/м³ при численности $12,14 \pm 0,80$ тыс. экз./м³. Наиболее массовыми здесь были коловратки *Keratella quadrata* и виды семейства Synchaetidae. Биомассу зоопланктона образовывала преимущественно крупная *Daphnia galeata* (45%).

В нижнем районе видовое разнообразие было незначительно выше, здесь было отмечено 55 видов, в среднем в пробе – 15 ± 3 видов. Биомасса здесь в среднем составляла $487,28 \pm 22,69$ мг/м³, при численности $38,35 \pm 1,03$ тыс. экз./м³. Основной вклад в биомассу сообщества на этом участке вносили крупные копеподы *Eudiaptomus graciloides* и *Eurytemora velox* (Lilljeborg), а также кладоцера *Daphnia galeata*. Численность формировали в основном коловратки, главным образом семейства Brachionidae и Synchaetidae, и копеподы *E. graciloides*, *E. velox*, *Thermocyclops crassus*.

На основании комплексных исследований нами изучено осеннее зоопланктонное сообщество Павловского водохранилища. На данный момент в водохранилище зарегистрировано 72 вида: коловратки – 30, ветвистоусые – 29 и веслоногие ракообразные – 13 видов. В пространственном отношении качественно более богат нижний район водохранилища.

Средняя биомасса зоопланктона водохранилища за последние годы составляла $307,98 \pm 10,08$ мг/м³, при численности $25,98 \pm 0,53$ тыс. экз./м³.

Библиографические ссылки

Ресурсы поверхностных вод СССР. Средний Урал и Приуралье. Л., 1973. Т. 11. 848 с.

Т. Я. Чурилова, Т. В. Ефимова, Т. В. Мусеева, Е. Ю. Скороход
(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
tanya.churilova@ibss-ras.ru

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ЧЕРНОМ МОРЕ: ХРОМАТИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Особенности вертикального распределения относительного содержания фикоэритрин содержащих видов (пикопланктонных цианобактерий) в Черном море на основе результатов измерений спектральных светопоглощающих свойств фитопланктона.

Ключевые слова: спектральные показатели поглощения света, фитопланктон, цианобактерии, фикоэритрин, хроматическая адаптация, Черное море

Обобщены результаты многолетние исследования закономерностей вертикального распределения пигментов фитопланктона, его функциональных (спектральных показателей поглощения света пигментами) и структурных показателей в Черном море [Churilova et al., 2017, 2018]. В Черном море сезонная стратификация вод приводит к тому, что фитопланктон в слое глубинного максимума хлорофилла *a* существует в условиях, отличающихся от верхнего квазиоднородного слоя: низкая температура, высокая обеспеченность биогенными элементами и слабое (лимитирующее рост и фотосинтез) освещение сине-зеленым светом. Установлена вертикальная неоднородность зоны фотосинтеза в период сезонной стратификации вод по светопоглощающим характеристикам фитопланктона (форма спектров и величины показателей поглощения света). В слое глубинного максимума хлорофилла *a* отмечены низкие значения величин удельных показателей поглощения света фитопланктоном, а также появление на спектре «плеча» на длине волны ~490 нм и локального максимума на ~550 нм, которые связаны с изменениями в составе и концентрации пигментов в клетках, и в частности, фикоуробилина и фикоэритрина, которые являются пигментами маркерами присутствия в сообществе пикоцианобактерий *Synechococcus* spp. [Moore et al., 1995; Palenik, 2001; Six et al., 2007]. Вертикальная неоднородность по структуре сообщества и функциональным характеристикам обусловлена физиологической акклиматизацией на клеточном уровне, связанная с пигментным составом, и адаптивными изменениями в видовой и размерной структуре сообществ фитопланктона к условиям в среде обитания. Показано, что низкий уровень освещенности и его спектральное качество (в диапазоне ~490-590 нм) в нижней части зоны фотосинтеза наиболее благоприятны для роста фикоэритрин содержащих видов (пикоцианобактерий *Synechococcus* spp.). Это определяет спектральный состав света как ключевой фактор, инициирующий изменение в видовой структуре фитопланктона, связанное с увеличением относительной численности пикоцианобактерий *Synechococcus* spp. и их доминированием в сообществе вблизи нижней границы зоны фотосинтеза. Обязательным условием доминирования *Synechococcus* в фитопланктоне является наличие сезонной стратификацией воды в пределах освещенного слоя моря, когда термоклин «запирает» фитопланктон вблизи нижней границы зоны фотосинтеза. Следует отметить, что, изменения видовой/размерной структуры фитопланктонного сообщества и его способности поглощать свет в нижней части зоны фотосинтеза (в слое под термоклином) наблюдались в течение приблизительно 20-летнего периода в различных районах Черного моря, включая прибрежные воды, в период сезонной стратификации, когда термоклин находился в пределах освещенного слоя [Берсенева, Чурилова, 2001]. Следовательно, эти изменения структурных и функциональных характеристик глубинного фитопланктонного сообщества являются закономерностями общего характера для Черного моря.

Библиографические ссылки

Berseneva G., Churilova T. Chlorophyll concentration and phytoplankton optical characteristics in shelf waters of the Black Sea near the Crimea. *Marine Hydrophysical Journal*. 2001. 2: 44-57 (in Russian).

Churilova T., Suslin V., Krivenko O., Efimova T., Moiseeva N., Mukhanov V., Smirnova L. Light Absorption by Phytoplankton in the Upper Mixed Layer of the Black Sea: Seasonality and Parametrization. *Frontiers in Marine Science*. 2017. 4(90). DOI:10.3389/fmars.2017.00090.

Churilova T., Suslin V., Sosik H. M., Efimova T., Moiseeva N., Moncheva S., Mukhanov V., Rylkova O., Krivenko O. Phytoplankton light absorption in the deep chlorophyll maximum layer of the Black Sea, *European Journal of Remote Sensing* To link to this article. 2018. DOI.org/10.1080/22797254.2018.1533389.

Moore L. R., Georick R., Chisholm S. W. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: Influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*. 1995. 116: 259-275. DOI:10.3354/meps116259.

Palenik B. Chromatic Adaptation in Marine *Synechococcus* Strains. *Applied and Environmental Microbiology*. 2001. 67(2): 991-994.

Six C., Thomas J.-C., Garczarek L., Ostrowski M., Dufresne A., Blot N., Partensky F. Diversity and evolution of phycobilisomes in marine *Synechococcus* spp.: A comparative genomics study. *Genome Biology*. 2007. 8: R259. DOI:10.1186/gb-2007-8-12-r259.

УДК 574.5

Н. В. Шадрин, В. А. Яковенко, Е. В. Ануфриева

(Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
snickolai@yandex.ru

ВСЕЯДНЫЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫЕ КАК ИНТЕГРАТОРЫ ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОСНЫХ ТРОФИЧЕСКИХ СЕТЕЙ В МЕЛКИХ ГИПЕРСОЛЕННЫХ ОЗЕРАХ КРЫМА

В мелководных гиперсоленых озерах всеядные беспозвоночные (амфиподы и остракоды) играют роль ключевых хищников, регулирующих численность планктонных и бентосных беспозвоночных.

Ключевые слова: трофические отношения, Amphipoda, Ostracoda, Cladocera, Chironomidae

Гиперсоленые водоемы характеризуются низким видовым разнообразием животных и укороченными трофическими цепями [Голубков и др., 2018; Шадрин, Ануфриева, 2018; Williams, 1998]. Как правило, позвоночные хищники и рыбы в них отсутствуют полностью. В таких экосистемах облигатные беспозвоночные хищники также редко бывают обычными, ключевую роль начинает играть хищничество всеядных беспозвоночных животных. Рассмотрим это на примере двух небольших гиперсоленых озер Крыма.

Мойнаки (площадь 1,76 км², средняя глубина 1 м) в Западном Крыму (45°11'06"с.ш., 33°19'29"в.д.) – одно из 50 гиперсоленых озер Крыма, описано в ряде статей [Бондаренко, Яковенко, 2000; Шадрин и др., 2020; Shadrin et al., 2019]. До строительства Северо-Крымского канала (до 70-х годов прошлого века) соленость в нем изменялась от 160 до 200 г/л, а позднее стала уменьшаться: в 1986 г. она составляла 80 г/л; в 1996 г. – 60-70 г/л; в 1997 г. – от 55 до 60 г/л; в 2007-2021 гг. соленость колебалась от 45 до 65 г/л.

До начала снижения солености в озере массовыми были жаброногие рачки *Artemia* sp. (Anostraca) и личинки хирономид *Baeotendipes noctivagus* (Kieffer, 1911). При падении солености до 80-90 г/л в озере появились новые виды [Шадрин и др., 2020]. Вселившиеся в озеро

амфипода *Gammarus aequicauda* (Martynov, 1931) и остракода *Eucypris mareotica* (Fischer, 1855) стали интенсивно поедать различные стадии развития артемий, в результате их численность стала уменьшаться до полного исчезновения в озере [Shadrin et al., 2019]. В настоящее время в водоеме массово встречаются три вида ветвистоусых ракообразных – *Moina salina* Daday, 1888, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1776) и *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857 и личинки хирономид *B. noctivagus*, все они интенсивно поедаются гаммарусами [Shadrin et al., 2019, 2020, 2021]. Концентрация кладоцер сильно негативно связана с численностью гаммарусов, как правило, в конце лета кладоцеры сохраняются там, где мало гаммарусов. Суточные ритмы кладоцер и гаммарусов находятся в противофазе. Гаммарусы могут негативно влиять на численность личинок хирономид только в местах своего скопления (заросли морской травы *Ruppia maritima* Linnaeus, 1753), но в меньшей степени, чем на кладоцер [Shadrin et al., 2019, 2020, 2021]. В настоящее время бенто-пелагический вид *G. aequicauda*, потребляя как планктонных, так и бентосных животных, является основным регулятором их численности. Сами гаммарусы поедаются только птицами, которые используют озеро Мойнаки, как кормовую площадку. Ключевую роль хищника в планктонных трофических сетях озер могут играть и другие виды гаммарусов [Wilhelm, Schindler, 1999].

Другое модельное озеро Херсонесское (44°35'10"с.ш., 33°23'32"в.д.) расположено на м. Херсонес, крайней юго-западной оконечности г. Севастополя [Ануфриева, Шадрин, 2012]. Это озеро, как и Мойнаки, – закрытая морская лагуна, отделенная от моря валунно-галечной косой (площадь 0,05 км², средняя глубина 0,7 м). Максимальная минерализация в основной части озера за период наблюдений с 2005 по 2018 г. достигала 120 г/л, а в южной части – до 340 г/л (август 2009 г.), минимальная – 35,05 г/л (февраль 2006 г.). В озере существуют многочисленные популяции ряда видов беспозвоночных, включая *Artemia* sp. [Ануфриева, Шадрин, 2012]. *G. aequicauda* в озере отсутствует, а *E. mareotica* достигает высокой численности [Ануфриева et al., 2018a, b]. Этот вид остракод, наряду с планктонными и бентосными микроводорослями, интенсивно потребляет мелких беспозвоночных (Harpacticoida, Cladocera, Nematoda и др.), включая науплиусы *Artemia* [Ануфриева et al., 2018b]. Из-за этого популяция артемий имеет очень низкую численность, и, как правило, взрослая часть их популяции отсутствует, так как науплиусы практически полностью выедаются остракодами [Shadrin et al., 2019]. На динамику популяций мелких Harpacticoida остракоды не могут влиять также радикально, так как те быстрее развиваются и очень многочисленны. Сравним влияние хищничества *G. aequicauda* и *E. mareotica* на популяции артемий. *G. aequicauda*, поедая все стадии артемий, быстро привел популяцию артемий в оз. Мойнаки к исчезновению, а *E. mareotica*, поедая только науплиусов артемий, может достаточно долго сосуществовать с ними в оз. Херсонесском. Оба эти вида всеядных бенто-пелагических беспозвоночных играют роль ключевых хищников в экосистемах и связывают в одно целое планктонные и бентосные трофические сети. Такое пересечение всех трофических сетей в интегральное целое является характерной чертой мелководных озер и лагун.

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда (проект №18-16-00001)

Библиографические ссылки

Ануфриева Е. В., Шадрин Н. В. Разнообразие ракообразных в гиперсоленом озере Херсонесское (Крым). Экосистемы. 2012. 7(26): 55-61.

Бондаренко Л. В., Яковенко В. А. Трансформация видовой структуры ракообразных озера Мойнаки в связи с его опреснением. Вестник Днепропетровского университета. Биология, экология. 2000. 8(2): 100-105.

Голубков С. М., Шадрин Н. В., Голубков М. С., Балущкина Е. В., Литвинчук Л. Ф. Пищевые цепи и их динамика в экосистемах мелководных озер с различной соленостью воды. Экология. 2018. 5: 391-398.

Шадрин Н. В., Ануфриева Е. В. Экосистемы гиперсоленых водоемов: структура и трофические связи. Журнал общей биологии. 2018. 79(6): 418-427.

Шадрин Н. В., Яковенко В. А., Ануфриева Е. В. Появление новых видов Cladocera (Anomopoda, Chydoridae, Bosminidae) в гиперсоленом озере Мойнаки (Крым). Зоологический журнал. 2020. 99(10): 1196-1200.

Anufrieva E. V., Vdodovich I. V., Shadrin N. V. First data on predation of *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) in hypersaline waters. Food Webs. 2018. 16: e00090.

Anufrieva E. V., Balycheva D. S., Vdodovich I. V., Shadrin N. V. Microalgae in the diet of *Eucypris mareotica* (Crustacea, Ostracoda) in the hypersaline lake Chersonesskoye (Crimea). Ecologica Montenegrina. 2018. 17: 100-104.

Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. Suppression of *Artemia* spp. (Crustacea, Anostraca) populations by predators in the Crimean hypersaline lakes: A review of the evidence. International Review of Hydrobiology. 2019. 104(1-2): 5-13.

Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. *Gammarus aequicauda* and *Moina salina* in the Crimean saline waters: New experimental and field data on their trophic relation. Aquaculture Research. 2020. 51(8): 3091-3099.

Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. Can *Gammarus aequicauda* (Amphipoda) suppress a population of *Baetendipes noctivagus* (Chironomidae) in a hypersaline lake? A case of Lake Moynaki (Crimea). Aquaculture Research. 2021. 52(4): 1705-1714.

Wilhelm F. M., Schindler D. W. Effects of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda) on plankton community structure in an alpine lake. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1999. 56: 1401-1408.

Williams W. D. Salinity as a determinant of the structure of biological communities in salt lakes. Hydrobiologia. 1998. 381: 191-201.

УДК 574.52, 574.583

А. Н. Шаров

(Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Ярославская обл., Россия)

sharov@ibiw.ru

ПОДЛЕДНЫЙ ФИТОПЛАНКТОН И ЕГО ВЕСЕННЕЕ РАЗВИТИЕ В СЕВЕРНЫХ ОЗЕРАХ

В работе рассмотрена структура фитопланктона в подледный период в северных олиготрофных озерах и оценен его уровень развития при сходе льда. Массовое развитие фитопланктона подо льдом вносит важный вклад в продуктивность озер.

Ключевые слова: криофлора, доминанты, биомасса, массовое развитие

Потепление климата в северных регионах привело к уменьшению периода зимнего ледостава на озерах и увеличению продолжительности «биологического лета» [Филатов и др., 2012; Sharov et al., 2014]. Увеличился приток питательных веществ в составе гумусовых соединений из водосбора [Senar et al., 2021]. Изменение климата и гумификация могут способствовать структурной перестройке сообществ фитопланктона и преобладанию специфических групп, в том числе, видов с миксотрофным типом питания и цианобактерий [Sharov, Denisov, 2021].

Сезонная сукцессия фитопланктона северных озер достаточно подробно изучена [Forsström et al., 2005; Никулина, 2016; Sharov, Denisov, 2021]. Как правило, для нее характерны два пика его развития – в начале температурной стратификации и во время осеннего перемешивания. При этом считается, что зимой, в условиях низких температур и дефицита света, продуктивность фитопланктона близка к нулю [Ötler, 2017]. Это устоявшееся мнение

стало причиной того, что среди огромного числа работ, лишь немногие включали зимние наблюдения [Forsström et al., 2005; Österler, 2017; Suarez et al., 2019]. Одной из особенностей функционирования фитопланктона северных озер, является быстрое нарастание биомассы в период таяния льда [Suarez et al., 2019]. Поэтому изучение показателей фитопланктона подо льдом и при сходе льда приобретает особую актуальность.

Целью работы было определение структуры и уровня развития фитопланктона подо льдом и в период весенней вспышки при вскрытии северных олиготрофных озер. Исследования проводились в 2019-2021 гг. на озерах Кривое и Круглое (Северная Карелия); в 2016-2017 гг. на оз. Онежском (Карелия); в 2010-2011 гг. на озерах Антарктиды (станция Молодежная) и в 1994-1996 гг. на оз. Имандра и горном оз. Чуна (Мурманская обл.).

Освещенность в зимний период была низкой в изученных озерах, что связано с наличием снега на льду. При отсутствии снега свет проникает до глубины более 30 м, и стимулирует развитие фитопланктона оз. Байкал [Popovskaya et al., 2015] и водорослевых матов на дне озер Антарктиды [Sharov et al., 2015]. Пресноводный лед монолитен, а развитая система пор и каналов возникает только весной [Salonen et al., 2009], поэтому во льду присутствуют только вмерзшие в него водоросли, которые возвращаются к активной жизни лишь после таяния льда.

Зимний фитопланктон относительно беден, доминировали цианобактерии, диатомовые и криптофитовые водоросли. Развитие цианобактерий в темное время (зимой) связано с их способностью адаптироваться к низкой освещенности. Это происходит благодаря наличию особых пигментов – фикобилипротеинам [Oliver et al., 2000]. Криптофитовые и динофитовые водоросли в подледном фитопланктоне получают преимущество перед автотрофами при низкой освещенности в силу способности к миксотрофии. Биомассы в разных озерах зимой варьировали от 0,003 до 0,07 мг/л.

В водоемах Севера весенний период начинается в середине апреля и продолжается до установления термической стратификации в конце июня. Весенний пик биомассы фитопланктона наблюдается подо льдом, когда доминируют холоднолюбивые перидинии (*Peridinium* spp.), субдоминантами выступают *Aulacoseira islandica*, цианобактерии *Phormidium* sp. и мелкие жгутиковые водоросли (криptomonеды *Rhodomonas lacustris*, *Komma caudata*, *Cryptomonas* spp.).

В Онежском озере весной доминирует *A. islandica*, достигая 6 мг/л и составляя около 80% общей биомассы фитопланктона. В небольших озерах весенний пик биомассы наблюдается подо льдом, составляет 0,6-1,8 мг/л и, как правило, выше, чем в другие сезоны. После освобождения водоема ото льда наблюдается снижение общей биомассы фитопланктона, хотя доминируют те же водоросли, что и подо льдом.

Наши результаты свидетельствуют, что динамика фитопланктона характеризуется ранневесенним пиком, который может по уровню превышать летний пик и вносить вклад в формирование общей продуктивности северных озер. Массовое развитие фитопланктона подо льдом вносит важный вклад в продуктивность северных озер.

Библиографические ссылки

Никулина В. Н. Многолетние изменения фитопланктона в водоеме, не подверженном антропогенному воздействию (озеро Кривое, Северная Карелия) // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320, №3. С. 336-347.

Филатов Н. Н., Георгиев А. П., Ефремова Т. В., Назарова Л. Е., Пальшин Н. И., Руховец Л. А., Толстикова А. В., Шаров А. Н. Реакция озер Восточной Фенноскандии и Восточной Антарктиды на изменение климата // Доклады Академии наук. 2012. Т. 444, №5. С. 554-557.

Forsström L., Sorvari S., Korhola A. et al. Seasonality of phytoplankton in subarctic Lake Saanaajärvi in NW Finnish Lapland // Polar Biol. 2005. 28: 846-861.

Öterler B. Winter Phytoplankton Composition Occurring in a Temporarily Ice-Covered Lake: a Case Study // P. J. Environ. Stud. 2017. 26 (6): 2677-2688.

Oliver R., Ganf G. Freshwater Blooms. In: B. Whitton and M. Potts Eds. The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space, Kluwer Academic Publishers, The Netherlands, 2000. P. 149-194.

Popovskaya G. I., Usol'tseva M. V., Domysheva V. M., Sakirko M. V., Blinov V. V., Khodzher T. V. The spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal during 2007=2011 // Geography and Natural Resources. 2015. T. 36, №3. P. 253-262.

Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M., Gulati R. D. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes // Aquat. Ecol. 2009. 43: 609-616. DOI.org/10.1007/s10452-009-9278-z.

Senar O. E., Creed I. F., Trick C. G. Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes // Aquat Sci. 2021. 83: 21.

Sharov A., Denisov D. Algae of Lakes in the European North of Russia. In book «Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia)», edited by O. S. Pokrovsky, Y. V. Bepalaya, L. S. Shirokova, T. Ya. Vorobyeva. Nova Science Publishers. New York, 2021. P. 153-190.

Sharov A. N., Berezina N. A., Nazarova L. E., Poliakova T. N., Chekryzheva T. A. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // Oceanologia. 2014. T. 56, №2. P. 291-306.

Sharov A. N., Berezina N. A., Tolstikov A. V. Life under ice in the perennial ice-covered Lake Glubokoe in summer (East Antarctica) // Lakes and Reservoirs: Research and Management. 2015. Vol. 20. P. 120-127.

Suarez E. L., Tiffay M-C, Kalinkina N., Chekryzheva T., Sharov A., Tekanova E., Syarki M., Zdrovennov R. E., Makarova E., Mantzouki E., Venail P., Ibelings B. W. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in the large Lake Onego (Russia) // Inland Waters. 2019. Vol. 9, №2. P. 193-204.

УДК 592; 574.583; 574.52

Г. В. Шурганова, В. С. Жихарев, Д. Е. Гаврилко
(Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
galina.nngu@mail.ru

ДИНАМИКА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В работе представлены результаты исследований видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища за 40-летний период его существования.

Ключевые слова: водохранилище, сообщества зоопланктона, пространственное размещение, видовая структура

Зарегулирование стока рек и создание новых водохранилищ неизбежно приводит к изменению гидрологического режима и, в первую очередь, уровня водообмена и скорости течения воды. Изменения этих важнейших абиотических факторов вызывают структурные и функциональные перестройки гидробиоценозов и представляют собой экзогенную сукцессию [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Охупкин, 1997; Шурганова, 2007 и др.].

Необходимость знания интенсивности и направленности этих процессов очевидна и актуальна, так как лежит в основе принятия грамотных, экологически корректных управленческих решений. Кроме того, в условиях существующего разностороннего антропогенного

воздействия на водохранилища задача обоснованного экологического прогноза последствий этого воздействия также является актуальной.

Характерной особенностью водохранилищ является высокая динамичность развития, позволяющая на протяжении жизни одного поколения исследователей проследить этапы формирования гидробиоценозов водохранилищ, а также выявить особенности их количественных и качественных перестроек в пространстве и во времени [Зимбалева, 1985]. На основании накопленного за десятилетия фактического материала по динамике изменений гидробиоценозов водохранилищ России определены отдельные этапы их развития. При активном многоплановом воздействии на водохранилища и использовании их в различных целях гидробиоценозы водохранилищ не стабилизируются [Кузнецов, 2006]. При этом для составления картины их динамики необходимо оперировать надежными данными многолетних мониторинговых исследований. Для Чебоксарского водохранилища такая возможность существует, и, с применением современных методов статистической обработки, нами получена наглядная картина динамики сообществ зоопланктона за 40-летний период его существования.

Основываясь на развиваемых нами представлениях о видовой структуре сообществ зоопланктона как многомерной динамической системе, на акватории Чебоксарского водохранилища выявлены пространственно непрерывные области, характеризующиеся сходством видовой структуры, которые мы считаем областями пространственного расположения отдельных планктонных сообществ. Исходными данными для многомерного анализа были списки видов зоопланктона с указанием численности отдельных видов.

Исследования проводились с первого года существования Чебоксарского водохранилища. На начальном этапе существования водохранилища происходили существенные перестройки пространственного размещения зоопланктоценозов, а также возникновение новых планктонных сообществ. Анализ этих процессов позволил установить, что из исходных двух речных лево- и правобережного зоопланктоценозов на акватории последнего уже на второй год существования водохранилища (1982) возник новый зоопланктоценоз. К 1985 г. этот зоопланктоценоз разделился на переходный и озёрный. При этом первоначально небольшая акватория озёрного зоопланктоценоза, примыкающая к Чебоксарской ГЭС, с течением времени увеличивалась за счёт сокращения акватории переходного. Это сопровождалось ростом различий видовой структуры переходного и озёрного планктоценозов. В то же время, исходные различия лево- и правобережного речных зоопланктоценозов становились менее существенными, а акватории, занятые ими, сокращались. Перестройки видовой структуры зоопланктоценозов за более чем двадцатилетний период существования Чебоксарского водохранилища были направлены в сторону усиления лимнофильных черт. В результате, через двадцать лет существования водохранилища отчетливо выделялись четыре основных зоопланктоценоза с характерными для них особенностями видовой структуры: лево- и правобережные речные, занимающие соответственно лево- и правобережные участки водохранилища от устья р. Оки до г. Лысково, переходный и озерный, размещенные на акватории водохранилища от г. Лысково до г. Васильурска и от Васильурска до Чебоксарской ГЭС.

На основании мер сходства видовой структуры зоопланктона по станциям отбора проб в 2011 г. на акватории Чебоксарского водохранилища, как и в предыдущие годы, было выделено четыре основных зоопланктоценоза. Достаточно четко выделялись левобережный и правобережный речные зоопланктоценозы и менее четко – переходный и озёрный. Левобережный речной зоопланктоценоз, как и в предыдущие годы, представлял собой трансформированный и обедненный количественно зоопланктоценоз Горьковского водохранилища с численным преобладанием ракообразных. Правобережный речной зоопланктоценоз, находящийся под формирующим влиянием р. Оки, характеризовался значительным развитием ветвистого рачка *Moina brachiata* (Jurine, 1820) s.l., коловратки *Aplanchna priodonta* Gosse, 1850. Роль реофильных коловраток рода *Brachionus* Pallas, 1766 снизилась по сравнению с предыдущими годами. Таким образом, на период 2011 г. на акватории водохранилища выде-

лены дискретные по видовой структуре сообщества зоопланктона. Характерно значительное усиление лимнофильных черт во всех сообществах зоопланктона, что, по-видимому, представляет собой следующий этап направленного изменения видовой структуры зоопланктоценозов.

Водные массы Чебоксарского водохранилища формируются из двух потоков: левобережного, поступающего из Горьковского водохранилища, и правобережного, привносимого р. Окой. Границы окского и волжского потоков на акватории средней речной части Чебоксарского водохранилища с самого начала создания водохранилища претерпевали значительные изменения. В первом десятилетии XXI века было показано, что окский поток занимал правобережье средней речной части Чебоксарского водохранилища до створа ниже г. Кстово. Исследования 2018 г. показали, что границы окского потока, а, следовательно, и зона гомогенизации водных масс существенно сдвинулась вниз по течению до пос. Кременки.

Однако, в 2020 г. граница окского потока существенно сместилась вверх по течению в направлении г. Нижний Новгород. В этот период волжский ценоз занимал акваторию левобережья водохранилища, а ниже г. Кстово – и правобережья, вплоть до створа в районе населенного пункта Фокино. Озерный ценоз Чебоксарского водохранилища начинался с большого переката в районе впадения р. Сура. В 2021 г. наблюдалась аналогичная картина, при этом тенденция сокращения протяженности окского ценоза сохранилась.

Комплекс доминирующих видов зоопланктона в окском потоке на протяжении многих лет оставался неизменным, преобладали коловратки рода *Brachionus* Pallas, 1766 и, в особенности, такие виды как, *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 и *Brachionus angularis* Gosse, 1851. Видовая структура волжского ценоза значительно изменялась в межгодовом аспекте. В 2020 г. комплекс доминирующих видов этого сообщества был сформирован благодаря крупному лимническому рачку-фильтратору *Daphnia galeata* G. O. Sars, 1864, доля которого в общей численности зоопланктона составляла 41,6%. В число видов-доминантов также входили коловратки *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 (25,8%) и *Keratella quadrata* (Müller, 1786) (20,8%). В 2021 г. комплекс доминирующих видов претерпел существенные изменения, в их число вошли коловратки *B. calyciflorus* (21,9%), *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892 (21,5%), *E. dilatata* (14,5%), а также науплиальные стадии веслоногих ракообразных (13,2%). Комплекс доминирующих видов зоопланктона в озерном ценозе на протяжении многих лет оставался неизменным, преобладали виды рода *Daphnia* Müller, 1785, а также науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных. Однако ключевые позиции в данном сообществе в разные годы исследований занимали разные виды рода *Daphnia* Müller, 1785. В частности, в 2020 г. ведущую роль играл рачок *D. galeata*, доля которого в общей численности зоопланктона составляла 25,6%, а в 2021 г. эту позицию занял более мелкий вид этого рода – *Daphnia cucullata* G. O. Sars, 1862 (31,9%). По всей видимости, это было связано с пищевыми предпочтениями этих двух видов и изменениями в их кормовой базе. Кроме того, в число видов-доминантов в 2020 г. входили науплиальные (23,3%) и копеподитные (19,4%) стадии веслоногих ракообразных, а также *D. cucullata* (12,6%). В 2021 г. роль науплиальных и копеподитных стадий существенно снизилась (11,9% и 15,7% соответственно), а доля *D. galeata* от общей численности зоопланктона составила 13,2%.

В результате многолетних мониторинговых исследований видовой структуры Чебоксарского водохранилища выявлена её межгодовая динамика с момента создания водохранилища вплоть до настоящего времени. Перестройки видовой структуры зоопланктонных сообществ, хорошо отражающие воздействие различного рода факторов, как природных, так и антропогенных, и сопровождающиеся изменением занимаемых зоопланктоценозами акваторий, свидетельствуют о продолжающихся активных динамических процессах в экосистеме водохранилища. Масштабы окского потока, а, следовательно, и окского ценоза в пределах водохранилища, по всей видимости, определяются текущими гидрологическими условиями в нижнем течении р. Оки. На протяжении последних десяти лет на акватории Чебоксарского

водохранилища не наблюдалось формирования переходного ценоза, а озерный ценоз стабильно занимал акваторию вплоть до крупного переката и первых крупных разливов выше впадения р. Суры. Полученные результаты могут способствовать дальнейшему развитию современных представлений о структуре и функционировании водных экосистем.

Работа выполнена при финансовой поддержке РГО в рамках грантовых экспедиций «Плавучий университет Волжского бассейна» (проекты №06/2018-Р, №02/2019-Р, №07/2020-р и №17/2021-Р), а также при поддержке Программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации

Библиографические ссылки

Зимбалева Л. Н. Сукцессии, мониторинг и прогнозы водных экосистем // Гидробиологический журнал. 1985. Вып. 21, №3. С. 3-9.

Кузнецов В. А. Основные тенденции изменений в рыбном сообществе Куйбышевского водохранилища в фазе дестабилизации его экосистемы // Тезисы докладов IX-го съезда гидробиологического общества РАН. Тольятти, 2006. Т. 1. С. 248.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука, 1966. С. 98-102.

Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 48 с.

Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород, 2007. 48 с.

УДК 574.5

Т. А. Щука, Ю. Ю. Полунина
(Институт океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва, Россия)
jul_polunina@mail.ru; t_pike@mail.ru

ГРЕБНЕВИК-ВСЕЛЕНЕЦ *MNEMIOPSIS LEIDYI* A. AGASSIZ 1865 В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Приведены новые данные о встречаемости, горизонтальном и вертикальном распределении популяции гребневика-вселенца *Mnemiopsis leidy* в Юго-Восточной Балтике в период 2010-2021 гг.

Взрослые особи *M. leidy* не обнаружены, популяция представлена только яйцами, которые встречались в открытой части Юго-Восточной Балтики на глубинах 30-115 м, ниже верхнего квазиоднородного слоя.

К л ю ч е в ы е с л о в а: гребневик-вселенец *Mnemiopsis leidy*, Балтийское море, распределение, яйца

Хищный гребневик *Mnemiopsis leidy* A. Agassiz, 1865 – типичный обитатель американских атлантических прибрежных и эстуарных вод. Донором популяций *M. leidy* для Северного и Балтийского морей были североамериканские прибрежные воды (залив Наррагансетт) [Shiganova et al., 2019b]. В 2005 г. *M. leidy* был интродуцирован в Северное море с балластными водами судов. Датские фьорды и Кильский залив, где *M. leidy* наиболее интенсивно размножается, стали источником *M. leidy* для Центральной и Юго-Западной Балтики, куда он распространился с северными прибрежными течениями [Shiganova et al., 2019b; Shiganova, 2020]. Впервые *M. leidy* был отмечен в водах Юго-Западной Балтики в 2006 г.

[Javidpour et al., 2006]. В Юго-Восточной Балтике (ЮВБ) яйца гребневика *M. leidy* были впервые обнаружены в 2010 г. [Цыбань и др., 2013; Щука, Щука, 2016].

К настоящему времени накоплен и обобщен обширный материал по экологии *M. leidy* в реципиентных морях Евразии [Shiganova et al., 2019a, 2019b; Shiganova, 2020]. *M. leidy* – полиморфный вид с высокой физиологической изменчивостью. Гребневик адаптируется к быстрой колонизации благодаря высокому метаболизму и скорости размножения, которая зависит от температуры, солености и концентрации пищи. *M. leidy* выживает в широком диапазоне солености – 3,4-75 psu и температуры – 1,3-32°C. В северных морях диапазон благоприятной для воспроизводства *M. leidy* температуры колеблется от 10 до 24°C, порог солености для размножения *M. leidy* и роста популяции начинается от 6 psu [Shiganova et al., 2019b]. *M. leidy* – это универсальный хищник, который может долго обходиться без пищи в неблагоприятных условиях за счет снижения скорости метаболизма и уменьшения в размерах [Shiganova, 2020]. Факторы, способствующие акклиматизации гребневика, включают потепление климата и увеличение нарушений морской среды.

Цель нашей работы – проанализировать встречаемость, распределение, структуру и межгодовую динамику чужеродного вида *M. leidy* в акватории ЮВБ.

Материалом для работы послужили пробы мезозoopланктона, собранные в экспедициях ИОРАН в российской экономической зоне ЮВБ в 2010-2021 гг. в летне-осенний период на прибрежных станциях (10-30 м) и в открытой части моря (30-115 м). Пробы отбирали по горизонтам батометром с объемом 30 л или сетью WP-2, выбрав горизонты отбора после результатов зондирования толщи воды зондом Ocean Seven 316 Plus (Idronaut) с учетом расположения сезонного термоклина и перманентного галоклина.

За весь период исследований в акватории ЮВБ не было обнаружено взрослых особей гребневика, популяция была представлена только яйцами разной стадии зрелости этого вида. Эмбрионы находились на разных стадиях развития и по размеру (без оболочки) варьировали от 225 до 350 мкм (рисунок 1).

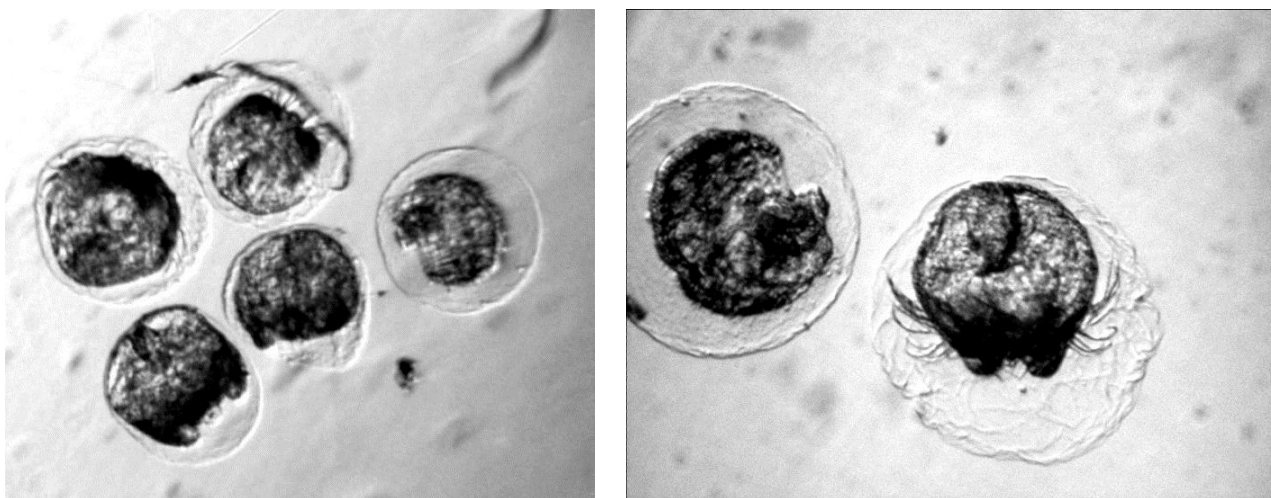


Рисунок 1 – Яйца гребневика *Mnemiopsis leidy* в юго-восточной части Балтийского моря

Ранние стадии *M. leidy* не обнаруживали в прибрежной зоне примерно до изобаты 30 м, а находили исключительно в глубоководных районах ЮВБ. Яйца почти всегда встречались в слоях воды ниже верхнего квазиоднородного слоя, в холодном промежуточном слое, галоклине и слое ниже галоклина. По данным батиметрических проб яйца гребневика были найдены на четырех станциях с глубинами 50-110 м на горизонтах 30,

50, 70 и 110 м. В ядре холодного промежуточного слоя на горизонте 70 м яйца обнаруживались в 73% проб, на глубине 50 м – в 32% проб. По данным сетных сборов в октябре 2021 г. яйца гребневика были найдены на станциях с глубинами 65-105 м, где они были отмечены почти на 70% станций, но не на всей акватории, а преимущественно в северной и центральной ее части.

По данным батиметрических проб численность яиц гребневика в июле 2010-2015 и 2017-2021 гг. на отдельных горизонтах варьировала от 33 до 733 экз./м³, с максимумом за все время исследований на станции с глубиной 110 м, расположенной на склоне Гданьской впадины в 2011 г. на горизонте 70 м. В водном столбе численность яиц *M. leidy* изменялась от 6 до 320 экз./м³. Биомасса яиц *M. leidy* в водном столбе составляла от 24 до 4785 мкг/м³ с максимумом в 2013 г. на склоне Гданьской впадины.

По данным сетных ловов в октябре 2015 г. и в летний период 2016 г. яйца гребневика не отмечены. В октябре 2021 г. яйца гребневика встречались ниже слоя ВКС. Численность и биомасса яиц *M. leidy* в слое термоклина варьировала от 1 до 100 экз./м³ и 7,4-2166 мкг/м³, а в галоклине и ниже – от 1 до 51 экз./м³ и 27-1116 мкг/м³, соответственно. Максимальная численность, 100 экз./м³, была определена в слое термоклина при минимальных показателях температуры воды.

Температура воды в горизонтах непосредственного обнаружения яиц гребневика изменялась от 2,2 до 9,3°C, солёность – от 7,2 до 12,6 psu. Следует отметить, что яйца *M. leidy* не были обнаружены в составе планктона летом и осенью 2015 г., самом холодном за все время наблюдений, когда температура поверхностного слоя летом в глубоководных районах не превышала 16,6°C. В то же время, в июле 2018 г., когда поверхностные воды прогревались до 24°C, яйца гребневика также не были отмечены. Распределение солёности и температуры осенью 2021 г. позволили предположить, что яйца гребневика появились в ЮВБ при проникновении глубинных вод из Готландской впадины. Очевидно, что встречаемость и развитие этого вида в исследуемом районе ЮВБ зависит от течений и климатических процессов, происходящих в Центральной и Юго-Западной Балтике.

В целом, местообитание ранних стадий *M. leidy* в ЮВБ было приурочено к глубоководным районам с относительно низкой температурой и высокой солёностью. Увеличения численности яиц *M. leidy* в период 2010-2021 гг. не выявлено, однако область встречаемости осенью 2021 г. возросла. В летний период 2010-2021 гг. максимальные количественные показатели для яиц гребневика отмечены в 2011 и 2013 гг. на склоне Гданьской впадины. Распределение яиц гребневика осенью 2021 г. показало, что максимальное их обилие было в центральной части исследуемого района, и яйца не были отмечены на склоне Гданьской впадины, где отмечались в летний период.

Анализ наших данных позволяет заключить, что устойчивого развития популяции гребневика *M. leidy* в Юго-Восточной Балтике не выявлено – поскольку этот вид встречается нерегулярно и представлен только ювенильными стадиями и в небольших количествах.

В умеренных климатических условиях Северного и Балтийского морей из-за сильного зимнего выхолаживания *M. leidy* распространяется и размножается в теплое время года и исчезает зимой [Shiganova, 2020]. Однако для *M. leidy* была продемонстрирована способность широко распространяться в морях Евразии при продолжении глобального потепления, в результате чего, воды, бывшие ранее слишком холодными для размножения *M. leidy*, становятся приемлемыми [Shiganova et al., 2019a].

В настоящее время воздействие *M. leidy* на зоопланктон, икру и личинки рыб (трески, салаки и кильки) в Балтийском море оценивается как довольно низкое. Хищник предпочитает медленно плавающую, мелкую добычу, такую как науплии усоногих ракообразных зимой и веслоногих рачков и планулы медузы *Aurelia aurita* летом [Stoltenberg et al., 2021]. Однако сценарии угроз для икры и мальков рыб могут измениться в будущем. Показано, что при успешном вселении и развитии во вновь освоенных полузамкнутых морях, таких как Черное и Каспийское, *M. leidy* способен существенно влиять на многие звенья экосистемы, в том

числе, снижать численность популяций промысловых рыб. Поэтому наблюдение за встречаемостью, распределению и жизненным циклом этого вида необходимо продолжать.

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИОРАН FMWE-2021-0007

Библиографические ссылки

Цыбань А. В. и др. Состояние отдельных компонентов планктона экосистемы юго-восточной части Балтийского моря / Обзор состояния и загрязнения окружающей среды в Российской Федерации за 2012 год / Под ред. ак. РАН Ю. А. Израэль и др. М.: Росгидромет, 2013. С. 134-138.

Щука Т. А., Щука С. А. Динамика количественных характеристик чужеродных видов зоопланктона в юго-восточной части Балтийского моря в июле 2003-2015 гг. в связи с термохалинными условиями // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2016. Т. 27, №1. С. 86-108.

Javidpour J., Sommer U., Shiganova T. First record of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in the Baltic Sea // Aquatic Invasions. 2006. Vol 1 (4). P. 299-302.

Shiganova T. A. Adaptive strategies of *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 in different environments of the Eurasian seas // Marine Pollution Bulletin. 2020. Vol. 161, Part A. P. 111737.

Shiganova T. A., Alekseenko E., Kazmin A. S. Predicting range expansion of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz 1865 under current environmental conditions and future climate change scenarios // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2019a. Vol 227. P. 106347.

Shiganova T. A., Sommer U., Javidpour J., Molinero J. C., Malej A., Kazmin A. S., Isinibilir M., Christou E., Siokou-Frangou I., Marambio M., Fuentes V., Mirsoyan Z. A., Gülsahin N., Lombard F., Lilley M. K. S., Angelk D. L., Galil B. S., Bonnet D., Delpy F. Patterns of invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* distribution and variability in different recipient environments of the Eurasian seas: A review // Marine Environmental Research. 2019b. Vol. 152. P. 104791.

Stoltenberg I., Dierking J., Müller-Navarra D. C., Javidpour J. Review of jellyfish trophic interactions in the Baltic Sea // Marine Biology Research. 2021. Vol 17:4. P. 311-326. DOI: 10.1080/17451000.2021.1964532.

УДК 595.341.6

Д. А. Юрикова, А. С. Савченко, А. А. Прудковский
(Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)
dariayurikova@gmail.com

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ МОНСТРИЛЛОИДНЫХ КОПЕПОД (COPEPODA: MONSTRILLOIDA) В БЕЛОМ МОРЕ

Исследование стадий жизненного цикла монстриллоидных копепод Белого моря с применением морфологических и молекулярно-генетических методов.

Ключевые слова: паразитические веслоногие ракообразные, Monstrilloida, жизненный цикл, таксономия, зоопланктон Белого моря

Monstrilloida Sars, 1901 – это отряд копепод, представители которого на ранних стадиях развития являются эндопаразитами некоторых донных беспозвоночных.

Монстриллоиды имеют крайне необычный жизненный цикл, в котором первый науплиус представляет собой инфекционную стадию. Последующие личиночные стадии монстриллоид являются эндопаразитическими, а взрослые особи – свободно живущими планктонными организмами. Самцы и самки монстриллоид не питаются, так как они полно-

стью лишены ротовых конечностей. Взрослые особи передвигаются исключительно с помощью плавательных ног, поскольку их антеннулы неподвижны.

К настоящему времени известно около 170 валидных видов, которые относятся к 7 родам одного семейства Monstrillidae. Монстриллоиды широко распространены в мировом океане, встречаются в разных широтах, достигая высокого разнообразия в тропической зоне. Наибольшее число известных видов монстриллоидных копепод описано из Северной Атлантики, далее следуют Карибское море и Мексиканский залив, Средиземное и Чёрное моря Индонезийско-Малайско-Филиппинский регион, Японское море и Бразильско-Аргентинский регион. В некоторых районах вероятно преобладание видов определённого рода. Например, род *Monstrilla*, более разнообразен в Карибском море и Мексиканском заливе, чем в Европе. Наименее изученными остаются регионы южного полушария, а также арктические районы.

По-видимому, истинное биоразнообразие монстриллоидных копепод сильно недооценено. Поскольку у свободноживущих взрослых особей отсутствуют антенны (A2) и ротовые конечности, внешних определительных признаков очень мало, что представляет сложности для проведения таксономических исследований. Кроме того, из-за ярко выраженного полового диморфизма сопоставление самцов и самок одного вида часто затруднительно, тем более, что многие описания видов основаны на одной из взрослых стадий.

Монстриллоиды обитают и в арктических морях. В Белом море встречаются представители небольшого рода *Monstrillopsis*. В 2004 г. по взрослым самкам был описан вид *Monstrillopsis ferrarii* Suárez-Morales and Ivanenko 2004 [Suárez-Morales, Ivanenko, 2004]. Это единственный вид, описанный из северных морей, омывающих Россию. Однако, остальные стадии жизненного цикла до сих пор оставались не известными.

Нами было проведено исследование жизненного цикла беломорских монстриллоидных копепод. Впервые был получен материал по науплиальной стадии, паразитической копеподитной стадии, а также самцу. Для определения принадлежности полученных особей к одному виду был проведен морфологический и молекулярный анализ. Было проведено детальное изучение внешнего строения самца для таксономического описания этой стадии.

Самки и самцы, использованные в работе, были взяты из планктонных проб, собранных в Белом море на Беломорской биологической станции МГУ им. Н. А. Перцова в марте и апреле 2018 и 2021 гг., в мае 2014, 2018, 2021 гг. и в июне 2021 г. Планктонные пробы отбирали сетями Джели с фильтрующим конусом из газа с ячейей 180 мкм с глубины 15-20 м. Для выведения науплиусов самок с яйцевой массой содержали в лабораторных условиях в течение месяца. Паразитическая стадия, была обнаружена в бентосных пробах, собранных в сентябре 2016 г. в окрестностях ББС МГУ. Весь полученный материал был зафиксирован 96% этиловым спиртом для дальнейших молекулярных и морфологических исследований.

Для определения пойманных особей мы применяли световую микроскопию (СМ). Для визуализации ультратонких морфологических структур и видовых определительных признаков мы использовали сканирующую (СЭМ) и конфокальную лазерную микроскопию (КЛСМ). При подготовке образцов к КЛСМ использовали красители – смесь красного конго и кислого фуксина в соотношении 1:1 согласно протоколу [Kamanli et al., 2017].

Для подготовки к СЭМ образцы обезвоживали в серии спиртов повышающейся концентрации в соответствии со стандартным протоколом [Barthélémy, 1998; Hopkins, 1978; Defaye et al., 2000; Østergaard, 2004]. На последних этапах дегидратации объекты переносили в смесь спирта и ацетона в соотношении 1:1, далее – в чистый ацетон. Материал высушивали методом критической точки, после чего наклеивали на столики и напыляли платиной.

Для проведения молекулярно-генетического анализа из образцов была выделена ДНК. Экстракцию проводили, используя набор Chelex beads, который позволяет сохранить экзувий объектов для дальнейшего морфологического анализа. Для получения сиквенсов фрагментов генов COI, ITS, 28S ставили ПЦР со стандартными праймерами [Folmer et al., 1994; Ortman, 2008] и с праймерами, которые были успешно применены в работах по исследованию монстриллоид [Jeon et al., 2018; Huys et al., 2007].

Внешнее строение паразитической стадии исследовано при помощи стерео микроскопа, получены макрофотографии живой особи.

В ходе полевых сезонов в 2014-2021 гг. в окрестностях ББС МГУ нами был собран уникальный материал по монстриллоидам. Были обнаружены стадии жизненного цикла, ранее не описанные для монстриллоид Белого моря. Также получен дополнительный материал по самкам беломорского вида *M. ferrari*. В мае 2014 г. была поймана самка с оплодотворёнными яйцами. В течение месяца её содержали в лабораторных условиях, и всё это время яйцевая масса оставалась прикреплённой к яйценосной игле до выхода науплиусов из оболочек яиц.

Таким образом, в ходе длительного эксперимента удалось впервые получить первую науплиальную стадию *M. ferrari*, а также исследовать её морфологию при помощи СЭМ. Науплиусы монстриллоид внешне напоминают науплиусов других отрядов копепод, таких как *Cyclopoida*, *Poecilostomatoida* и некоторых *Harpacticoida*. Для них характерны когтевидные мандибулы, предназначенные для закрепления на хозяине и внедрения в его тело.

В сентябре 2016 г. в ходе разбора бентосной пробы из пролива Великая Салма в районе ББС МГУ была обнаружена паразитическая стадия монстриллоидной копеподы. Особь находилась непосредственно в пробе и была покрыта защитной оболочкой. Согласно литературным данным, такую оболочку паразит формирует вокруг себя после попадания в тело хозяина, и она сохраняется до линьки в пятую копеподитную стадию. Таким образом, полученная нами особь монстриллоиды вышла из хозяина не естественным образом, а в результате повреждения его тела – вероятнее всего, в процессе сборов.

Морфологический анализ данной паразитической стадии, показал наличие на переднем конце одной пары разветвлённых выростов. Это позволяет определить данную стадию развития как третью копеподитную (СIII). По литературным данным при линьке на четвёртую стадию на теле паразита присутствуют уже две пары кормовых трубок, а на пятую – три.

В апреле 2021 г. впервые был получен материал по самцам монстриллоид в Белом море. Мы определили пойманных самцов как представителей рода *Monstrillopsis*, поскольку уросома у них состоит из пяти сегментов, глаза большие, хорошо развитые, антеннулы состоят из 5 сегментов и являются геникулирующими, т.е. участвуют в копуляции, помогая захватывать самку. Также важным определительным признаком является положение оральной папиллы: у представителей рода *Monstrillopsis* она смещена к основанию антеннул. Самцы *Monstrillopsis* sp. были зафиксированы для молекулярных и морфологических исследований. Морфология самцов была изучена при помощи световой микроскопии, КЛСМ и СЭМ.

Стоит отметить, что планктонные стадии являются редкими находками в Белом море – так из нескольких десятков проб, собранных в апреле и июне 2021 г., было получено всего три самца. Также нами показано, что взрослые, непитающиеся стадии монстриллоид присутствуют в планктоне сезонно (в весенне-летний период), но достаточно продолжительно (с конца марта по середину июля) Так, в работе 2004 г. была описана самка, пойманная в июле [Suárez-Morales, Ivanenko, 2004].

Нами впервые практически полностью реконструирован жизненный цикл беломорских монстриллоид. Так, из оплодотворённых яиц были выведены науплиусы первой стадии. Их внешнее строение было изучено при помощи СЭМ. Также впервые в арктических морях была обнаружена паразитическая стадия монстриллоидных копепод. Впервые в Белом море были обнаружены самцы монстриллоидных копепод. Их внешнее строение было изучено с помощью СЭМ и КЛСМ.

В целом, отряд *Monstrilloida* является интересной и по сей день загадочной группой паразитических ракообразных, по которой до сих пор не завершены фундаментальные исследования.

В дальнейшем необходима разработка экспериментальных подходов для изучения онтогенеза монстриллоид в теле хозяина. В частности, экспериментальное заражение хозяев и наблюдение за процессом выхода паразита из тела хозяина.

Также применение экспериментальных методов вместе с подробными морфологическими исследованиями позволит установить механизмы формирования и детальное строение кормовых трубочек и описать процессы питания монстриллоид.

Однако остаётся открытым вопрос о том, кто является хозяевами монстриллоид в Белом море. Привлечение молекулярных методов позволит уточнить определение видов, проверить коспецифичность самцов и самок, и выяснить специфичность монстриллоид к определённым группам хозяев.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ 22-24-00182

Библиографические ссылки

Barthélémy R., Ohtsuka S., Cuoc C. Description and female genital structures of a new species of the demersal calanoid copepod *Ridgewayia* from southern Japan // *Journal of Natural History*. 1998. Vol. 32, iss. 9. P. 1303-1318. DOI.org/10.1080/00222939800770651.

Defaye D., Cuoc C., Brunet M. Genital structures and spermatophore placement in female *Paradiaptominae* (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) // *Journal of Crustacean Biology*. 2000. Vol. 20, iss. 2. P. 245-261. DOI.org/10.1651/0278-0372(2000)020[0245:GSASPI]2.0.CO;2.

Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.* 1994. Vol 3(5). P. 294-9. PMID: 7881515.

Hopkins C. C. E. The male genital system, and spermatophore production and function in *Euchaeta norvegica* Boeck (Copepoda: Calanoida) // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 1978. Vol. 35, iss. 3. P. 197-231. DOI.org/10.1016/0022-0981(78)90076-X.

Huys R. et al. Extraordinary host switching in siphonostomatoid copepods and the demise of the Monstrilloida: Integrating molecular data, ontogeny and antennular morphology // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. Vol. 43, iss. 2. P. 368-378.

Jeon D., Lee W., Soh H. Y. A new genus and two new species of monstrilloid copepods (Copepoda: Monstrillidae): integrating morphological, molecular phylogenetic, and ecological evidence, *Journal of Crustacean Biology*. 2018. Vol. 38, iss. 1. P. 45-65. DOI.org/10.1093/jcbiol/rux095.

Kamanli S. A., Kihara T. C., Ball A. D., Morritt D., Clark P. F. A 3D imaging and visualization workflow, using confocal microscopy and advanced image processing for brachyuran crab larvae // *Journal of Microscopy*. 2017. Vol. 266, iss. 3. P. 307-323. DOI.org/10.1111/jmi.12540.

Ortman B. D. DNA barcoding the Medusozoa and Ctenophora. Ph. D. thesis, University of Connecticut, Storrs, CT, USA. 2008. 121 p.

Østergaard P. Does male *Chondracanthus lophii* (Crustacea: Copepoda) feed? // *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 2004. Vol. 84, iss. 4. P. 711-716. DOI.org/10.1017/S0025315404009798h.

Suárez-Morales E., Ivanenko V. N. Two new species of *Monstrillopsis* Sars (Crustacea: Copepoda: Monstrilloida) from the White Sea and Norway, with Comments on *M. dubia* Scott // *Arctic*. 2004. Vol. 57, iss. 1. P. 37-46.

М. И. Юрчак¹, Н. В. Полякова², Р. М. Гогорев¹, Кучерявый А. В.²
(¹Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия;
²Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
maur4ak2014@ya.ru

ФИТОПЛАНКТОН ТРЕХ МАЛЫХ РЕК ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

В работе рассмотрены особенности формирования фитопланктона трёх малых рек. Преобладающей группой являлись диатомовые водоросли, отмечены сезонные изменения в структуре фитоценозов.

Ключевые слова: малые реки, диатомовые водоросли, фитопланктон, сезонная динамика, структура сообществ

На территории России 99% рек относится к категории малые реки. Однако изучение этого водного объекта, в том числе с точки зрения биологического разнообразия, ведется неактивно. Исследователи выбирают основным направлением для изучения крупные реки. Водоросли являются первым звеном пищевой цепи и важным компонентом речного сообщества. Исключительное разнообразие водорослей делает их неотъемлемым объектом при проведении экологического мониторинга.

Материалом для работы послужили сборы фитопланктона с 2017 по 2020 г. Пробы отбирали в трех малых реках Ленинградской области – Черной, Серебристой и Каменке. Первые две реки располагаются на севере Ленинградской области (Выборгский район) и одна река на юге (Лужский район). Реки отличаются морфометрией русла реки, а также физико-химическими параметрами. Выбор этих рек обусловлен работой в рамках проекта по изучению местообитания речной миноги. Сбор материала проводили по стандартным методикам в течение четырех лет с 2017 по 2020 г. в трех малых реках Ленинградской области – Чёрной, Серебристой и Каменке. Для выявления сезонной динамики пробы фитопланктона в одной реке отбирали до 7 раз в год. Отбор проб фитопланктона осуществляли забором 1 л воды на глубине 20-40 см.

В фитопланктоне рек были встречены представители 7 отделов водорослей: диатомовые, зеленые, синезеленые, харовые, золотистые, эвгленовые и динофитовые, что типично для речных сообществ. За весь период исследования встретилось 113 таксонов рангом рода и ниже. Массовые таксоны, создающие основной фон, широко представлены в водотоках Северо-Запада и относятся к диатомовым водорослям (*Gomphonema* sp., *Navicula* sp., *Fragilaria* sp., *Eunotia* spp., *Tabellaria* sp.) [Крылов, 2006; Трифонова, 1990].

Фитопланктон р. Чёрной (86 таксонов из 7 отделов) богаче фитопланктона р. Серебристой (55 таксонов из 5 отделов) и р. Каменки (44 таксона из 6 отделов). Точно так же, как и показатели обилия – в р. Чёрной выше: общая численность (тыс. кл./л) изменялась от 22,5 до 5777,9. В то время как в р. Серебристой численность фитопланктона (тыс. кл./л) изменялась от 53 до 765,7, а в р. Каменке от 4,4 до 600,0.

Массовыми являются диатомовые водоросли, они составляют от 42% до 99% биомассы. Необходимо выделить род *Aulacoseira*, который является массовым исключительно для р. Чёрной. Синезеленые составляют от 2% до 25% биомассы, зеленые составляют от 5% до 11% биомассы. Таким образом, доля диатомовых водорослей высока, они являются доминантами. Субдоминантом в планктоне трех малых рек являются синезеленые водоросли.

В среднем в реках выделенные пики в зависимости от средней температуры за сезон могут сдвигаться между весенним, летним и осенним периодом, что характерно для умерен-

ной зоны [Трифорова, 1990; Комулайнен, 2005]. Максимальная численность фитопланктона весной и осенью в различные годы достигала в р. Чёрной 5777,9 и 4001,2 тыс. кл./л, соответственно; в р. Серебристой 765,7 и 514,8 тыс. кл./л; в р. Каменке 600,0 и 242,4 тыс. кл./л.

Большой разброс показателей обилия и высокие ошибки не позволили подтвердить межгодовую изменчивость статистическими методами. Порядок общих численностей и биомасс в зависимости от года существенно варьирует. Для микроводорослей Северо-Запада России годовые колебания численности на 2-3 порядка является нормальным явлением.

Таким образом, отличия в таксономическом разнообразии планктона трех изученных рек определяют абиотические характеристики воды. В первую очередь это морфометрия русла реки, цветность воды и состав грунта. В р. Черной наиболее благоприятные из трех рассмотренных нами малых рек условия для фитопланктона, связанные с большей глубиной.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ (грант №19-14-00015)

Библиографические ссылки

Комулайнен С. Ф. Водоросли в озерно-речных системах восточной Финляндии. Биogeография Карелии. Труды Карельского научного центра РАН. Петрозаводск, 2005. Вып. 7. С. 78-86.

Крылов А. В. Гидробиология малых рек. Рыбинск, 2006. С. 110.

Трифорова И. С. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука, 1990. С. 184.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

- 1 Абрамова К. И. 9
- 2 Абросимова Э. В. 79
- 3 Аганесова Л. О. 11, 209
- 4 Александров С. В. 14
- 5 Алешин В. В. 204
- 6 Ануфриева Е. В. 17, 215
- 7 Архипов А. Г. 150
- 8 Афонина Е. Ю. 20, 200
- 9 Балкин А. С. 51
- 10 Беляев А. О. 22, 29, 97, 204
- 11 Бердиева М. А. 24, 88, 173
- 12 Березина Н. А. 26
- 13 Бородина А. С. 29, 204
- 14 Булавина А. С. 127
- 15 Бурки Ф. 29
- 16 Ващенко П. С. 127
- 17 Вдодович И. В. 103
- 18 Вежновец В. В. 32
- 19 Витченко Т. В. 34
- 20 Воденеева Е. Л. 39, 113
- 21 Водопьянова В. В. 127
- 22 Воронов Д. А. 82, 135
- 23 Воякина Е. Ю. 42
- 24 Гаврилко Д. Е. 39, 45, 74, 197, 219
- 25 Гаврилова Н. А. 48
- 26 Гаврилюк Р. М. Р. 204
- 27 Гаджи А. В. 17
- 28 Гарбазей О. А. 56
- 29 Герасимов Ю. В. 97
- 30 Герасимова Е. А. 51
- 31 Гогорев Р. М. 229
- 32 Гречухина Л. Г. 54
- 33 Губанова А. Д. 56
- 34 Дегтярева Е. К. 59
- 35 Демчук А. С. 60, 191
- 36 Джамми М. 29
- 37 Дмитриева О. А. 62, 129, 155
- 38 Довгаль И. В. 48
- 39 Дулепова Е. П. 65
- 40 Евсеева А. А. 69
- 41 Ежова Е. Е. 91, 129, 192
- 42 Ерина О. Н. 39, 197
- 43 Ермолаева Н. И. 72
- 44 Ефимова Т. В. 214
- 45 Жихарев В. С. 39, 45, 74, 197, 219
- 46 Заботкина Е. А. 140
- 47 Загумённая О. Н. 77
- 48 Загумённый Д. Г. 29, 77, 97, 204
- 49 Звездин А. О. 160
- 50 Зинченко Т. Д. 79
- 51 Золотарева Т. В. 45
- 52 Иванов М. В. 60, 191
- 53 Иванова Д. А. 82
- 54 Иванова Т. С. 60, 191
- 55 Игнатенко М. Е. 135
- 56 Ишкулова Т. Г. 127
- 57 Казакова Д. М. 85, 158
- 58 Казакова Е. Ю. 62
- 59 Калинина В. О. 88
- 60 Калинина О. Ю. 167
- 61 Капустин Д. А. 89
- 62 Карасева Е. М. 91
- 63 Карпов С. А. 22, 29, 204
- 64 Касьян В. В. 94
- 65 Катаев В. Я. 51
- 66 Килинг П. Дж. 204
- 67 Кирюхин Б. А. 97
- 68 Климова Н. Б. 99
- 69 Климова Т. Н. 103
- 70 Колотей А. В. 160
- 71 Копылов А. И. 140
- 72 Корнева Л. Г. 107
- 73 Коровчинский Н. М. 110
- 74 Крайнев Е. Ю. 212
- 75 Краснобородько О. Ю. 119
- 76 Краснова Е. Д. 82, 135
- 77 Кудрин И. А. 45
- 78 Кулизин П. В. 39, 113
- 79 Куликовский М. С. 89
- 80 Кучерявый А. В. 160, 229
- 81 Лайус Д. Л. 60, 191
- 82 Ланге Е. К. 115
- 83 Лантушенко А. О. 17
- 84 Лидванов В. В. 119
- 85 Литвинчук Л. Ф. 26
- 86 Лифанчук А. В. 122
- 87 Любарский Д. С. 9
- 88 Любина О. С. 54
- 89 Лях А. М. 124
- 90 Ляшко Т. В. 56
- 91 Макаревич П. Р. 127
- 92 Матур В. 204
- 93 Мегер Я. В. 17
- 94 Мельник А. С. 129
- 95 Мельников А. В. 132
- 96 Мельникова Е. Б. 132
- 97 Микаэлян А. С. 122, 137
- 98 Миндолина Ю. В. 51, 135
- 99 Михайлов К. В. 204
- 100 Моисеева Т. В. 214

- 101 Мошаров С. А. 137
102 Мошарова И. В. 137, 140
103 Муханов В. С. 164, 209
104 Насонова Е. С. 173
105 Науменко Е. Н. 144
106 Никитина С. М. 147
107 Охапкин А. Г. 39, 113
108 Пак Р. А. 150
109 Палагушкина О. В. 154
110 Палий О. С. 24
111 Плотников А. О. 135
112 Подгорный К. А. 155
113 Поддужева Е. А. 62
114 Подрезова П. С. 103
115 Поздняков И. А. 173
116 Полунина Ю. Ю. 85, 147, 158, 222
117 Полякова Н. В. 60, 160, 229
118 Прокина К. И. 29, 204
119 Прокопчук И. П. 163
120 Прудковский А. А. 225
121 Радченко И. Г. 82
122 Рауэн Т. В. 164
123 Рудинская Л. В. 14
124 Рыльков О. В. 194
125 Савченко А. С. 225
126 Сапожников Ф. В. 167
127 Саушкина Д. Я. 170
128 Сафонов П. Ю. 173
129 Сахарова Е. Г. 174
130 Селиванова Е. А. 135
131 Семенова А. С. 62, 177
132 Сергеева А. В. 122
133 Серебренников А. Н. 132
134 Сиделев С. И. 177
135 Силкин В. А. 122
136 Симонова Т. А. 150
137 Сиротин А. Л. 179
138 Сиротина М. В. 179
139 Скарлато С. О. 88, 182
140 Скороход Е. Ю. 214
141 Смирнов В. В. 26
142 Смирнова В. С. 185
143 Смирнова К. А. 191
144 Смирнова М. М. 192, 194
145 Старцева Н. А. 39, 197
146 Субботин А. А. 103
147 Ташлыкова Н. А. 20, 200
148 Телеш И. В. 144, 202
149 Терешина М. А. 197
150 Тихоненков Д. В. 22, 29, 77, 97, 204
151 Токинова Р. П. 9
152 Унковская Е. Н. 154
153 Фенева И. Ю. 174
154 Феттер Г. В. 72
155 Филончикова Е. С. 51
156 Ханайченко А. Н. 206, 209
157 Целищева Е. М. 212
158 Чернова Е. Н. 26, 42
159 Чурилова Т. Я. 214
160 Шадрин Н. В. 17, 215
161 Шарагина Е. М. 39
162 Шаров А. Н. 26, 217
163 Шитиков В. К. 79
164 Шурганова Г. В. 45, 74, 219
165 Щука Т. А. 222
166 Юрикова Д. А. 225
167 Юрчак М. И. 229
168 Яковенко В. А. 215

Научное издание

АКТУАЛЬНЫЕ ПРОБЛЕМЫ ПЛАНКТОЛОГИИ

**IV ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ**

МАТЕРИАЛЫ

Редактор И. В. Телеш

Материалы представлены в авторской редакции

Подписано в печать 15.07.2022 г. Формат 60 × 90 1/16.
Уч.-изд. л. 22,2. Печ. л. 14,6. Тираж 80 экз. Заказ № 59

Издательство федерального государственного бюджетного
образовательного учреждения высшего образования
«Калининградский государственный технический университет».
236022, Калининград, Советский проспект, 1