

Номер 1

ISSN 0320-9652

Январь - Февраль
2024



БИОЛОГИЯ ВНУТРЕННИХ ВОД



НАУКА
— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 17, номер 1 (спецвыпуск), 2024

Этот выпуск журнала «Биология внутренних вод» посвящается памяти академика РАН Александра Фёдоровича Алимova (1933–2019), доктора биологических наук, профессора, выдающегося гидробиолога и эколога, Президента Гидробиологического общества при РАН (1991–2014 гг.), и приурочен к 90-летию со дня его рождения.

Тема спецвыпуска: Актуальные проблемы планктонологии

Редактор: Т. И. Добрынина

- Структура и функционирование планктонных сообществ
Рыбинского водохранилища в условиях климатических изменений
*Н. М. Минеева, В. И. Лазарева, С. А. Поддубный, А. В. Законнова, А. И. Копылов,
Д. Б. Косолапов, Л. Г. Корнева, Е. А. Соколова, И. Л. Пырина, И. В. Митропольская* 3
- Структура и динамика планктонных сообществ в прибрежной зоне
Кушского залива Балтийского моря в 2017–2021 гг. в период
цианобактериальных “цветений” воды
О. А. Дмитриева, А. С. Семенова, Е. Ю. Казакова 22
- Многолетние изменения первичной продукции планктона
в лагунной экосистеме Вислинского залива Балтийского моря
С. В. Александров 43
- Исследование зоопланктона оз. Севан как показателя устойчивости экосистемы
в условиях глобального изменения климата
В. В. Вежновец, А. В. Кураев, Э. Х. Гукасян, Б. К. Габриелян 55
- Планктонные сообщества водоемов рудных месторождений: разнообразие
и структура гидробионтов в градиенте водородного показателя
Е. Ю. Афонина, Н. А. Ташлыкова 67
- Новый вид *Mallomonas limbata* sp. nov. (Synurales, Chrysophyceae)
из водоемов Вьетнама
Т. В. Сафронова, Е. С. Гусев, Нгуен Тхи Лан 80
- Пространственно-временные изменения фитопланктона
в оз. Байкал в период позднего лета. II. Биомасса
Л. С. Крашук, Е. А. Зилов, О. О. Русановская, С. В. Шимараева 88
- Особенности подледного развития фитопланктона в северных озерах
А. Н. Шаров, Н. А. Березина, А. А. Максимов, О. Б. Максимова 99
- Особенности изменения фитопланктона по длине р. Урал в условиях эвтрофирования
А. В. Гончаров, Е. Г. Сахарова, Н. Л. Фролова, В. О. Полянин 108
- Пространственное распределение диатомей *Dactyliosolen fragilissimus*
и *Cerataulina pelagica* в осеннем фитопланктоне
юго-восточной части Балтийского моря в 2020–2021 гг.
А. С. Мельник, О. А. Дмитриева, Е. Е. Ежова, А. Ю. Шартон, А. А. Кондрашов 115
- Импульсное питание и импульсный рост – высокоадаптивная стратегия
гетеротрофных динофлагеллят *Oxvrrhis marina* (Dujardin, 1841)
А. Н. Ханайченко, Л. О. Аганесова, В. С. Муханов 128
- Присутствие суммарных микроцистинов в литорали западного побережья
Кушского залива Балтийского моря в 2011–2018 гг.
(по данным иммунохроматографического анализа)
М. М. Смирнова, Е. Е. Ежова 142

Зоопланктон водохранилищ р. Волги: структура, обилие и динамика <i>В. И. Лазарева, С. М. Жданова, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова</i>	151
Состояние зоопланктона в озерах Беларуси при изменении климата <i>В. В. Вежновец</i>	167
Особенности структуры сообществ зоопланктона пойменных водоемов Средней Оби <i>Н. И. Ермолаева, Ю. А. Носков, И. В. Крицков</i>	179
Амбивалентность планктонных вселенцев и трансформация сообществ <i>И. В. Телеш, Е. Н. Науменко</i>	194
Ихтиопланктон северной части Черного моря в условиях пролонгирования летнего гидрологического сезона 2020 г. <i>Т. Н. Климова, А. А. Субботин, И. В. Вдодович, Ю. А. Загородняя, Д. А. Забродин</i>	205

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ

© 2024 г. Н. М. Минеева^{а, *}, В. И. Лазарева^а, С. А. Поддубный^а, А. В. Законнова^а,
А. И. Копылов^а, Д. Б. Косолапов^а, Л. Г. Корнева^а, Е. А. Соколова^а, И. Л. Пырина^а,
И. В. Митропольская^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Поступила в редакцию 31.10.2022 г.

После доработки 19.12.2022 г.

Принята к публикации 20.12.2022 г.

По данным комплексных экологических исследований, которые регулярно проводят на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища с середины XX в., проанализирована направленность изменений элементов экосистемы водохранилища, связанных с глобальными климатическими событиями. За период потепления климата, начавшийся в 1977 г. и продолжающийся в XXI в., температура воздуха в теплый сезон увеличилась на 0.9°C, температура воды — на 1.4°C, среднегодовой приток — на 7.5%, продолжительность безледного периода — на две недели. Отмечено увеличение электропроводности и цветности воды, снижение прозрачности. При значительных межгодовых вариациях биологических характеристик в XXI в. численность бактериопланктона выросла в 1.7 раза, бактериальной продукции — вдвое. Содержание хлорофилла увеличилось в 1.4 раза, чаще стали отмечаться величины >15 мкг/л, отражающие эвтрофное состояние водохранилища. В биомассе фитопланктона выросла доля мелкоклеточных форм. Общая численность фитопланктона увеличилась за счет развития цианобактерий, формирующих продолжительный летний максимум в сезонной динамике сообщества. Рост минерализации воды способствовал прогрессивному распространению чужеродных солоновато-водных видов водорослей. Биомасса зоопланктона выросла в 2.5 раза. Рост численности ракообразных (клароцер — в 1.6 раза, копепод — в 1.9 раза) вызвал изменение структуры зоопланктона и формирование мощного позднелетнего пика биомассы. Интенсификация гидробиологических процессов отчетливо проявилась после аномально жаркого 2010 г., условия которого не только стимулировали развитие планктонных сообществ, но и способствовали формированию дефицита кислорода в придонных слоях. Потепление существенно трансформировало экосистему Рыбинского водохранилища, интенсифицировало процессы эвтрофирования и ухудшило качество воды. Изменение гидрометеорологических характеристик вышло за пределы мягкого сценария потепления климата.

Ключевые слова: Рыбинское водохранилище, глобальное потепление, бактериопланктон, фитопланктон, зоопланктон, численность, биомасса, хлорофилл *a*, факторы среды

DOI: 10.31857/S0320965224010018, **EDN:** zamolm

ВВЕДЕНИЕ

В эпоху антропогенного стресса и глобальных климатических изменений перед человечеством остро стоит проблема пресной воды, источником которой служат континентальные водоемы.

Сокращения: B_{Ph} , B_{Zoo} — биомасса фито- и зоопланктона, N_{Zoo} , N_{Bac} — численность зоо- и бактериопланктона, $Хл a$ — хлорофилл *a*, NAO — индекс Северо-Атлантического колебания (North Atlantic Oscillation), r — коэффициент корреляции Пирсона, r_s — коэффициент корреляции Спирмена, R^2 — коэффициент детерминации, p — уровень значимости.

Для анализа экологического состояния рек, озер, водохранилищ и прогноза происходящих в них процессов необходимы многолетние наблюдения. Рыбинское водохранилище — крупный искусственный водоем, на котором с начала его существования и до настоящего времени проводятся регулярные комплексные экологические исследования. Полученные результаты, опубликованные в оригинальных статьях и обобщенные в монографиях (Рыбинское..., 1972; Романенко, 1985; Ривьер, 1986; Современное..., 1993; Эко-

логия..., 1999; Экологические..., 2001; Минеева, 2004, 2009; Копылов, Косолапов, 2008; Лазарева, 2010; Корнева, 2015; Структура..., 2018; Копылов и др., 2019), служат основой для анализа состояния и сукцессионных изменений экосистемы водохранилища.

Глобальное потепление XX–XXI веков, вызванное либо естественными колебаниями климатической системы, либо антропогенным воздействием, связанным с повышением концентрации в атмосфере парниковых газов вследствие техногенных выбросов — факт, инструментально подтвержденный данными метеорологических наблюдений (Gerten, Adrian, 2000; Евстигнеев и др., 2010). Влияние потепления климата на внутриводоемные процессы стало серьезной экологической проблемой. Основные последствия современной динамики климата в водоемах Европейской части РФ проявляются в повышении температуры воды и увеличении количества осадков на водосборах водоемов. Увеличение приземной температуры воздуха над территорией РФ в современный период достигает 0.51°C за десятилетие (Третий..., 2022). Температура считается универсальным и неустрашимым ключевым фактором среды, с которым связано развитие гидробионтов, формирование первичной продукции водоемов, географическое распространение видов, их временная и пространственная динамика (Harris, 1986; Butterwick et al., 2005). Изменение термического режима приводит к изменению экологического состояния водных экосистем, гидрологических и гидробиологических характеристик водной среды, структуры и динамики биологических сообществ. К изменению температуры чувствительны все биологические процессы. Ее увеличение может способствовать увеличению потребления кислорода, что повышает риск снижения его содержания в воде; изменению продолжительности жизни водных организмов, фенологии сообществ и трофических взаимодействий между видами; увеличению уровня “цветения” воды цианобактериями, их обилия и продолжительности вегетации (Jeppesen et al., 2005, 2011; Mooij et al., 2005; Winder, Hunter, 2008; Paerl, Huisman, 2009). Повышение температуры вызывает изменение доступности питательных веществ, способствует формированию в водоемах летнего дефицита растворенного кислорода, увеличению внутренней фосфорной нагрузки. С этими процессами связано эвтрофирование, которое интенсивно идет в неглубоких ди- или полимиктических водоемах умеренного пояса. Увеличение прогрева вод вкуче с эвтрофированием радикально меняют среду обитания гидробионтов, влияют на структуру, динамику и продуктивность водных сообществ (Wilhelm, Adrian, 2008; Adrian et al., 2009; Лазарева, 2010, 2014; Williamson et al., 2014; Bertani et al. 2016; Özkan et al., 2016). Одно

из прогнозируемых последствий глобального потепления — аридизация территории волжского бассейна (Коломыц, 2003), которая ведет к изменению почвенно-растительного покрова и сдвигу зональных природных комплексов. Поэтому помимо увеличения температуры воды к серьезным последствиям изменения климата относят изменение ионного состава вод, стимулирующее внедрение в пресноводные водоемы эвригаллиных и галофильных видов.

Организмы планктона служат индикаторами состояния водных экосистем. Гетеротрофные бактерии — многочисленный, активный и разнообразный компонент планктонных трофических сетей водоемов, выполняющий многообразные функции, осуществляющий минерализацию органических веществ, участвующий в круговоротах биогенных элементов, формировании продуктивности и качества воды. Фитопланктон создает в процессе фотосинтеза основную фонд органического вещества в крупных озерах и водохранилищах, составляющий энергетическую основу для всех последующих этапов продукционного процесса в водоеме. Универсальным эколого-физиологическим показателем развития и фотосинтетической активности водорослей, а также экологического состояния водных объектов считается основной пигмент зеленых растений Хл *a*. Хлорофилл эффективно реагирует на изменения внешней среды и служит полезным инструментом для исследования длительных трендов в развитии фитопланктона и оценки состояния пресных, морских и океанических вод (Минеева, 2004; Kraemer et al., 2022). Содержание хлорофилла положено в основу шкал, разработанных для оценки трофического статуса и качества воды (Eutrophication..., 1982). Зоопланктон потребляет водоросли, бактерии, детрит, а также мелких планктонных животных и играет важную роль в передаче энергии от продуцентов к верхним уровням трофической сети (Иванова, 1985; Лазарева, 2010, 2022; Гладышев и др., 2011; Carter et al., 2017). Структура, фенология и жизненные циклы видов этого планктонного зооценоза чувствительны к вариациям состояния водоемов, в том числе связанным с динамикой климата (Wagner, Adrian, 2009; Vadadi-Fülöp et al., 2012; Лазарева, Соколова, 2013; Carter et al., 2017).

Настоящая работа посвящена анализу материалов многолетних исследований планктона Рыбинского водохранилища на фоне изменений, которые носят глобальный характер. Цель работы — выявить закономерности изменения в структуре и обилии планктона в период потепления на фоне квазипериодических колебаний характеристик сообщества и смен фаз гидрологического цикла водоема.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На Рыбинском вдхр. в течение длительного периода проводят комплексные гидроэкологические исследования планктонных сообществ: бактериопланктона, фитопланктона и продукционно-деструкционных процессов с 1954 г., зоопланктона — с 1956 г., фотосинтетических пигментов — с 1969 г. Ряды гидрологических данных охватывают период с 1947 г. Материал собирают в течение вегетационного сезона (май–октябрь) с периодичностью 1–2 раза в месяц на шести постоянных станциях основной акватории водохранилища (рис. 1).

Гидрологические характеристики получены с помощью принятых в Институте биологии внутренних вод РАН методов (Методика..., 1975). В работе использованы многолетние среднемесячные данные по температуре воздуха, объему притока, уровню водохранилища, температуре поверхностного слоя воды, температуре водной

массы, электропроводности, прозрачности и цветности воды из архива лаборатории гидрологии и гидрохимии Института биологии внутренних вод РАН. Фазы водности в многолетних колебаниях притока определяли по модульному коэффициенту, рассчитанному как отношение объемов годового и среднего многолетнего притока (Научно-прикладной..., 2021). К многоводным, маловодным и средним по водности относили годы с коэффициентом >1.05 , <0.95 и $0.95–1.05$ соответственно.

Индексы Северо-Атлантического колебания (NAO) заимствованы на сайте Центра прогноза климата службы погоды США (National Weather Service, Climate Prediction Center, USA) <http://www.cpc.ncep.noaa.gov/data/teledoc/nao.shtml>.

Материал для исследования планктонных сообществ собирали из всей водной толщи от поверхности до дна. Пробы бактериопланктона отбирали батометром Рутнера через каждый метр водного столба. Для учета фитопланктона

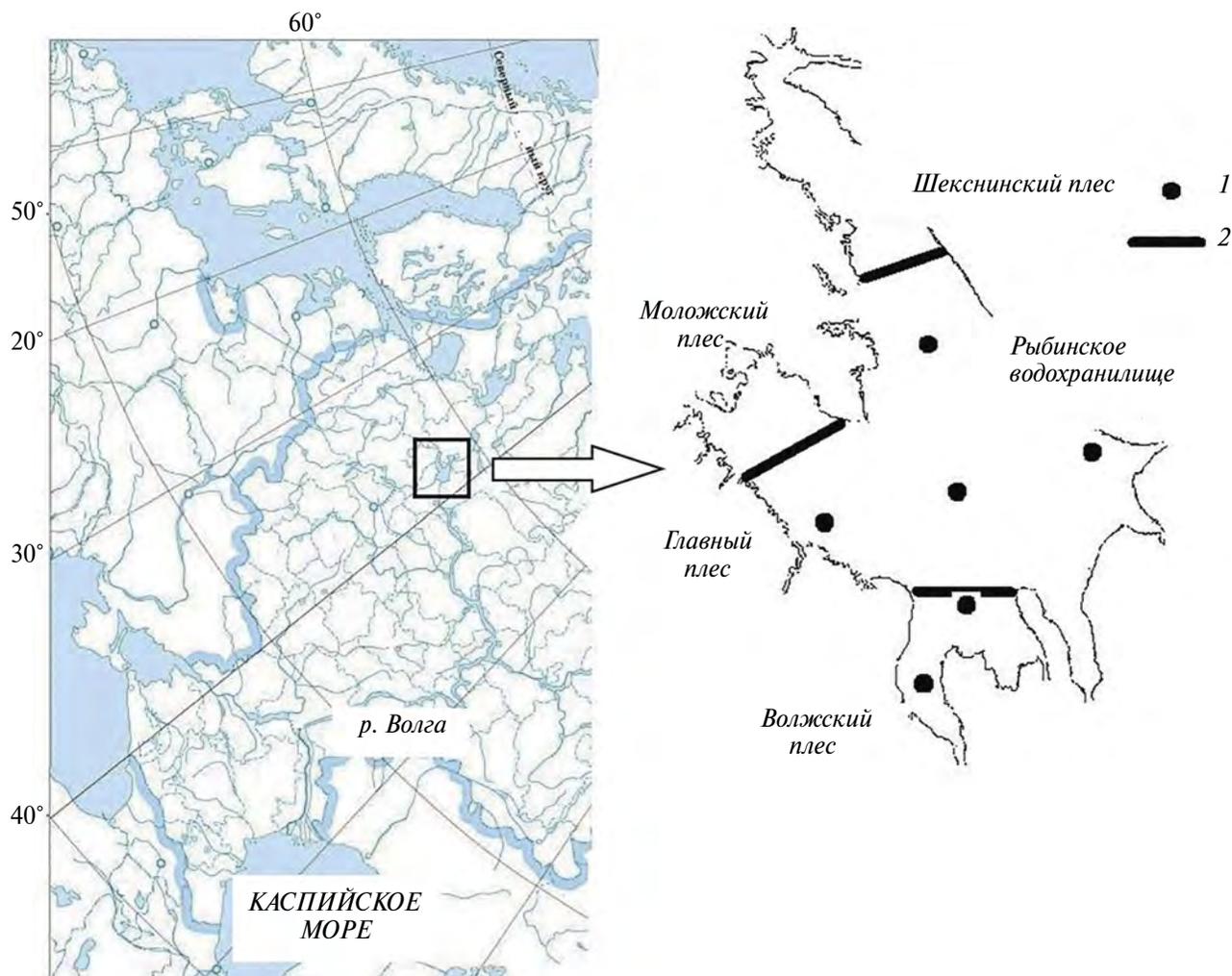


Рис. 1. Карта-схема Рыбинского водохранилища. 1 – станции многолетних наблюдений, 2 – границы плесов.

и анализа пигментов отбор проб проводили четырехлитровым батометром Элморка длиной 1 м. Зоопланктон отбирали 10-литровым планктобатометром системы Дьяченко-Кожевникова послонно с интервалом 2 м. Для получения интегральной пробы во всех случаях смешивали равные объемы воды с каждой глубины.

Пробы для микроскопического анализа бактериопланктона сразу после отбора фиксировали 40%-ным формалином до конечной концентрации 2% и хранили в темноте при температуре 4°C не более месяца. В 1954–1987 гг. общую численность бактерий определяли методом световой микроскопии с окраской эритрозином (Романенко, Кузнецов, 1974). С 1988 г. использовали метод эпифлуоресцентной микроскопии с окрашиванием клеток акридиновым оранжевым и 4,6-диамидино-2-фенилиндолом (Hobbie et al., 1977; Porter, Feig, 1980). Для сравнения данных двух методов использовали полученный экспериментальным путем пересчетный коэффициент 1.5. Сырую биомассу бактерий получали умножением их численности на средний объем клеток. Для перевода биомассы в единицы углерода рассчитывали его содержание в бактериальных клетках по аллометрическому уравнению (Norland, 1993). Продукцию бактериопланктона определяли по темновой ассимиляции CO₂ (Романенко, Кузнецов, 1974). Темновую ассимиляцию CO₂, а также интенсивность фотосинтеза фитопланктона измеряли радиоуглеродным методом соответственно в столбе воды от поверхности до дна и в фотическом слое воды, ограниченном глубины утренней прозрачности по диску Секки (Романенко, Кузнецов, 1974; Кузнецов, Дубинина, 1989). Интегральную (под 1 м²) первичную продукцию рассчитывали по уравнению, связывающему скорость фотосинтеза в фотическом слое и прозрачность воды (Романенко, 1985). При расчете интегральной первичной продукции учитывали, что в Рыбинском вдхр. прижизненные выделения растворенного органического вещества фитопланктоном (внеклеточная продукция) достигают в среднем 20% его клеточной продукции (Копылов и др., 2018).

Для определения биомассы и численности фитопланктона водоросли концентрировали прямой последовательной фильтрацией через мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 и 1.2–1.5 мкм. Пробы консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты. Численность клеток учитывали под световым микроскопом МБР-3, МББ-1а и МБИ-11 в счетной камере “Учинская-2” объемом 0.01 или 0.02 мл. Линейные размеры получали измерением клеток каждого встреченного организма. Биомассу определяли счетно-объемным стереометрическим методом (Методика..., 1975; Корнева, 1993, 2015).

Хлорофилл определяли стандартным спектрофотометрическим методом в смешанном 90%-ном ацетоновом экстракте (SCOR-UNESCO, 1966): в 1969–2003 гг. на спектрофотометрах фирмы ЛОМО, с 2004 г. — PerkinElmer. Водоросли осаждали на мембранные фильтры с диаметром пор 3–5 мкм, которые высушивали в темноте при комнатной температуре и до анализа хранили в холодильнике. Концентрацию хлорофилла рассчитывали по уравнению из работы (Jeffrey, Humphrey, 1975).

Пробы зоопланктона концентрировали через сито с ячейей 70–74 мкм, фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в камере Богорова под микроскопами МБС-10 и StereoDiscovery-V12. Схема камеральной обработки принята по (Лазарева, 2010). Малочисленные виды с длиной тела >0.4 мм просчитывали в трети, половине или целой пробе. Биомассу животных определяли по формулам связи массы с длиной тела (Балушкина, Винберг, 1979; Ruttner-Kolisko, 1977). Определяли численность и биомассу каждого вида, сумму этих показателей по крупным таксонам (Cladocera, Copepoda, Rotifera) и общие значения для всего зоопланктонного сообщества.

При статистической обработке данных для расчета средних показателей, их погрешностей, корреляционного и регрессионного анализа, построения графиков использовали стандартные программные пакеты для персонального компьютера STATISTICA v. 12.5 (StatSoft Russia), MS Excel 2010. Наиболее важные для планктона факторы среды выделяли методом пошаговой регрессии. При анализе малых выборок ($n < 30$) рассчитывали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Все статистические характеристики, приведенные в тексте, значимы при $p < 0.05$.

Рыбинское вдхр., третья ступень волжского каскада, — крупный относительно мелководный водоем замедленного водообмена (средний коэффициент условного водообмена 1.9 год⁻¹), расположенный в подзоне южной тайги (58°00′–59°05′ с.ш., 37°28′–39°00′ в.д.). Климат бассейна Верхней Волги, в пределах которого находится водохранилище, умеренно-континентальный, формируется под воздействием морских и континентальных воздушных масс. Бассейн Верхней Волги пересекают полярные оси антициклонов, проходящие через Скандинавию, Исландию и Карское море, здесь же находится центр пересечения траектории циклонов из северной Атлантики и Средиземного моря (Бикбулатов и др., 2003).

Площадь водного зеркала водохранилища 4500 км², средняя глубина — 5.6 м, а их отношение (показатель открытости (Китаев, 2007)) характеризуется высоким значением 812. Аква-

торию водохранилища подразделяют на четыре разнородных участка (плеса), занятых водными массами со специфическими гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками. Три плеса расположены по затопленным руслам основных притоков — рек Волга, Молога и Шексна. Речные воды постепенно трансформируются в водную массу собственно водохранилища, которая заполняет озеровидную центральную часть — Главный плес, занимающий ~70% общей площади (Рыбинское..., 1972). Стандартные станции охватывают основную часть акватории Рыбинского вдхр. (рис. 1) и отражают переход речных вод в водную массу водохранилища (Структура..., 2018).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гидрометеорологический режим Рыбинского водохранилища во многом определяется климатическими условиями. Потепление климата в северной Евразии согласуется с динамикой NAO (Нестеров, 2013). NAO — одна из важнейших глобальных характеристик крупномасштабной циркуляции атмосферы в северном полушарии (Дроздов, Смирнов, 2011), определяющая условия погоды над европейской частью России. Чередование положительных и отрицательных фаз NAO оказывает влияние на прогрев воды и интенсивность ее конвективного перемешивания, ледовый режим водоемов и термическую структуру в летний период. Положительные отклонения NAO указывают на усиление зональной циркуляции воздушных масс, тогда как в отрицательной фазе NAO происходит усиление меридионального типа циркуляции (Нестеров, 2013). Тенденции в изменении климата тесно связаны с динамикой зимнего индекса NAO.

До заметного потепления климата индекс NAO в течение вегетационного периода характеризовался положительными значениями (рис. 2), что свидетельствовало о преобладающем широтном переносе воздушных масс. В положительной фазе NAO преобладает западный перенос — теплые зимы, большое количество осадков. Пик этой фазы пришелся на начало 1990-х годов. В 2008–2012 гг. на фоне близкой к норме динамики индекса наблюдались значительные отрицательные аномалии, указывающие на начало следующей (отрицательной) фазы его колебаний. В последнее десятилетие (2010–2018 гг.) выявлено преобладание меридионального переноса воздушных масс над широтным. Зональная циркуляция явно усиливалась в середине весны и осенью, в конце весны и летом (май–август) погодные условия определялись меридиональными потоками воздуха (Поддубный и др., 2020).

Межгодовая и внутригодовая изменчивость главных характеристик гидрологического режима Рыбинского вдхр. — составляющих водного баланса, проточности, уровня и температуры воды — определяется режимом притока речных вод и регулированием стока воды через гидротехнические сооружения ГЭС (Эдельштейн, 1988). Непосредственное влияние на термический режим водоемов оказывает температура воздуха. В относительно стационарный по климатическим условиям период до 1976 г. средняя температура воздуха на побережье Рыбинского водохранилища была 12.5°C. С началом периода потепления (1977–1999 гг.) температура почти не изменилась (12.7°C), однако, после 2000 г. стала на 0.8–1.0°C выше (табл. 1). Наиболее существенное повышение температуры воздуха за годы потепления на 2.0–2.5°C отмечено в зимние месяцы, что способствовало более раннему очищению ото льда акватории водохранилища весной и более позднему появлению ледовых явлений осенью. По сравнению с соответствующими средними многолетними датами 3 мая и 17 ноября эти сроки сдвинулись на 26 апреля и 22 ноября, а средняя продолжительность безледного периода увеличилась с 198 сут (1947–1976 гг.) до 211 сут (2001–2014 гг.).

С повышением температуры воздуха связано повышение температуры воды ($r = 0.83$), средние значения которой увеличились с 13.7 до 15.2–15.7°C (табл. 1). Для всего периода потепления 1977–2019 гг. выявлена тенденция к повышению средней за май–октябрь температуры воды водохранилища (рис. 2). Скорость этого повышения достигает 0.72°C/10 лет (Законнова, 2021). Температура воды достаточно тесно положительно связана с изменчивостью NAO ($r = 0.55$).

При сравнении многолетних рядов притока, осадков и уровня водохранилища (рис. 2) в период с мая по октябрь выявлены их достаточно тесные корреляционные зависимости ($r = 0.60$). Достоверной связи гидрологических параметров с NAO не обнаружено.

Водный режим водохранилища определяется циклами общей увлажненности, в которых выделяют многоводные и маловодные фазы. Многоводные периоды, в отличие от маловодных, характеризуются преобладанием циклонального типа погоды, повышенными показателями поверхностного притока, уровня воды, ветровой активности, но более низкой температурой. За весь цикл многолетних наблюдений на основе интегральной кривой притока в водохранилище выделено три маловодные (1963–1976, 1996–2003, 2014–2016 гг.) и четыре многоводные (1951–1962, 1977–1995, 2004–2013, 2017–2020 гг.) фазы, к которым в соответствии с модульными

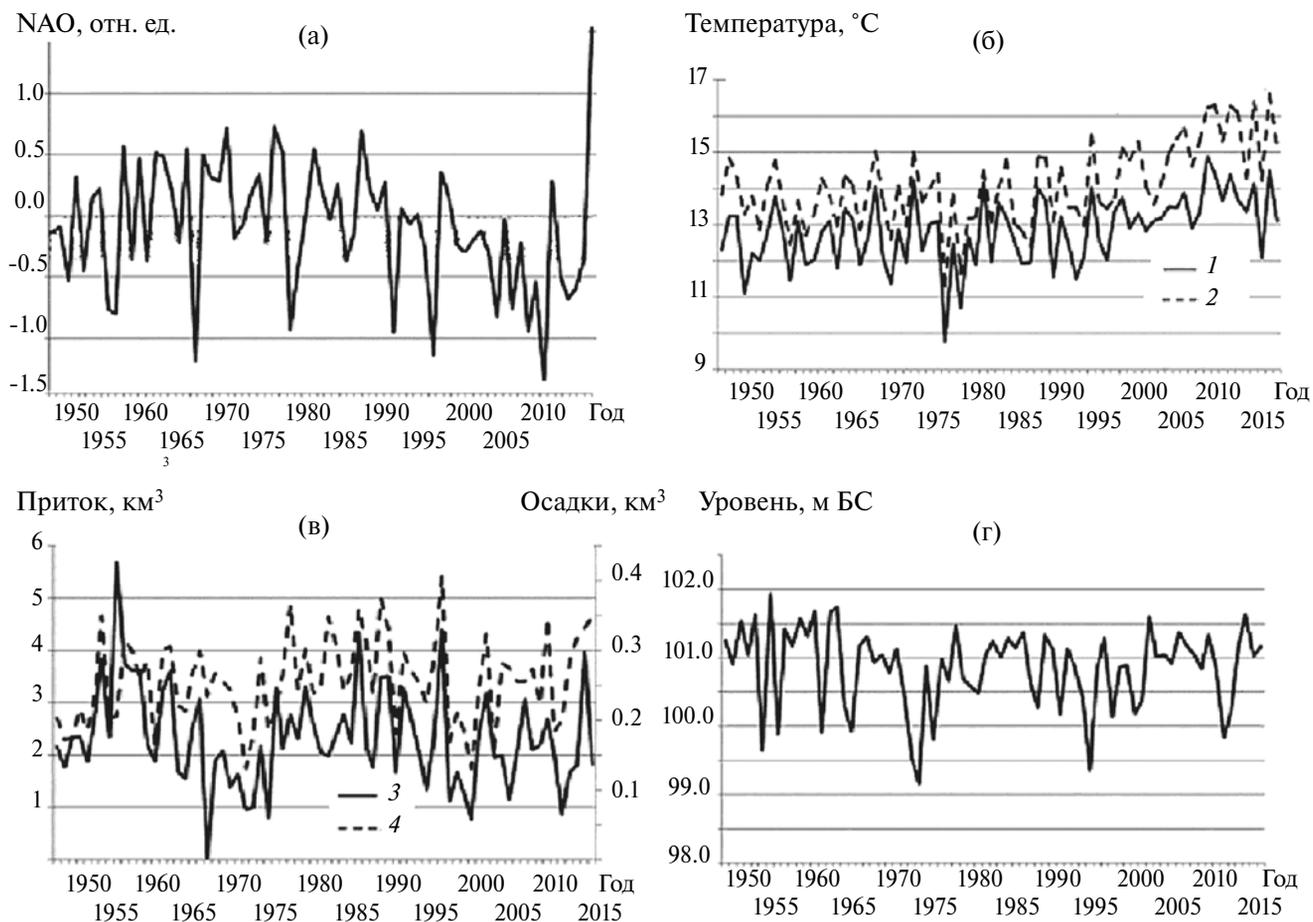


Рис. 2. Многолетняя динамика гидрометеорологических характеристик Рыбинского водохранилища: а — годовой индекс NAO; б — средняя за вегетационный сезон температура воздуха (1) и воды (2); в — объем поверхностного притока (3) и осадков на зеркало водохранилища (4); г — уровень воды в водохранилище.

коэффициентами притока относятся 29 маловодных, 25 многоводных и 16 средних по водности лет. Температура воздуха, а также прогрев воды в маловодные и многоводные периоды характеризуется близкими показателями. Объем поверхностного притока, который достигал 16.20 км^3 в 1972 г. и 53.39 км^3 в 1990 г. при средней величине 31.57 км^3 , в многоводные фазы в среднем увеличивается на 1 км^3 (табл. 2).

Все фазы водности включают годы с экстремальными или нетипичными для данного периода условиями. В экстремальные по водности годы существенно меняется структура притока. В многоводном 1990 г. максимальный объем притока отмечен в марте—мае вследствие раннего половодья, а также и во время летне-осенних дождевых паводков (39.5 и 36% годового поступления соответственно). В маловодном 1972 г. доля весеннего притока выросла до 58.7%, роль атмосферных осадков в водном балансе была незначительной. Маловодный 1972 г. характеризовался высокой летней температурой воды,

которая в среднем за май—октябрь была на 1.9°C выше, чем в 1990 г. Самая высокая за время существования водохранилища температура водной массы в июле—августе ($>25^\circ\text{C}$) наблюдалась в 2010 г., а самая низкая (всего $16.5\text{--}18.5^\circ\text{C}$) — в многоводном 2017 г. при температуре воздуха на $1\text{--}2^\circ\text{C}$ ниже нормы.

С началом потепления изменился кислородный режим водохранилища. До начала 1970-х годов дефицит кислорода у дна в летнее время регистрировали в единичных случаях (Рыбинское..., 1972), заметного ухудшения кислородного режима в период открытой воды до 2010 г. не отмечали. Впервые его выявили в аномально жаркое лето 2010 г., когда вода прогрелась до 29°C у поверхности и до 26°C у дна, вызвав интенсивное выделение газов из донных отложений и дефицит растворенного кислорода в слое воды глубже 5 м. В 2011—2016 гг. низкое содержание растворенного кислорода у дна обнаруживали во всех четырех плесах (Структура..., 2018).

Таблица 1. Средние за вегетационный период (май–октябрь) гидрометеорологические и гидрологические характеристики Рыбинского водохранилища до начала потепления (1947–1976 г.) и в период климатических изменений после 1977 г.

Показатель	Годы			
	1947–1976	1977–1999	2000–2019	2010–2019
Температура воздуха, °С	12.5	12.7	13.5	13.8
Температура воды, °С	13.7	13.7	15.2	15.7
Объем притока, км ³	2.4	2.6	2.0	2.1
Уровень, м БС	100.86	100.80	101.09	100.90
Электропроводность, мкСм/см	187*	176**	206	206
Прозрачность, см	155*	128**	126	114
Цветность, град	42*	53**	57	60

*1960–1976 гг.,

** 1986–1998 гг.

Таблица 2. Средние за вегетационный период (май–октябрь) гидрометеорологические и гидрологические характеристики Рыбинского водохранилища в разные фазы водности

Показатель	Маловодные годы			Многоводные годы			
	1963–1976	1996–2003	2014–2016	1951–1962	1977–1995	2004–2013	2017–2019
Температура воздуха, °С	12.6	13.0	13.7	12.5	12.6	13.8	13.2
Температура воды, °С	13.7	14.2	15.6	13.5	13.7	15.4	15.3
Объем притока, км ³	1.8	1.9	1.4	3.2	2.6	2.3	2.6
Уровень, м БС	100.5	100.5	100.4	101.1	100.9	101.1	101.3
Электропроводность, мкСм/см	193	191	252	178	175	195	201
Прозрачность, см	159	135	113	148	128	128	118
Цветность, град	43	53	50	40	54	55	65

В рассматриваемые периоды произошли изменения гидрофизических и химических характеристик водохранилища. Электропроводность воды, отражающая сумму минеральных солей, увеличилась и в целом зависела от объема притока в водоем. Прозрачность воды, зависящая от интенсивности ветрового волнения и массового развития фитопланктона, уменьшилась в связи с повышением температуры воды и выросшей продукцией фитопланктона. Цветность воды, указывающая на присутствие аллохтонного органического вещества, несколько увеличилась (табл. 1). В последнем случае на величину цветности могло повлиять как уменьшение объема притока, так и его внутригодовое перераспределение (увеличение в осенние и зимние месяцы) в современный период.

В Рыбинском вдхр. выявлены значительные межгодовые вариации характеристик планктона. Период колебаний концентрации хлорофилла, бактериопланктона и биомассы зоопланктона ~10 лет, биомассы зоопланктона – ~20 лет (Романенко,

1985; Пырина, 2000; Лазарева и др., 2001; Копылов, Косолапов, 2008; Лазарева, 2010).

Бактериопланктон. Оптимальная для развития бактериопланктона температура воды в вегетационный период выше естественной (Романенко, 1985). Поэтому в годы с более высоким прогревом воды в большинстве случаев регистрируют и более высокие средние за вегетационный период значения численности, биомассы и продукции бактериопланктона. Подтверждением служат высокие коэффициенты корреляции между этими структурно-функциональными показателями бактериопланктона и температурой воды ($r_s = 0.73, 0.57$ и 0.64 соответственно). Получены так же высокие положительные коэффициенты корреляции численности, биомассы и продукции бактериопланктона с концентрацией Хл a ($r_s = 0.62–0.80$) и с первичной продукцией планктона ($r_s = 0.61–0.86$) – ключевого источника органического углерода для гетеротрофного бактериопланктона.

За период наблюдений с 1954 по 2020 гг. в водохранилище поступательно увеличивалась

$N_{\text{Вас}}$ (рис. 3). Средняя за вегетационный период $N_{\text{Вас}}$ начала расти еще до начала потепления и в 1965–1976 гг. в 1.2 раза превышала таковую в 1954–1964 гг. В 1977–1995 гг. $N_{\text{Вас}}$ стала в среднем в 1.4 раза выше, чем до начала потепления. В XXI в. средняя $N_{\text{Вас}}$ возросла по сравнению с 1977–1995 гг. в 1.7 раза (табл. 3).

Продукция бактериопланктона оставалась неизменной до конца XX в., но увеличилась вдвое в XXI в. При этом средние суточные Р/В-коэффициенты в конце XX в. и начале XXI в. были близкими (табл. 3). Эффективность бактериального роста до и после повышения температуры воды в водохранилище была примерно одинаковой и в среднем достигала 0.3 (Романенко, 1985; Косолапов и др., 2014). Также в два раза увеличилась интенсивность дыхания бактерий, за счет чего выросло образование CO_2 и его эмиссия в атмосферу.

Средняя за период вегетации интенсивность фотосинтеза в XXI в. была в 1.4 раза выше, чем в 1977–1995 гг., и в 1.7 раза выше, чем в 1965–1976 гг. В конце XX в. одновременно с уменьше-

нием прозрачности воды произошло уменьшение интегральной первичной продукции планктона. В итоге ее среднее значение в 2005–2020 гг. было выше, чем в 1965–1976 гг. только в 1.1 раза. В 1965–1976 гг. между интегральной первичной продукцией и прозрачностью воды отмечена тесная положительная связь ($r_s = 0.55$), в 1977–1995 гг. она была более слабой ($r_s = 0.34$), а в 2005–2020 гг. отсутствовала.

В водохранилищах р. Волги деструкционные процессы преобладают над продукционными (Романенко, 1985; Минеева, 2009). Основная причина этого — значительное поступление в водоемы аллохтонного органического вещества. В Рыбинском вдхр. получены высокие значения отношения продукции гетеротрофного бактериопланктона к первичной продукции планктона (табл. 3). Они свидетельствуют, что в метаболизм микробных планктонных сообществ включается органическое вещество, не только вновь синтезированное автотрофами, но и поступающее с водосбора. В последнее десятилетие наблюдается постоянное превышение интегральных (под 1 м^2)

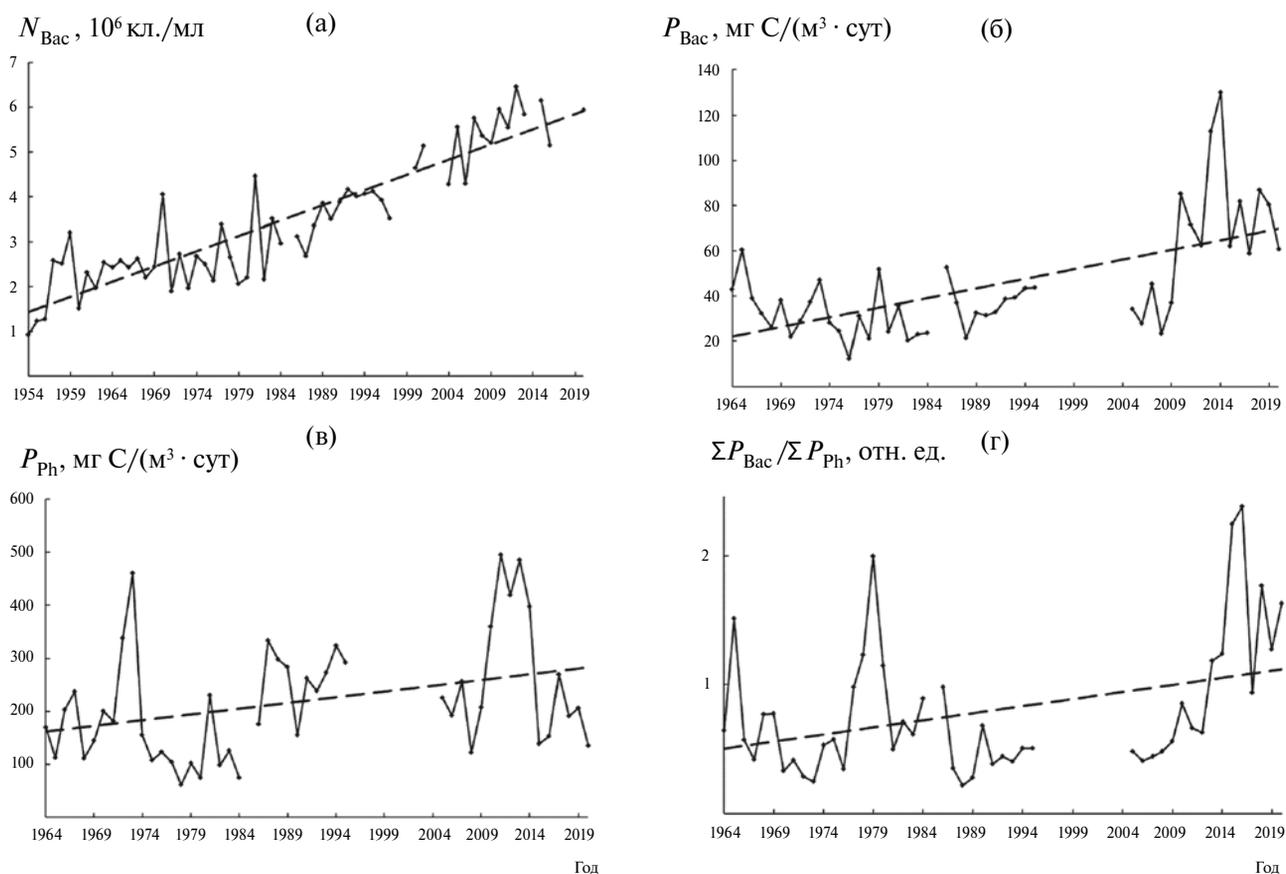


Рис. 3. Многолетняя динамика средних за вегетационный сезон микробиологических показателей в Рыбинском водохранилище: а — численность бактериопланктона ($N_{\text{Вас}}$); б — продукция бактериопланктона ($P_{\text{Вас}}$); в — интенсивность фотосинтеза фитопланктона (P_{Ph}); г — соотношение бактериальной продукции и первичной (в сумме с внеклеточной продукцией водорослей) продукции в толще воды под 1 м^2 ($\Sigma P_{\text{Вас}}/\Sigma P_{\text{Ph}}$). Пунктирные линии — линии тренда.

Таблица 3. Средние за вегетационный период (май–октябрь) значения микробиологических параметров в толще воды Рыбинского водохранилища до начала потепления (1965–1976 гг.) и в период климатических изменений после 1977 г.

Показатель	Годы		
	1965–1976	1977–1995	2005–2020
Численность бактериопланктона, 10^6 кл./мл	2.52 ± 0.16	3.34 ± 0.18	5.55 ± 0.14
Биомасса бактериопланктона, мг С/м ³ ($B_{\text{Вас}}$)	–	87 ± 2	116 ± 5
Бактериальная продукция, мг С/(м ³ · сут)	33.8 ± 3.68	33.5 ± 2.4	66.8 ± 8.0
$P_{\text{Вас}}$, мг С/(м ² · сут)	339 ± 37	314 ± 23	692 ± 80
Первичная продукция, мг С/(м ³ · сут) (P_{Ph})	165 ± 21	195 ± 22	274 ± 32
ΣP_{Ph} , мг С/(м ² · сут)	569 ± 88	482 ± 59	634 ± 53
$P_{\text{Вас}}/B_{\text{Вас}}$	–	0.40 ± 0.01	0.45 ± 0.05
$\Sigma P_{\text{Вас}}/\Sigma P_{\text{Ph}}^*$	0.58 ± 0.10	0.71 ± 0.10	1.0 ± 0.15

Примечание. Приведены средние величины со стандартной ошибкой, “–” – данные отсутствуют. * – суммарная клеточная и внеклеточная продукция фитопланктона.

средних за вегетационный период значений бактериальной продукции над первичной продукцией планктона (до 2.38 в 2016 г.). По-видимому, роль продукции фитопланктона в обеспечении потребностей бактериопланктона органическим углеродом снижается, а роль аллохтонного органического вещества и, возможно, органического вещества, образуемого высшей водной растительностью, возрастает.

Содержание Хл *a* в воде Рыбинского вдхр. за весь период наблюдений с 1969 г. изменялось от 1–3 до 150 мкг/л. Верхний предел до начала потепления не превышал 50 мкг/л, впоследствии стал существенно выше. Экстремальные величины, как правило, отмечались в разгар лета при массовом развитии цианобактерий (синезеленых водорослей), интенсивность и продолжительность вегетации которых увеличились в последние годы (Корнева, 2015; Минеева, 2016).

Средние за вегетационный сезон концентрации Хл *a* варьировали от 5 до 22 мкг/л (рис. 4). При устойчивом росте температуры воды в водохранилище отмечена достоверная тенденция к увеличению содержания Хл *a*, которое выросло в 1.4 раза за весь период потепления (1977–2021) и в 1.9 раза после 2010 г. (табл. 4). Годовой прирост Хл *a*, составивший 0.40 ± 0.03 мкг/л ($R^2 = 0.75$) за 50 лет наблюдений, менялся от 1.2 ± 0.1 мкг/л в 1969–1984 гг. до 2.2 ± 0.3 мкг/л в 1987–1996 гг. и до 2.4 ± 0.4 мкг/л в 2010–2019 гг. (Минеева, 2022). Таким образом, потепление в целом интенсифицировало развитие фитопланктона в водохранилище. Однако коэффициент корреляции между среднесезонным содержанием Хл *a* и температурой воды за весь период исследований ($r = 0.33$) свидетельствует об ее слабом влиянии на развитие фитопланктона.

Многолетняя динамика Хл *a* представляет собой ломаную линию с чередованием подъемов и спадов (рис. 4). Формирование пиков и спадов Хл *a* характеризуется периодичностью, которая близка к 11-летнему циклу солнечной активности, оцениваемой по числам Вольфа (Структура..., 2018). Аналогичные связи выявлены для многолетней динамики продуктивности фитопланктона водохранилища во второй половине XX в. (Пырина, 2000; Литвинов и др., 2005; Пырина др., 2006). Фитопланктон водохранилища не испытывает дефицита биогенных веществ (Корнева, 1993, 2015; Минеева и др., 2021), сезонные изменения которых происходят в пределах естественных колебаний и свидетельствуют о стабилизации их режима в последние 40 лет (Степанова и др., 2013).

Четких изменений Хл *a* при смене фаз водности не прослеживается (табл. 5). В каждую последующую фазу содержание Хл *a* может или увеличиваться, или уменьшаться по сравнению с предыдущей. Более высокие величины, которые в двух случаях отмечены с наступлением многоводного периода, обусловлены, вероятно, дополнительным поступлением в толщу воды питательных веществ. Оно происходит за счет их смыва с водосборной территории обильными атмосферными осадками, а также при взмучивании донных отложений в результате ветрового воздействия, которому часто подвергается акватория крупного мелководного водоема с высоким коэффициентом открытости. Средние концентрации Хл *a*, рассчитанные для всех маловодных и многоводных лет в период потепления (13.3 ± 0.3 и 12.8 ± 0.8 мкг/л соответственно), значимо не различаются ($t = 0.70$), хотя первый показатель незначительно выше второго.

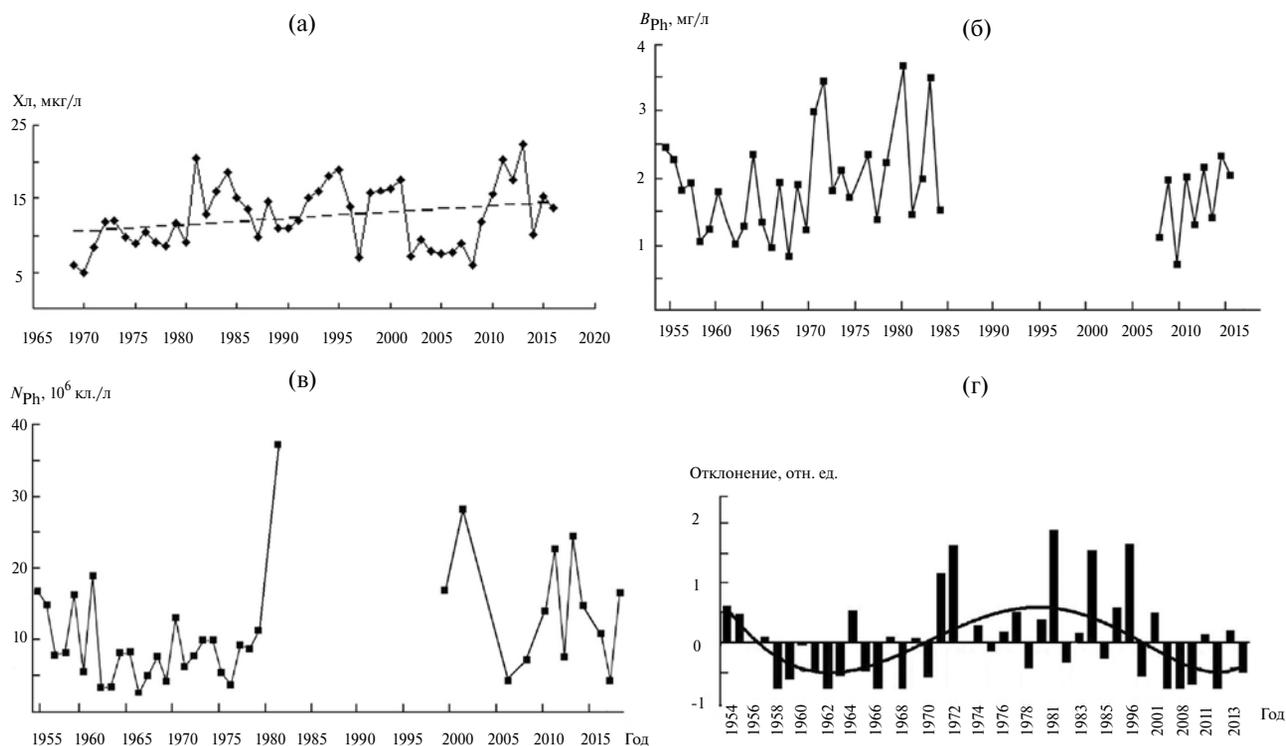


Рис. 4. Многолетняя динамика средних за вегетационный сезон показателей развития фитопланктона Рыбинского водохранилища: а — содержание Хл *a* (пунктир — линия тренда), б — биомасса фитопланктона ($B_{рпн}$), в — численность фитопланктона ($N_{рпн}$), г — отклонение биомассы от среднего показателя.

Таблица 4. Содержание хлорофилла и биомасса фитопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища до начала потепления (1969–1976 гг.) и в период климатических изменений после 1977 г.

Показатель	Годы			
	1969–1976	1977–1999	2000–2020	2010–2020
Хл <i>a</i> , мкг/л	9.0 ± 0.4	12.4 ± 0.3	13.9 ± 0.5	17.2 ± 0.7
$B_{рпн}$, мг/л	$1.76 \pm 0.14^*$	2.18 ± 0.25	1.56 ± 0.18	1.66 ± 0.18

Примечание. Представлены средние величины со стандартной ошибкой.

*Данные 1954–1976 гг.

Таблица 5. Содержание хлорофилла и биомасса фитопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища в разные фазы водности

Показатель	Маловодные периоды, годы			Многоводные периоды, годы			
	1969–1976	1996–2003	2014–2016	1951–1962	1977–1995	2004–2013	2017–2020
Хл <i>a</i> , мкг/л	9.0 ± 0.4	10.8 ± 1.0	15.9 ± 1.3	—	12.6 ± 0.3	15.1 ± 0.7	10.8 ± 0.6
$B_{рпн}$, мг/л	1.83 ± 0.20	2.00 ± 0.30	1.60 ± 0.26	1.64 ± 0.18	2.26 ± 0.27	1.21 ± 0.25	2.18 ± 0.14

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

Максимальное развитие водорослей, сопровождаемое всплеском Хл *a* и его высокими средними концентрациями, отмечается в годы с преобладанием антициклонального типа погоды, небольшим количеством осадков, низким уровнем водохранилища, повышенным прогревом водной толщи и преобладанием штилей (Пыри-

на, 2000; Минеева 2004; Пырина и др., 2006). Для региона водохранилища такие условия были отмечены в 1972, 1973, 1981, 1984, 1994, 1995, 2000, 2001, 2011–2013 годах, одни из которых относятся к маловодной, другие к многоводной фазе. Условия этих лет давали толчок для интенсивного развития фитопланктона, которое постепенно

снижалось после подъема, но оставалось в целом на более высоком уровне, чем в предыдущий период, отражая повышение трофии водоема. Среди этих лет выделялся летний сезон 2010 г., условия которого послужили мощным триггером для последующего интенсивной вегетации фитопланктона в 2011–2013 гг. (рис. 4).

Развитие фитопланктона водохранилища в значительной степени контролируется совокупностью рассмотренных выше климатических и гидрологических характеристик. Об этом свидетельствует высокий коэффициент детерминации между ними и средним за сезон содержанием Хл *a* ($R^2 = 0.93$). К наиболее значимым факторам, выделенным с помощью пошаговой регрессии, относятся объем поверхностного притока, количество осадков, электропроводность (минерализация) и прозрачность воды.

При определенной цикличности многолетней динамики Хл *a*, близкой к 11-летнему циклу солнечной активности, теснота и направленность его связи с факторами среды меняется. В первые годы исследований до начала потепления содержание Хл *a* было достоверно связано с уровнем воды в водохранилище и зимним индексом NAO ($r_s = -0.62$ и 0.76). В конце XX в. (1977–1999 гг.) выявлена умеренная положительная связь Хл *a* с температурой воды, зимним индексом NAO и отрицательная — с уровнем воды ($r_s = 0.44$, 0.48 , -0.43 соответственно). В период 2000–2019 гг. в список факторов вошли температура воды и числа Вольфа ($r_s = 0.66$ и 0.48), прозрачность и уровень воды ($r_s = -0.69$ и -0.38). За весь период потепления умеренная отрицательная связь Хл *a* обнаружена с прозрачностью и уровнем воды ($r_s = -0.30$). В последние годы (2009–2020) динамика Хл *a* тесно связана с водным режимом водохранилища. Для средних за сезон концентраций Хл *a* получены отрицательные коэффициенты корреляции с параметрами водности ($r_s = -0.65$ с объемом притока и количеством осадков, -0.85 с уровнем воды), усилилась зависимость от температуры и чисел Вольфа ($r_s = 0.71$ и 0.81) (Mineeva, 2022).

Интегральным показателем экологического состояния водоема служат средние за вегетационный сезон концентрации Хл *a*. Из 51 года наблюдения в 18 случаях водохранилище характеризовалось как мезотрофное (Хл *a* < 10 мкг/л), в 18 — как умеренно эвтрофное (10–15 мкг/л) и в 15 — как эвтрофное (15–22 мкг/л). Самые высокие концентрации Хл *a*, отражающие эвтрофное состояние водохранилища, чаще отмечаются в период потепления.

Фитопланктон. В отличие от содержания Хл *a*, положительный тренд в межгодовой динамике V_{ph} намного слабее ($r = 0.31$). Однако средняя V_{ph} , постепенно увеличивавшаяся после 1970 г.,

в 1971–2001 гг. достигла 2.24 ± 0.18 мг/л и стала достоверно выше, чем в 1954–1970 гг. (1.56 ± 0.13 мг/л) (табл. 4). Отставание прироста V_{ph} от содержания Хл *a* связано с изменением размерного состава фитопланктона — постепенным многолетним увеличением доли мелкоклеточных видов *r*-стратегов, обладающих более высокой скоростью роста (Корнева, 2015; Структура..., 2018). В многолетней (1954–2016 гг.) динамике средневегетационной V_{ph} можно выделить три периода. В 1958–1970 гг. частота и величина отрицательных отклонений от средней многолетней величины была выше положительных отклонений; положительные отклонения преобладали в 1971–2001 гг., а после 2001 г. ситуация первых 15 лет наблюдений повторилась (рис. 4) (Структура..., 2018). В многоводные годы средняя V_{ph} была выше, чем в маловодные (табл. 5).

Начиная с 1981 г., в сезонной динамике V_{ph} выделяется летний пик, обусловленный развитием цианобактерий, который стал превалировать над весенним максимумом диатомей. В отличие от V_{ph} , средневегетационная численность фитопланктона, начиная с 1981 г., возросла вдвое (рис. 4). При этом почти втрое увеличилась средняя биомасса цианобактерий и вдвое снизилась биомасса диатомовых водорослей (Корнева, 2015; Структура..., 2018).

Средневегетационная V_{ph} Рыбинского вдхр. достоверно положительно связана с температурой воды и индексом NAO ($r = 0.43$ и 0.51), но отрицательно с уровнем воды и скоростью ветра ($r = -0.48$ и -0.44). С возрастанием количества атмосферных осадков, с которыми хорошо скоррелирован уровень воды водохранилища, происходит увеличение удельного водосбора и притока гумифицированных вод с поверхностным стоком, что характерно для всех водоемов, расположенных в гумидной зоне. Это подтверждает прямая линейная связь между количеством осадков и цветностью воды (Корнева, 2015). Увеличение количества осадков, с которым отрицательно связана прозрачность воды, способствует уменьшению глубины проникновения солнечной радиации и ухудшению световых условий в водоеме. Это может сдерживать развитие фитопланктона.

При преобладании погоды антициклонального типа и усилении поступления солнечной радиации наблюдается снижение скорости ветра и скорости ветровых течений, которые преобладают в Рыбинском вдхр. (Литвинов, 2000). Это способствует увеличению V_{ph} , о чем свидетельствует ее обратная связь со скоростью ветра.

Гидростроительство на р. Волге и изменение климата, повлекшие за собой трансформацию гидрологического и гидрохимического ре-

жима реки, стали причиной распространения чужеродных видов планктонных водорослей (Korneva, 2007, 2014, 2015). Постепенное увеличение минерализации воды в Рыбинском водохранилище (Законнова, Литвинов, 2005) способствовало прогрессивному распространению солоновато-водных видов. К настоящему времени в водохранилище выделяют семь видов-вселенцев, из них шесть диатомовых — *Skeletonema subsalsum* (Cleve-Euler) Bethge, *S. potamos* (Weber) Hasle, *Actinocyclus normanii* (W. Gregory ex Greville) Hust., *Thalassiosira lacustris* (Grun.) Hasle (Syn. *Coscinodiscus lacustris* Grun., *T. bramaputrae* (Ehr.) Håk. et Locker), *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal, *Conticribra weissflogii* (Grunow) Stachura-Suchoples et Williams (Syn. *Thalassiosira weissflogii* (Grun.) G. Fryxell & Hasle) и один вид динофитовых водорослей *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Syn. *P. rhomboides* Krachmalny) (Korneva, 2007, 2014; Korneva et al., 2015). Только два вида *Skeletonema subsalsum* и *Actinocyclus normanii*, выдерживающие высокий уровень содержания органического вещества, достигают существенного

развития в планктонных альгоценозах водохранилища. Получена достоверная положительная связь между максимальной численностью *Skeletonema subsalsum* и средней по водоему температурой воды в 1987–2007 гг. ($r = 0.39$). Непрерывный рост температуры воды водоема с середины 1970-х годов способствовал также увеличению числа сезонных популяционных пиков этого вида (Корнева, 2015). Дальнейшей экспансии солоновато-водных видов водорослей может способствовать увеличение минерализации пресных вод, ожидаемое на фоне глобального потепления (Гопченко, Лобода, 2000; Korneva, 2007, 2014).

Зоопланктон. По данным многолетних исследований (1956–2018 гг.), средняя за май–октябрь общая B_{Zoo} изменялась почти на порядок (от 0.25 до 2.1 г/м³) (рис. 5), а N_{Zoo} — более чем в шесть раз (от 30 до 190 тыс. экз./м³). В многолетнем аспекте выявлены значительные межгодовые вариации характеристик зоопланктона. Период колебаний N_{Zoo} достигает ~10 лет, B_{Zoo} — ~20 лет (Лазарева и др., 2001). В период потепления (1976–2018 гг.) B_{Zoo} выросла в среднем в 2.5 раза (табл. 6).

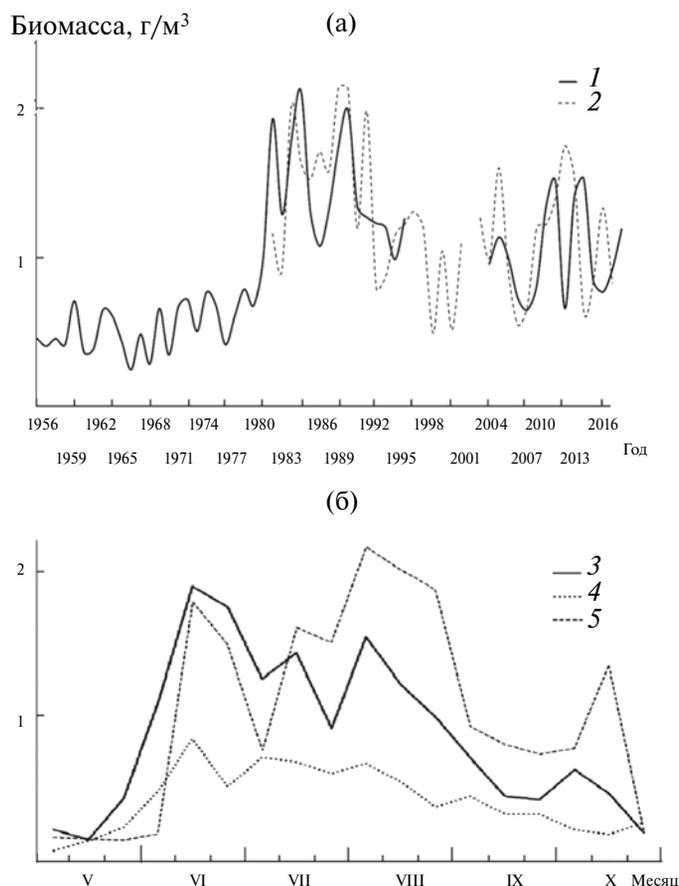


Рис. 5. Многолетняя (а) и сезонная (б) динамика биомассы зоопланктона Рыбинского водохранилища. 1 — средняя за вегетационный период (май–октябрь), 2 — средняя летняя (июль–август), 3 — в многоводную фазу гидрологического цикла до потепления (1951–1962 гг.), 4 — в многоводную фазу гидрологического цикла в период потепления (2004–2013 гг.), 5 — в 2010 г.

Наибольшие средние за вегетационный период (май–октябрь) значения B_{Zoo} (>1.3 г/м³) отмечены в 1980–1995 гг. (рис. 5). Резкое увеличение B_{Zoo} в 1980-х годах связывали с антропогенным эвтрофированием и биосток из Шекснинского водохранилища, заполненного в 1963 г. (Ривьер, 1988). Позже установлено, что рост B_{Zoo} определяется увеличением численности ракообразных (роды *Daphnia*, *Bosmina*, *Mesocyclops* и *Eudiaptomus*), которые были обильны и в 2000-х годах (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2010; Структура..., 2018). Доля ракообразных в N_{Zoo} в течение всего периода наблюдений выросла с 30 до 50%. Численность Cladocera увеличилась в 1.6 раза, Copepoda — в 1.9 раза. При этом обилие коловраток и N_{Zoo} варьировали без какой-либо тенденции. Различия состава доминантных видов и их соотношения в теплые и холодные годы наблюдали и до начала потепления в 1950–1970-х годах (Рыбинское..., 1972; Ривьер и др., 1982).

В 1960–1970-х годах до начала потепления средняя суточная продукция зоопланктона (0.21 ккал/м²) соответствовала таковой в олиготрофных и мезотрофных водоемах (Владимирова, 1974). В начале XXI в. (2004–2010 гг.) она выросла до 0.34–0.52 ккал/м² и стала характерной для эвтрофных водоемов (Лазарева, Соколова, 2015).

Обилие зоопланктона различалось в разные фазы гидрологического цикла. В маловодные пе-

риоды N_{Zoo} и, особенно, B_{Zoo} были существенно ниже, чем в многоводные, что наиболее заметно в период потепления (табл. 7). Средняя B_{Zoo} в маловодные фазы достигала 0.58 ± 0.04 г/м³, N_{Zoo} — 74 ± 5 тыс. экз./м³, в многоводные — 1.1 ± 0.1 г/м³ и 98 ± 6 тыс. экз./м³ соответственно. Высокое обилие зоопланктона в многоводную фазу, вероятно, определялось увеличением биостока из сопредельных Угличского и Шекснинского водохранилищ. Особенно сильное влияние биосток может оказывать на обилие копепоид, зимующие стадии которых поднимаются в планктон ранней весной и с паводковыми водами в большом количестве поступают и аккумулируются в обширном озеровидном Рыбинском вдхр.

В период потепления N_{Zoo} и B_{Zoo} увеличились как в маловодную фазу (в 1.4–1.5 раза), так и в многоводную фазу (в 1.3–2.5 раза). Максимальный рост зарегистрирован для B_{Zoo} . Количество ракообразных было наибольшим (>70 тыс. экз./м³) в аномально жарком 2010 г. и последующие теплые 2011 и 2013 гг. Обилие меропланктона, представленного личинками моллюсков рода *Dreissena*, снизилось в три раза (до <6 тыс. экз./м³) после длительного периода (~2 мес) летнего дефицита кислорода в июле–августе 2010 г. и до сих пор не восстановилось.

Потепление климата изменило сезонный ход развития сообщества. Во второй половине лета

Таблица 6. Обилие зоопланктона и его основных групп в пелагиали Рыбинского водохранилища до начала потепления (1956–1976 гг.) и в период климатических изменений после 1977 г.

Показатель	Годы			
	1956–1976	1977–1995	2004–2018	Среднее за 1977–2018
B_{Zoo} , г/м ³	0.51 ± 0.02	1.31 ± 0.05	1.03 ± 0.04	1.27 ± 0.09
N_{Zoo} , тыс. экз./м ³ :				
общая	83.4 ± 4.1	87.9 ± 4.6	107.3 ± 4.7	96.9 ± 6.6
Cladocera	9.1 ± 0.5	15.0 ± 0.6	14.9 ± 1.1	15.0 ± 1.0
Copepoda	16.7 ± 0.7	28.7 ± 1.1	35.5 ± 1.3	31.7 ± 2.1
Crustacea	25.8 ± 1.0	43.7 ± 1.5	50.3 ± 1.9	46.7 ± 2.7
Rotifera	57.6 ± 3.8	44.2 ± 3.6	57.0 ± 3.7	50.2 ± 4.4

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

Таблица 7. Обилие зоопланктона и его основных групп в пелагиали Рыбинского водохранилища в маловодные и многоводные фазы водности

Показатель	Маловодные годы		Многоводные годы			
	1963–1976	2014–2016	1951–1962	1977–1995	2004–2013	2017–2020
B_{Zoo} , г/м ³	0.54 ± 0.02	0.82 ± 0.04	0.46 ± 0.04	1.31 ± 0.05	1.02 ± 0.10	1.04 ± 0.10
N_{Zoo} , тыс. экз./м ³ :						
общая	70.5 ± 4.3	97.1 ± 9.7	109.5 ± 7.7	87.9 ± 4.6	104.6 ± 13.5	111.9 ± 15.0
Cladocera	8.1 ± 0.6	18.5 ± 8.7	11.2 ± 0.9	15.0 ± 0.6	14.2 ± 2.2	17.4 ± 3.9
Copepoda	15.3 ± 0.7	28.9 ± 4.2	19.4 ± 1.3	28.7 ± 1.1	35.0 ± 4.5	29.6 ± 3.1
Crustacea	23.4 ± 1.1	47.3 ± 4.5	30.6 ± 1.9	43.7 ± 1.5	49.1 ± 6.4	47.0 ± 5.0
Rotifera	47.1 ± 3.8	49.8 ± 5.2	78.9 ± 7.5	44.2 ± 3.6	55.5 ± 8.1	64.9 ± 12.6

Примечание. Даны средние величины со стандартной ошибкой.

(июль–август) стал отчетливо формироваться второй максимум B_{Zoo} в августе (рис. 5), удлинился период массового развития летнего зоопланктона. Изменение сезонного цикла зоопланктона стало одним из наиболее заметных откликов сообщества на потепление. Августовский максимум B_{Zoo} , удлинение периода массового развития летнего зоопланктона более чем на две недели, превалирование августовского пика B_{Zoo} над июльским были особенно хорошо выражены летом аномально жаркого 2010 г. В начале 1950-х годов сезонное развитие зоопланктона характеризовалось двумя пиками N_{Zoo} и B_{Zoo} , наблюдавшимися в июне и сентябре–октябре, в середине лета часто отмечали продолжительный минимум B_{Zoo} (Мордохай-Болтовская, 1956; Рыбинское..., 1972). За весь период наблюдений максимальная B_{Zoo} выросла с <1 г/м³ до 1.9–2.2 г/м³ и в настоящее время стала вдвое выше, чем до потепления. Кроме того, стал заметным небольшой подъем биомассы осенью в октябре.

К изменению сезонной динамики зоопланктона привело увеличение количества дафний (*Daphnia galeata* Sars, 1863), а также циклопидных копепоид (*Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863)), высокая численность которых наблюдается во второй половине лета. В XXI веке в водохранилище выявлена тенденция к смещению сроков фенологических событий сезонного цикла ракообразных, для некоторых видов (*Daphnia galeata*) установлен достоверный сдвиг сроков на 1–2 нед. относительно 1960–1970-х годов (Лазарева, Соколова, 2013). Увеличение температуры воды и продолжительности вегетационного периода, сопровождающие рост обилия зоопланктона, особенно кладоцер рода *Daphnia* и циклопидных копепоид, отмечают также в озерах Европы (Adrian et al., 2006; Wagner, Adrian, 2009; Vadadi-Fülöp et al., 2012; Carter et al., 2017).

В течение всего периода наблюдений обилие зоопланктона и отдельных его групп тесно положительно коррелировало с температурой воды, отражающей скорость биотических процессов, и концентрацией хлорофилла, характеризующей обеспеченность пищей фильтраторов и всеядных видов. Кроме того, численность кладоцер и копепоид, а также B_{Zoo} положительно коррелировали с зимним индексом NAO. Выявлена обратная корреляция B_{Zoo} и численности копепоид с прозрачностью воды, которая определялась снижением прозрачности летом при высокой концентрации планктона. Наиболее важными факторами для динамики обилия зоопланктона были концентрация водорослей (по Хл a), годовой приток вод в водохранилище и средняя за вегетационный период температура воды. До 1989 г. основным фактором увеличения B_{Zoo} служило количество фитопланктона ($R^2 = 0.59$), заметный вклад вносили также прогрев воды ($R^2 = 0.14$)

и динамика притока ($R^2 = 0.10$). В последующие годы степень воздействия гидрофизических факторов на зоопланктон снизилась, в 1990–2018 гг. их влияние оказалось не достоверно. Наиболее важной осталась пищевая обеспеченность зоопланктона — содержание Хл a ($R^2 = 0.27$). Вероятно, увеличение обилия зоопланктона привело к росту конкуренции за пищу между составляющими его видами, тогда как прочие факторы отошли на второй план.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетними наблюдениями установлено, что изменение гидрометеорологических характеристик в экосистеме Рыбинского водохранилища, определяющееся климатическими условиями, вышло за пределы самого мягкого сценария потепления климата. Температура воздуха береговой зоны в теплый сезон увеличилась в среднем на 0.9°C, температура воды — на 1.4°C, среднегодовой приток — на 7.5%. Повышение температуры воздуха в зимние месяцы на 2.0–2.5°C способствовало увеличению продолжительности безледного периода с 198 до 211 сут. За годы потепления (1977–2019 гг.) выявлено увеличение средней за май–октябрь температуры воды со скоростью 0.72°C/10 лет, увеличение электропроводности и цветности воды, снижение прозрачности.

В водохранилище зарегистрированы значительные межгодовые вариации характеристик планктона. В межгодовой динамике гетеротрофного бактериопланктона высокие средние за вегетационный период величины численности, биомассы и продукции регистрируются в годы с повышенным прогревом воды. Интенсификацию микробиологических процессов вызвал интенсивный рост температуры воды после 2000 г. Численность бактериопланктона, которая поступательно увеличивалась в течение всего периода наблюдений с 1954 г., в XXI в. выросла в 1.7 раза, продукция и интенсивность дыхания бактерий увеличились вдвое, за счет чего выросло бактериальное образование CO₂ и его эмиссия в атмосферу. В последнее десятилетие наблюдается значительное превышение бактериальной продукции в толще воды над первичной продукцией, свидетельствующее, что в метаболизме микробных сообществ увеличилась доля аллохтонного органического вещества, поступающего с водосбора.

Развитие фитопланктона водохранилища определяется совокупность климатических и гидрологических характеристик, объясняющих высокую долю вариации Хл a ($R^2 = 0.93$). К наиболее значимым факторам, влияющим на содержание Хл a , отнесены объем поверхностного притока, количество осадков, электропроводность (минерализация) и прозрачность воды. При устой-

чивом росте температуры воды отмечено увеличение содержания Хл *a* в 1.4 раза в 1977–2021 гг. и в 1.9 раза после 2010 г. Климатические условия и водный режим определяют вариации трофического статуса водохранилища, который за весь период исследований менялся от мезотрофного до эвтрофного. Концентрации Хл *a* >15 мкг/л, отражающие эвтрофное состояние водохранилища, чаще отмечают в период потепления.

В межгодовой динамике биомассы фитопланктона отмечен достоверный, но более слабый, чем для хлорофилла, положительный тренд. Отставание прироста биомассы от хлорофилла связано с изменением баланса крупноклеточных и мелкоклеточных форм водорослей в сторону постепенного увеличения мелкоклеточных видов (*r*-стратегов), обладающих более высокой скоростью роста. Современные климатические изменения привели к увеличению общей численности фитопланктона за счет цианобактерий, интенсивное развитие которых обусловило формирование продолжительного летнего максимума в сезонной динамике. Рост минерализации воды способствовал появлению, увеличению обилия и разнообразия, а также прогрессивному распространению чужеродных солоновато-водных видов водорослей, адаптированных к высокому содержанию органического вещества.

В период потепления произошло существенное изменение структуры зоопланктона, вызванное ростом численности ракообразных. Количество кладоцер увеличилось в 1.6 раза, копепод — в 1.9 раза, а их общий вклад в общую биомассу сообщества — с 30 до 50%. Средняя суммарная биомасса зоопланктона выросла в 2.5 раза, ее максимум отмечен в 1980–1995 гг. В условиях увеличившегося на две недели периода открытой воды изменилась сезонная динамика сообщества за счет высокой численности рачков. Сформировался мощный позднелетний (июль–август) пик биомассы. Основными факторами, стимулирующими развитие зоопланктона, послужили рост температуры воды, удлинение вегетационного периода и увеличение количества доступной пищи, в первую очередь водорослей и детрита.

Интенсификация гидробиологических процессов особенно отчетливо проявилась после аномально жаркого 2010 г., когда в водохранилище стал формироваться дефицит растворенного кислорода в слое воды глубже 5 м. Условия этого года послужили мощным триггером для последующей интенсивной вегетации фитопланктона с высокими концентрациями хлорофилла в 2011–2013 гг. Позднелетний пик биомассы зоопланктона в 2010 г. оказался выше раннелетнего, а численность ракообразных превысила 70 тыс. экз./м³. При этом после длительного летнего дефицита кислорода в три раза снизилось обилие личинок моллюсков рода *Dreissena*, которое до сих пор не восстановилось.

За весь цикл многолетних наблюдений на основе интегральной кривой притока в водохранилище выделено три маловодные и четыре многоводные фазы. При смене фаз водности четких изменений Хл *a* не прослеживается. Для всех маловодных и многоводных лет в период потепления получены близкие средние концентрации Хл *a* (13.3 ± 0.3 и 12.8 ± 0.8 мкг/л соответственно). В разные фазы гидрологического цикла меняется обилие зоопланктона. В многоводные периоды биомасса зоопланктона в среднем вдвое выше, чем в маловодные, за счет биостока из сопредельных Шекснинского и Угличского водохранилищ.

На фоне квазипериодических колебаний характеристик планктона Рыбинского водохранилища, в период потепления выявлено направленное увеличение обилия и продуктивности, изменение структуры и сезонной динамики всех групп планктона, также отмечено вселение чужеродных солоновато-водных видов водорослей. Таким образом, потепление существенно трансформировало экосистему водохранилища, интенсифицировало процессы эвтрофирования и ухудшило качество воды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственных заданий № 121051100099-5, 121051100104-6, 121051100102-2, 121051100109-1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Литвинов А.С., Поддубный С.А.* 2003. Гидрология и гидрохимия озера Неро. Рыбинск: Изд-во ОАО Рыбинский Дом печати.
- Владимирова Т.М.* 1974. Продукция зоопланктона Рыбинского водохранилища // Биология и продуктивность пресноводных беспозвоночных. Л.: Наука. С. 37.
- Гладышев М.И., Семенченко В.П., Дубовская О.П. и др.* 2011. Влияние температуры воды на содержание незаменимых полиненасыщенных жирных кислот в пресноводном зоопланктоне // Докл. Академии наук РАН. Т. 437. № 1. С. 117.
- Гопченко Е.Д., Лобода Н.С.* 2000. Оценка возможных изменений водных ресурсов Украины в условиях глобального потепления // Гидробиол. журн. Т. 36. № 3. С. 67.
- Дроздов В.В., Смирнов Н.П.* 2011. Влияние крупномасштабных циркуляционных процессов на температурный режим Беломорского региона // Проблемы Арктики и Антарктики. № 3(89). С. 78.

- Евстигнеев В.М., Кислов А.В., Сидорова М.В.* 2010. Влияние климатических изменений на годовой сток рек Восточно-Европейской равнины в XXI в. // Вестн. Москов. ун-та. Сер. 5. География. № 2. С. 3.
- Законнова А.В.* 2021. Климатические изменения термического режима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 94(97). С. 7. <https://doi.org/10.47021/0320-3557-2021-94-7-16>
- Законнова А.В., Литвинов А.С.* 2005. Изменение ионного стока реки Волги за многолетний период // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: Верхневолжское отделение РЭА. Вып. 3. Т. 1. С. 187.
- Иванова М.Б.* 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Китаев С.П.* 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Коломыц Э.Г.* 2003. Региональная модель глобальных изменений природной среды. М.: Наука.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б.* 2008. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б., Масленникова Т.С., Мильникова З.М.* 2018. Продукция гетеротрофного бактериопланктона в крупном мезоэвтрофном водохранилище: значение прижизненных выделений фитопланктона // Сиб. экол. журн. № 1. С. 67. <https://doi.org/10.15372/SEJ20180106>.
- Копылов А.И., Масленникова Т.С., Косолапов Д.Б.* 2019. Сезонные и межгодовые колебания первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище: влияние погодных и климатических изменений // Водн. ресурсы. Т. 46. № 3. С. 270. <https://doi.org/10.31857/S0321-0596463270-277>.
- Косолапов Д.Б., Косолапова Н.Г., Румянцева Е.В.* 2014. Активность и эффективность роста гетеротрофных бактерий Рыбинского водохранилища // Изв. РАН. Сер. Биол. № 4. С. 355. <https://doi.org/10.7868/S0002332914040067>.
- Корнева Л.Г.* 1993. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат. С. 50.
- Корнева Л.Г.* 2015. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Дом печати.
- Кузнецов С.И., Дубинина Г.А.* 1989. Методы изучения водных микроорганизмов. М.: Наука.
- Лазарева В.И.* 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Лазарева В.И.* 2014. Потепление климата и его влияние на зоопланктон водохранилищ Волги. Экологический мониторинг. Ч. VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем: Уч. пособие. Нижний Новгород: Нижегород. ун-т. С. 182.
- Лазарева В.И.* 2022. Трофические взаимодействия в зоопланктоне Цимлянского водохранилища (р. Дон, Россия) // Биология внутр. вод. № 3. С. 264. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030135>.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А.* 2013. Динамика и фенология зоопланктона крупного равнинного водохранилища: отклик на изменение климата // Успехи соврем. биол. Т. 133. № 6. С. 564.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А.* 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30. <https://doi.org/10.7868/S0320965215030092>
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* 2001. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. № 4. С. 62.
- Литвинов А.С.* 2000. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Рошупко В.Ф., Соколова Е.Н.* 2005. Роль гидрометеорологических условий в многолетней динамике продуктивности фитопланктона во внутренних водоемах // Природно-ресурсные, экологические и социально-экономические проблемы окружающей среды в крупных речных бассейнах. М.: Медиа-Пресс. С. 70.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Минеева Н.М.* 2004. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Минеева Н.М.* 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.
- Минеева Н.М.* 2016. Сезонная и межгодовая динамика хлорофилла в планктоне Рыбинского водохранилища по данным флуоресцентной диагностики // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Вып. 76(78). С. 75.
- Минеева Н.М., Степанова И.В., Семадени И.В.* 2021. Биогенные элементы и их роль в развитии фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 1. С. 24. <https://doi.org/10.31857/S0320965221010095>.
- Мордухай-Болтовская Э.Д.* 1956. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции "Борок". Вып. 2. С. 108.
- Научно-прикладной справочник: Многолетние колебания и изменчивость водных ресурсов и основных характеристик стока рек Российской Федерации. 2021. СПб.: ООО РИАЛ.

- Нестеров Е.С.* 2013. Северо-атлантическое колебание: атмосфера и океан. М.: Триада.
- Поддубный С.А., Цветков А.И., Иванова И.Н. и др.* 2020. Термические и динамические процессы в озере Плещеево // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. № 90(93). С. 7. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2020-10009>
- Пырина И.Л., Литвинов А.С., Кучай Л.А. и др.* 2006. Многолетние изменения первичной продукции фитопланктона в Рыбинском водохранилище в связи с действием климатических факторов // Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М.: КМК. С. 38.
- Пырина И.Л.* 2000. Многолетние исследования содержания пигментов фитопланктона Рыбинского водохранилища // Биол. внутр. вод. № 1. С. 36.
- Ривьер И.К.* 1988. Особенности функционирования зоопланктонных сообществ водоемов разных типов // Структура и функционирование пресноводных экосистем. Л.: Наука. С. 80.
- Ривьер И.К.* 1986. Состав и экология зимних зоопланктонных сообществ. Л.: Наука.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К.* 1982. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. С. 69.
- Романенко В.И.* 1985. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах Л.: Наука.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И.* 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л.: Наука.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь 1972. Л.: Наука.
- Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. 1993. СПб.: Гидрометеиздат.
- Степанова И.Э., Бикбулатова Е.М., Бикбулатов Э.С.* 2013. Закономерности динамики содержания биогенных элементов в водах Рыбинского водохранилища за годы его существования // Вода: химия и экология. № 1. С. 15. <https://doi.org/watchemec.ru/article/25349>
- Структура и функционированием экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: РАН.
- Третий оценочный доклад об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. Общее резюме. 2022. СПб.: Научное издание технологий.
- Эдельштейн К.К.* 1998. Водоохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т.
- Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. 1999. Тольятти: Самар. науч. центр РАН.
- Adrian R., O'Reilly C.M., Zagarese H. et al.* 2009. Lakes as sentinels of climate change // *Limnol., Oceanogr.* V. 54. № 6. Pt 2. P. 2283.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D.* 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming// *Global Change Biol.* V. 12. P. 1652.
- Bertani I., Primicerio R., Rossett G.* 2016. Extreme climatic event triggers a lake regime shift that propagates across multiple trophic levels// *Ecosystems.* V. 19. № 1. P. 16. <https://doi.org/10.1007/s10021-015-9914-5>
- Butterwick C., Heaney S.I., Talling J.F.* 2005. Diversity in the influence of temperature on the growth rates of freshwater algae, and its ecological relevance // *Freshwater Biol.* V. 50. № 2. P. 291.
- Carter J.L., Schindler D.E., Francis T.B.* 2017. Effects of climate change on zooplankton community interactions in an Alaskan lake // *Climate Change Responses. Open Access.* V. 4. № 3. <https://doi.org/10.1186/s40665-017-0031-x>
- Gerten D., Adrian R.* 2000. Climate-driven changes in spring plankton dynamics and the sensitivity of shallow polymictic lakes to the North Atlantic Oscillation // *Limnol., Oceanogr.* V. 45. № 5. P. 1058.
- Harris G.P.* 1986. *Phytoplankton Ecology. Structure, Functioning and Fluctuation.* L.; N.Y.: Chapman and Hall.
- Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S.* 1977. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy // *Appl. Environ. Microbiol.* V. 33. № 5. P. 1296.
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F.* 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanz.* Bd 167. P. 191.
- Jeppesen E., Kronvang B., Olesen J.E. et al.* 2011. Climate change effects on nitrogen loading from cultivated catchments in Europe: implications for nitrogen retention, ecological state of lakes and adaptation // *Hydrobiologia.* V. 663. № 1. P. 1.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Jensen J.P. et al.* 2005. Lake responses to reduced nutrient loading — an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies // *Freshwater Biol.* V. 50. № 9. P. 1747.
- Korneva L.G.* 2007. Recent invasion of planktonic diatom algae in the Volga River and their causes // *Inland Water Biol.* № 1. P. 28.
- Korneva L.G.* 2014. Invasions of Alien Species of Planktonic Microalgae into the Fresh Waters of Holarctic (Review) // *Rus. J. Biol. Invasions.* V. 5. № 2. P. 65.
- Korneva L.G., Solovyeva V.V., Sakharova E.G.* 2015. On the Distribution of *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) in the Upper Volga Reservoirs // *Inland Water Biol.* V. 8. № 4. P. 414. <https://doi.org/10.1134/S1995082915040094>

- Kraemer B.M., Kakouei K., Munteanu C. et al.* 2022. Worldwide moderate-resolution mapping of lake surface chl-a reveals variable responses to global change (1997–2020) // *PLOS Water*. Open Access. V. 1. № 10. e0000051.
<https://doi.org/10.1371/journal.pwat.0000051>
- Mineeva N.M.* 2022. Chlorophyll and its role in freshwater ecosystem on the example of the Volga River reservoirs // *Chlorophylls*. Open access peer-reviewed edited volume. L.: IntechOpen.
<https://doi.org/10.5772/intechopen.98122>
- Mooij W.M., Hülsmann S., De Senerpont D.L.N. et al.* 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review // *Aquat. Ecol.* V. 39. P. 381.
- Norland S.* 1993. The relationship between biomass and volume of bacteria // *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Boca Raton: Lewis Publ. P. 303.
- Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. 1982. Paris: OECD.
- Özkan K., Jeppesen E., Davidson T.A. et al.* 2016. Long-term trends and temporal synchrony in plankton richness, diversity and biomass driven by re-oligotrophication and climate across 17 Danish Lakes // *Water*. V. 8. № 10. P. 427.
<https://doi.org/10.3390/w8100427>
- Paerl H.W., Huisman J.* 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environ. Microbiol. Reports*. V. 1. № 1. P. 27.
- Porter K.G., Feig Y.S.* 1980. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // *Limnol., Oceanogr.* V. 25. № 5. P. 943.
<https://doi.org/10.4319/LO.1980.25.5.0943>
- Ruttner-Kolisko A.* 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* Bd 8. P. 71.
- SCOR-UNESCO Working Group 17. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea water // *Monographs on Oceanographic Methodology*. Montreux: UNESCO. P. 9.
- Vadadi-Fülöp C., Sipkay C., Meszaros G., Hufnagel L.* 2012. Climate change and freshwater zooplankton: what does it boil down to? // *Aquat. Ecol.* V. 46. P. 501.
<https://doi.org/10.1007/s10452-012-9418-8>
- Wagner C., Adrian R.* 2009. Exploring lake ecosystems: hierarchy responses to long-term change? // *Global Change Biol.* V. 15. P. 1104.
- Wilhelm S., Adrian R.* 2008. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton // *Freshwater Biol.* V. 53. № 2. P. 226.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01887.x>
- Williamson C.E., Brentrup J.A., Zhang J. et al.* 2014. Lakes as sensors in the landscape: Optical metrics as scalable sentinel responses to climate change // *Limnol., Oceanogr.* V. 59. № 3. P. 840.
<https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.3.0840>
- Winder M., Hunter D.A.* 2008. Temporal organization of phytoplankton communities linked to physical forcing // *Oecologia*. V. 156. P. 179.
<https://doi.org/10.1007/s00442-008-0964-7>

Structure and Functioning of Plankton Communities of the Rybinsky Reservoir under the Conditions of Climate Change

N. M. Mineeva^{1,*}, V. I. Lazareva¹, S. A. Poddubny¹, A. V. Zakonnova¹, A. I. Kopylov¹, D. B. Kosolapov¹, L. G. Korneva¹, E. A. Sokolova¹, I. L. Pyrina¹, I. V. Mitropolskaya¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: mineeva@ibiw.ru

Based on the data of complex environmental studies, which have been regularly carried out at six standard stations of the Rybinsk Reservoir since the middle of the 20th century, the orientation of changes in the elements of the reservoir ecosystem associated with global climatic events has been analyzed. During the period of climate warming, which began in 1977 and continues into the 21st century, the air temperature in the warm season increased by 0.9°C, the water temperature by 1.4°C, the average annual inflow by 7.5%, and the duration of the ice-free period by two weeks. An increase in electrical conductivity and color of water, a decrease in transparency were noted. With significant interannual variations in biological characteristics, in the XXI century, the number of bacterioplankton increased by 1.7 times, and bacterial production doubled. Chlorophyll content increased by 1.4 times and values >15 µg/L reflecting the eutrophic state of the reservoir began to be observed more often. In the biomass of phytoplankton, the proportion of small cell forms increased. The total abundance of phytoplankton increased due to the development of cyanobacteria, which form a long summer maximum in the seasonal dynamics of the community. The increase in water mineralization promoted the progressive spread of alien brackish-water algae. Biomass of zooplankton increased by 2.5 times. An increase in the abundance of crustaceans (Cladocerans, by 1.6 times; Copepods, by 1.9 times) caused a change in the structure of zooplankton and the formation of a strong late summer peak of biomass. The intensification of hydrobiological processes was clearly manifested after the abnormally hot 2010, the conditions of which not only stimulated the development of plankton communities, but also but also caused the formation of oxygen deficiency in the bottom layers. Warming has significantly transformed the ecosystem of the Rybinsk Reservoir, intensified eutrophication processes and worsened water quality. Changes in hydrometeorological characteristics have gone beyond the mild scenario of climate warming.

Keywords: Rybinsk Reservoir, global warming, bacterioplankton, phytoplankton, zooplankton, abundance, biomass, chlorophyll *a*, environmental factors

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В 2017–2021 ГГ. В ПЕРИОД ЦИАНОБАКТЕРИАЛЬНЫХ “ЦВЕТЕНИЙ” ВОДЫ

© 2024 г. О. А. Дмитриева^{a, b, *}, А. С. Семенова^{a, c}, Е. Ю. Казакова^a

^aАтлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия

^bИнститут океанологии им П.П. Ширшова, Российская академия наук, Москва, Россия

^cИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина, Российская академия наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: phytob@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.02.2023 г.

После доработки 18.07.2023 г.

Принята к публикации 20.07.2023 г.

Исследованы структура и динамика планктонных сообществ прибрежной зоны Куршского залива Балтийского моря в январе–декабре 2017–2021 гг. Установлено, что на станции прибрежной литорали, окруженной макрофитами, видовое разнообразие было выше, а количественные характеристики фито- и зоопланктона во все сезоны и года исследования ниже, чем на более глубоководной прибрежной станции, расположенной за поясом макрофитов. Исключением был период, когда в результате нагонных явлений биомасса фитопланктона в прибрежной литорали в октябре–ноябре 2018 г. возросла до 326–627 г/м³. Ежегодно в водоеме наблюдали разные по интенсивности и продолжительности цианобактериальные “цветения” воды. Численность клеток потенциально-токсичных цианобактерий превышала норматив Всемирной организации здравоохранения, как правило, в летние месяцы на глубоководной прибрежной станции, особенно в 2017–2018 гг. Это негативно сказывалось на состоянии всей экосистемы, в первую очередь — на организмах зоопланктона, в сообществах которых возросла доля мертвых особей. Вода в период цианобактериальных “цветений” летом и осенью 2017–2018 гг. также оказывала острое токсическое воздействие на планктонные тест-организмы.

Ключевые слова: Куршский залив, фитопланктон, токсичные цианобактерии, зоопланктон, доля мертвых особей, биотестирование

DOI: 10.31857/S0320965224010028, **EDN:** zalesf

ВВЕДЕНИЕ

Куршский залив относится к одним из наиболее крупных и высокопродуктивных водоемов Калининградской обл. Планктонные сообщества Куршского залива исследуют на протяжении длительного периода времени. В пределах российской части залива с 2002 г. по настоящее время проводятся регулярные мониторинговые наблюдения за фито- и зоопланктоном на прибрежных и открытых участках его акватории. К настоящему времени подробно исследованы видовой состав, структура, особенности сезонной динамики доминирующих комплексов, количественные показатели и трофические взаимоотношения

фито- и зоопланктона (Schmidt-Ries, 1940; Уселите, 1959; Оленина, 1996; Семенова, Смыслов, 2005; Науменко, 2008, 2009; Dmitrieva, Semenova, 2011; Ланге, 2013; Дмитриева, 2017; Герб и др., 2018, 2019; Ланге, 2020; Багиров и др., 2021). Подробные исследования зоопланктона прибрежной зоны залива проведены в 1984–1986 гг. (Науменко, 2006), затем продолжены с 2007 г. (Семенова, 2010а) по настоящее время. Ежегодно в летний период в Куршском заливе регистрируют различные по своей интенсивности цианобактериальные “цветения” воды. Установлено, что в пресноводных водоемах 70% цианобактерий токсигенные. Даже виды, которые не образуют токсины, могут иметь гены, кодирующие их синтез (Pham et al., 2015). К таксонам, которые способны выделять в окружающую среду токсины (микроцистины)

Сокращения: ПТ — потенциально-токсичный; НЭБ — научно-экспериментальная база; ВОЗ — Всемирная организация здравоохранения.

и чаще всего являются возбудителями токсичных “цветений” воды, относят цианобактерий родов *Dolichospermum*, *Microcystis* и *Planktothrix* (Сухаревич, Поляк, 2020). В Балтийском море массово развивается *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet & Flahault 1888, синтезирующая нодулярины. В Куршском заливе нодулярины обнаружены в литовской части вблизи морского пролива (Paldavičienė et al., 2009; Pattanaik et al., 2010). В Куршском заливе к микроцистин-продуцирующим таксонам с установленной токсикогенностью относятся представители рода *Microcystis* и *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek 1988 (Belykh et al., 2013; Sidelev et al., 2020; Overlingė et al., 2021). Одна из функций цианотоксинов может заключаться в их участии в аллелопатических взаимодействиях — подавлении роста и развития конкурентов, защите от врагов (Omidi et al., 2018). К экологическим последствиям аллелопатических эффектов и усиления синтеза цианотоксинов в присутствии других организмов относят накопление токсинов в пищевой цепи и снижение биоразнообразия (Pei et al., 2020). Высокие концентрации микроцистинов неоднократно регистрировали в водах Куршского залива и в российской, и в литовской частях его акватории (Paldavičienė et al., 2009). Это может оказывать наиболее сильный негативный эффект на планктонных *Cladocera* (Сиделев, Семенова, 2019). В период цианобактериальных “цветений” воды может значительно возрастать доля мертвых особей в зоопланктоне (Семенова, 2011; Семенова, 2013; Tang et al., 2014), поэтому этот показатель может выступать как индикатор подобного вида воздействия. Влияние токсинов цианобактерий можно также успешно выявлять, используя методы биотестирования (Pespua et al., 2022).

Несмотря на достаточно подробную изученность, сравнение сообществ планктона прибрежной зоны в зарослях макрофитной растительности и свободной от макрофитов акватории, а также биотестирование вод Куршского залива ранее не проводили.

Цель работы — исследование структуры и динамики планктонных сообществ Куршского залива, особенно в период цианобактериальных “цветений” воды, и влияния высоких концентрации микроцистинов на состояние зоопланктона в прибрежной зоне.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фитопланктон и зоопланктон изучали в 2017–2021 гг. в прибрежной зоне российской части Куршского залива в районе научно-экспериментальной базы (НЭБ) Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

Пробы планктона отбирали ежемесячно с января по декабрь на двух стандартных станциях (рис. 1). Станция НЭБ-1 располагалась в относительно глубоководной части водоема (глубина 3 м) на удалении 500 м от берега за поясом макрофитов, станция НЭБ-2 — в прибрежной мелководной литоральной зоне (глубина 0.5 м), окруженной поясом макрофитов. Пробы фитопланктона объемом 0.5 л консервировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты. Сгущение проб проводили седиментационным методом до 5–20 мл в зависимости от количества фитопланктона в пробе. Количественную обработку выполняли по общепринятой методике в счетной камере типа “Учинская” объемом 0.01 мл при помощи микроскопа Leica DM2500. Объем клеток водорослей для расчета биомассы вычисляли методом геометрического подобия. К доминирующим относили виды, составлявшие $\geq 10\%$ суммарной биомассы (Методика..., 1975). Для оценки степени развития ПТ таксонов принимали один из рекомендованных нормативов ВОЗ — численность клеток всех ПТ таксонов 20 млрд. кл./м³, представляющий угрозу при использовании водоемов в рекреационных целях (WHO, 2004).

Пробы зоопланктона на более глубоководной станции (НЭБ-1) отбирали пяти–шестилитровым батометром с трех горизонтов (поверхностного, среднего и придонного), на мелководной станции (НЭБ-2) — мерным ведром. После отбора фиксированный объем воды процеживали через планктонную сеть с размером ячеек 68 мкм и прижизненно окрашивали 7.5%-ным раствором анилинового голубого красителя для выявления доли мертвых особей в зоопланктоне (Seepersad, Strippen, 1978; Дубовская, 2008; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010а). После окрашивания пробы промывали водой и фиксировали 40%-ным формалином с сахарозой (Haney, Hall, 1973) до конечной концентрации в пробе 2–4%. Обработку и анализ проб проводили по стандартной методике (Методика..., 1975). В работе использовали стереомикроскоп Nikon SMZ800N и бинокулярный микроскоп Микмед-5 (ЛОМО). К доминирующим относили виды, формирующие $>5\%$ численности/биомассы зоопланктона.

Кроме стандартного изучения планктонных сообществ в природе, в лабораторных условиях проводили биотестирование воды, отобранной на более глубоководной станции НЭБ-1. После отбора воду фильтровали через обеззоленные фильтры (белая лента), помещали в бутылку (объемом 1 л) из пищевого пластика с плотно завинчивающейся крышкой для исключения попадания кислорода. До начала биотестирования пробы хранили в холодильнике при температуре 2–4°C. Биотестирование выполняли на тест-организмах *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg, 1901 и *Daphnia*



Рис. 1. Расположение станций отбора проб в прибрежной зоне Куршского залива в 2017–2021 гг.

magna Straus, 1820. На обоих видах проводили как острые, так и хронические эксперименты согласно аттестованным методикам (Биологические..., 2007; Методика..., 2007) определения токсичности воды ФР.1.39.2007.03221, ФР.1.39.2011.09714, ФР.1.39.2007.03222 и ФР.1.39.2015.19999. Гибель $\geq 50\%$ рачков за 48 ч (для *Ceriodaphnia affinis*) или 96 ч (для *Daphnia magna*) в исследуемой воде служила критерием острой токсичности (при условии, что в контроле уровень их гибели не превышал 10%). Критерий хронической токсичности — гибель $\geq 20\%$ тест-организмов и достоверное отклонение в плодовитости из числа выживших особей по сравнению с контролем за время эксперимента. Достоверность различий оценивали при уровне значимости $p < 0.05$ (Sokal, Rohlf, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Фитопланктон. Всего в составе сообществ было выявлено 450 таксонов фитопланктона рангом ниже рода. Большим таксономическим разнообразием отличались отделы Chlorophyta, Bacillariophyta и Cyanoprokaryota. На станции НЭБ-1 число выявленных таксонов (306) было меньше, чем на станции НЭБ-2 (359).

Структура доминирующего комплекса на станции в зарослях макрофитов и в открытой части залива отличалась незначительно. Число доминирующих таксонов во все сезоны было выше на станции НЭБ-1. Во все сезоны основным доминирующим видом на этих станциях была диатомея *Actinocyclus normanii* (W.Gregory ex Greville) Hustedt 1957. Зимой и весной доминировали *Aulacoseira islandica* (O.Müller) Simonsen 1979, *Stephanodiscus astraea* (Kützing) Grunow 1880, летом и осенью — *Aphanizomenon flos-aquae*, *Limnithrix redekei* (Goor) Meffert 1988, *Planktothrix agardhii* (табл. 1).

Помимо перечисленных в табл. 1 видов, в составе сообществ также были обнаружены потенциально-токсичные виды рода *Microcystis*, которые постоянно присутствовали в заливе в летние месяцы 2017–2021 гг., но развивались в меньших количествах. Доля видов рода *Microcystis* на НЭБ-1 и НЭБ-2 варьировала от 3.2 до 10% (рис. 2). На обеих станциях вклад в биомассу *Aphanizomenon flos-aquae* в среднем был несколько выше (11%), чем *Planktothrix agardhii* (5–7%), однако *Aphanizomenon flos-aquae* полностью отсутствовал в составе сообществ в июле–августе в 2020 г. на фоне возрастания роли *Planktothrix agardhii* (24%) (рис. 2). Диатомея *Actinocyclus normanii* была основным доминантом и на ст. НЭБ-1, и на ст. НЭБ-2. Ее доля в биомассе (41%) на ст. НЭБ-1 превышала таковую на ст. НЭБ-2 (32%). Наиболее низкие доли этого вида в биомассе (3–20%) зарегистрированы в 2020 и 2021 гг., наиболее высокие (37–61%) — в 2017–2019 гг. (рис. 2).

Сезонная динамика фитопланктона Куршского залива характеризовалась доминированием преимущественно диатомовых водорослей зимой, цианобактерий и диатомей — весной, летом и осенью. На обеих станциях соотношение доминирующих групп в течение сезона было сходным, однако уровень количественного развития фитопланктона на НЭБ-2 был ниже. Минимальные значения биомассы на станциях (5–11 г/м³) отмечали в январе, феврале и декабре. В марте–мае биомасса фитопланктона варьировала от 14 до 54 г/м³ на ст. НЭБ-1 и от 10 до 14 г/м³ на ст. НЭБ-2. К июню–августу биомасса возрастала и изменялась в пределах 52–70 г/м³ на ст. НЭБ-1 и 11–32 г/м³ на ст. НЭБ-2. В сентябре–ноябре биомасса была достаточно высокой (23–55 г/м³) на ст. НЭБ-1 и возрастала до 26–148 г/м³ на ст. НЭБ-2 (рис. 3, рис. 4, табл. 2).

Таблица 1. Изменение структуры комплекса доминирующих видов фито- и зоопланктона в 2017–2021 гг. на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2

Январь–март	Апрель–июнь	Июль–сентябрь	Октябрь–декабрь
	Фитопланктон		
	НЭБ-1		
<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>S. rotula</i> (Kützing) Hendeby 1964, <i>Pediastrum boryanum</i> (Turpin) Meneghini 1840, <i>Комма саудата</i> (L.Geitler) D.R.A.Hill 1991, <i>Teleaulax acuta</i> (Butcher) D.R.A.Hill 1991, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> <i>limnetica</i> (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg 1992, <i>Gymnodinium</i> sp. F. Stein, 1878, <i>Heterocapsa rotundata</i> (Lohmann) Gert Hansen 1995, <i>Peridinium</i> sp. Ehrenberg, 1830.	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Planktothrix agardhii</i>	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i> , <i>Planktothrix agardhii</i> , <i>Ceratium hirundinella</i> (O.F.Müller) Dujardin 1841
	НЭБ-2		
<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>Staurisira construens</i> Ehrenberg 1843, <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>S. rotula</i> , <i>Planktothrix agardhii</i>	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aulacoseira islandica</i> , <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>Mougeotia</i> sp. C.Agardh, 1824, <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i>	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Planktothrix agardhii</i>	<i>Actinocyclus normanii</i> , <i>Stephanodiscus astraeca</i> , <i>Aphanizomenon flos-aquae</i> , <i>Limnothrix redekei</i>
	Зоопланктон		
	НЭБ-1		
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851), <i>K. quadrata</i> (Müller, 1786)*, <i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943, <i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832, <i>Nauplia Cyclopoida</i> , <i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901*, <i>C. scutiger</i> Sars G.O., 1863, <i>C. vicinus</i> Ujjanin, 1875, <i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>Keratella quadrata</i> *, <i>Polyarthra vulgaris</i> , <i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) <i>coregoni</i> Baird, 1857, <i>Daphnia galeata</i> G.O. Sars, 1864, <i>Nauplia Cyclopoida</i> , <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Cyclops kolensis</i> *	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851*, <i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. tecta</i> (Gosse, 1851)*, <i>K. quadrata</i> * <i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885*, <i>Bosmina</i> (<i>Eubosmina</i>) <i>coregoni</i> , <i>B. coregoni</i> f. <i>thersites</i> * <i>Poppe</i> , 1887*, <i>Chydorus sphaericus</i> *, <i>Diaphanosoma mongolianum</i> Ueno, 1938, <i>Daphnia galeata</i> , <i>Nauplia Cyclopoida</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. quadrata</i> *, <i>Polyarthra vulgaris</i> , <i>Bosmina coregoni</i> f. <i>thersites</i> *, <i>Daphnia galeata</i> , <i>Nauplia Cyclopoida</i> , <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Cyclops kolensis</i> *
	НЭБ-2		
<i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. quadrata</i> *, <i>Polyarthra vulgaris</i> , <i>Synchaeta pectinata</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)*, <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857), <i>Cyclops kolensis</i> *	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. quadrata</i> *, <i>Polyarthra vulgaris</i> , <i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)*, <i>Chydorus sphaericus</i> *, <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Cyclops kolensis</i> *	<i>Asplanchna herricki</i> De Guerne, 1888, <i>Brachionus angularis</i> *, <i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. tecta</i> *, <i>K. quadrata</i> *, <i>Bosmina</i> (<i>E.</i>) <i>coregoni</i> , <i>B. longirostris</i> *, <i>B. coregoni</i> f. <i>thersites</i> *, <i>Chydorus sphaericus</i> *, <i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776), <i>Nauplia Cyclopoida</i> , <i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851), <i>Mesocyclops leuckarti</i>	<i>Keratella cochlearis</i> , <i>K. quadrata</i> *, <i>Polyarthra vulgaris</i> , <i>Chydorus sphaericus</i> *, <i>Cyclops vicinus</i> , <i>Eudiaptomus graciloides</i> , <i>Mesocyclops leuckarti</i> , <i>Cyclops kolensis</i> *

Примечание. *Вид-индикатор эвтрофных условий (по: Андроникова, 1996); жирным шрифтом выделены виды, доминирующие во все сезоны на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2.

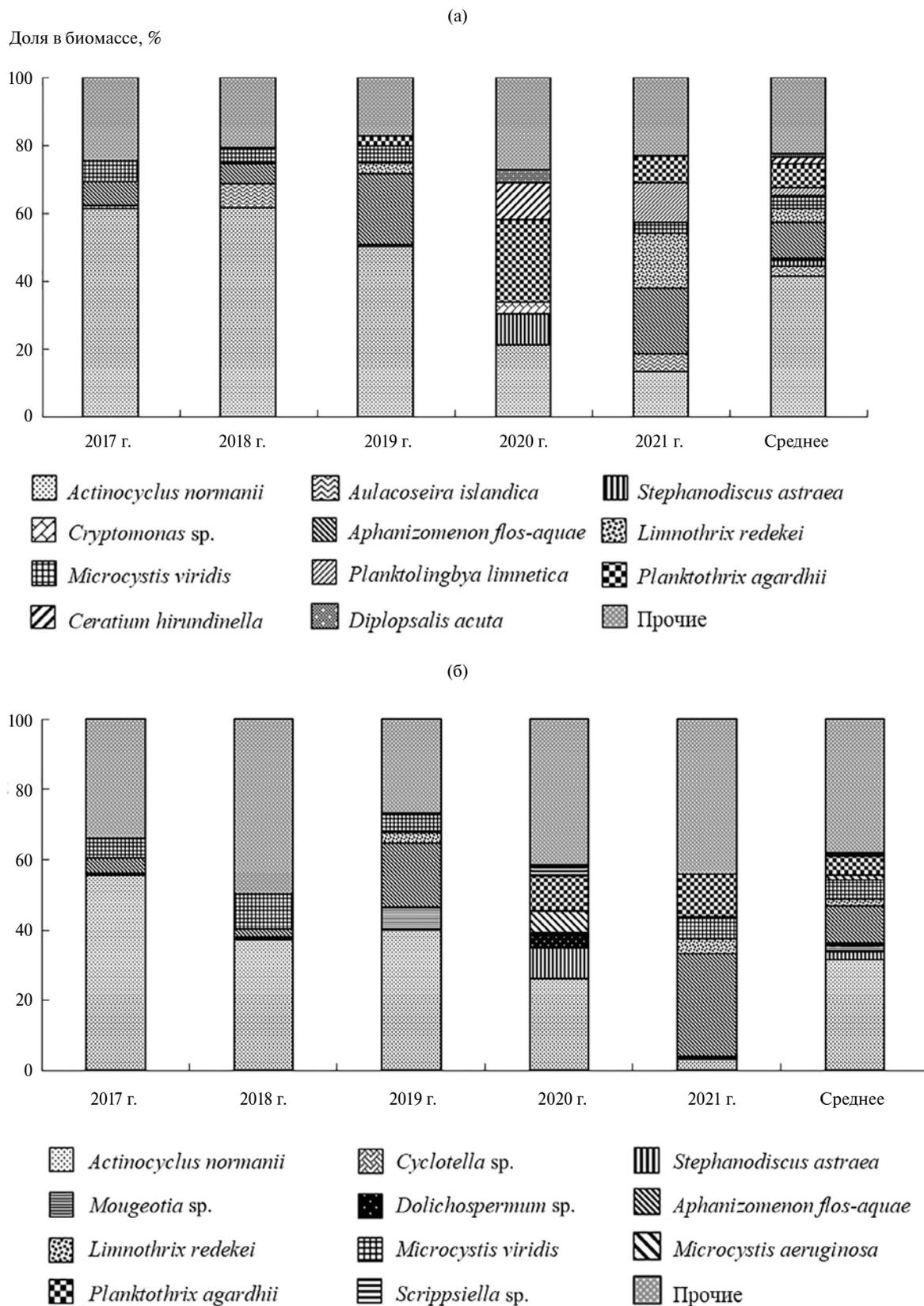


Рис. 2. Изменение доли доминирующих видов в биомассе фитопланктона на станциях НЭБ-1 (а) и НЭБ-2 (б) в июле–августе 2017–2021 гг.

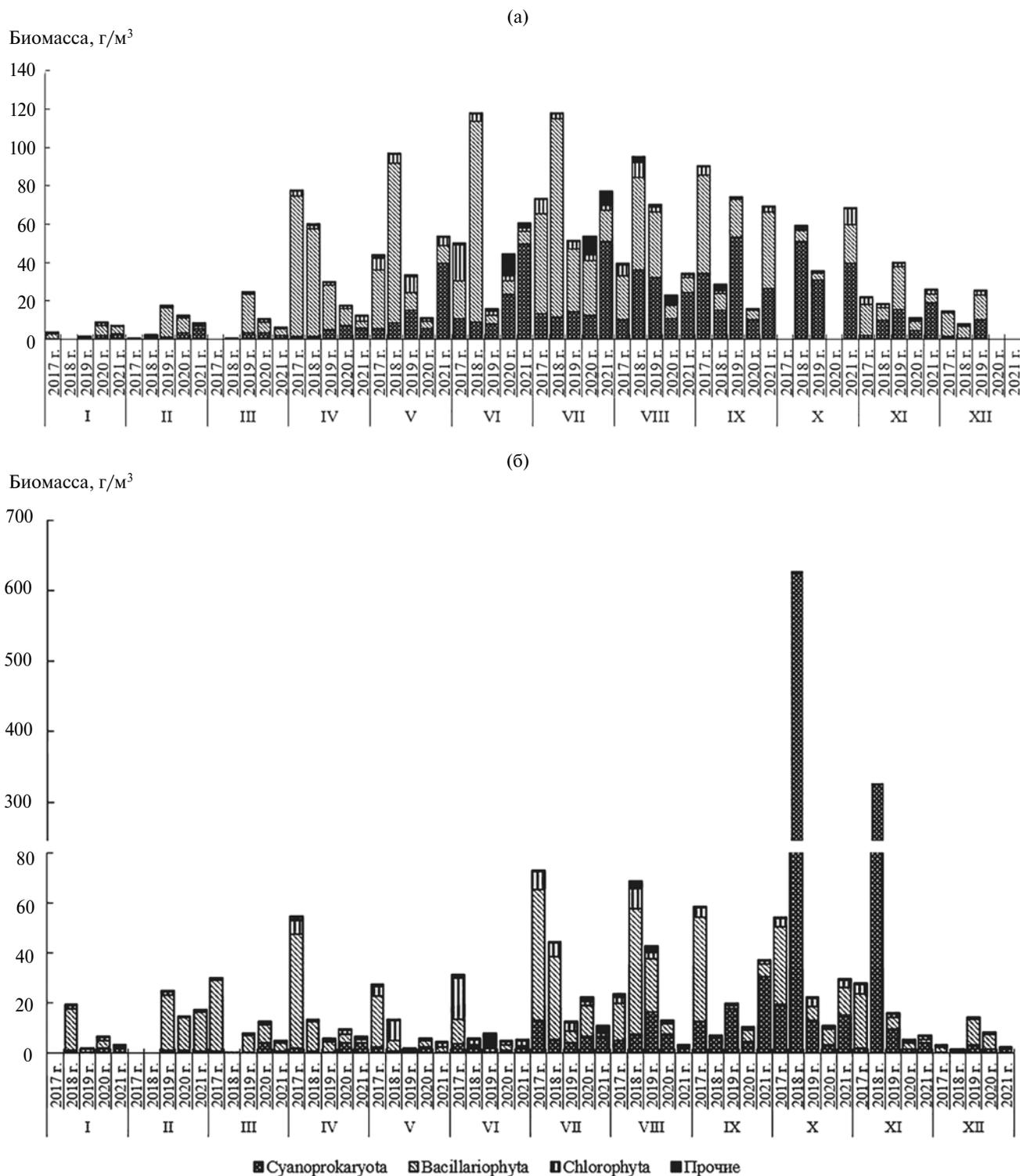


Рис. 3. Сезонная динамика биомассы фитопланктона на станциях НЭБ-1 (а) и НЭБ-2 (б) в 2017–2021 гг. I–XII — месяцы.

Значения средней за сезон биомассы в 2017–2021 гг. на ст. НЭБ-1 варьировали от 15 до 51 г/м³ (в среднем 36 г/м³). На ст. НЭБ-2 средняя за сезон биомасса изменялась от 9.7 до 94 г/м³ (в среднем

32 г/м³). Следует отметить, что в 2018 г. наблюдали нагонные явления и скопление водорослевых масс в зарослях макрофитов, в результате биомасса в октябре была 627.0 г/м³, в ноябре — 326.3 г/м³.

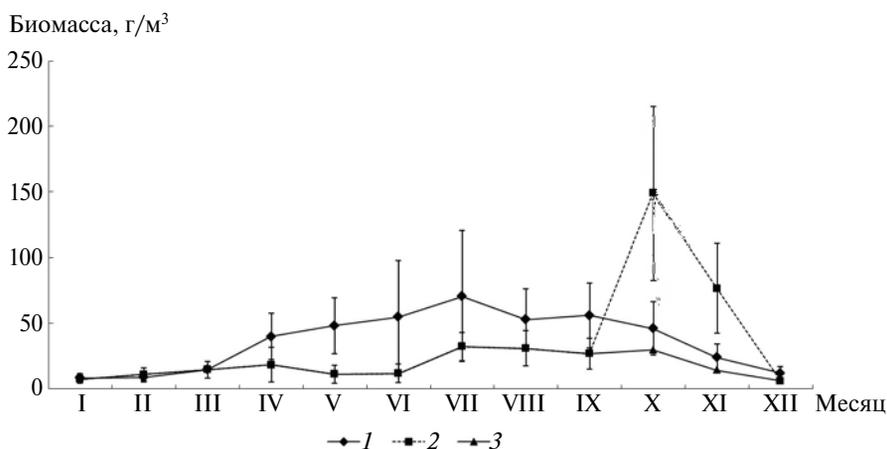


Рис. 4. Изменение средней биомассы фитопланктона в 2017–2021 гг. 1 – биомасса на ст. НЭБ-1; 2 – на ст. НЭБ-2 в 2018 г.; 3 – на ст. НЭБ-2 без учета данных за октябрь–ноябрь 2018 г.

В период нагонных явлений в фитопланктоне доминировал *Aphanizomenon flos-aquae*, создавая >90% биомассы фитопланктона. Без учета нагонных явлений средняя биомасса на ст. НЭБ-2 была 17 г/м³ (рис. 3, рис. 4, табл. 2).

В июле–августе самые низкие значения суммарной биомассы фитопланктона были отмечены в 2020 г.: 27.5 г/м³ на ст. НЭБ-1 и 15.6 г/м³ на ст. НЭБ-2. Максимальную биомассу (106.6 г/м³ и 56.6 г/м³) регистрировали в 2018 г. на ст. НЭБ-1 и ст. НЭБ-2 соответственно. Биомасса цианобактерий на ст. НЭБ-2 была 4.2–10.5 г/м³ (в среднем 7.1 г/м³), на ст. НЭБ-1 она была выше от 8.4 до 37.6 г/м³ (в среднем 20.6 г/м³) (табл. 3).

Численность потенциально-токсичных цианобактерий характеризовалась значительной межгодовой изменчивостью. Ее наибольшие значения во все года наблюдений отмечали на ст. НЭБ-1. В августе 2018 г. на этой станции зарегистрирован максимум численности — 161 млрд кл/м³, который был сформирован интенсивным развитием в основном цианобактерий рода *Microcystis* (табл. 3).

Ежегодно, особенно с мая по сентябрь, численность ПТ таксонов превышала уровень (20 млрд кл/м³), представляющий угрозу при использовании водоемов в рекреационных целях (рис. 5а). Уровень развития ПТ таксонов на ст. НЭБ-2 был существенно ниже и превышал норматив ВОЗ только в апреле, июле, августе и сентябре отдельных лет (рис. 5б).

Зоопланктон. В период исследований в зоопланктоне было найдено 80 видов, из них коловраток — 44 вида, ветвистоусых ракообразных — 17, веслоногих — 19. Также в весенний и летний периоды отмечены велигеры двуствор-

чатых моллюсков. На ст. НЭБ-1 выявлено 55 видов, на ст. НЭБ-2 — 71 вид. Минимальное число видов наблюдали в зимний период (18–24), затем к весне оно резко возрастало (до 36–51), оставаясь примерно на том же уровне в летний период (41–51), и снижалось к осени (до 28–31).

Во все сезоны на обеих станциях среди доминирующих видов были отмечены только два вида коловраток: *Keratella cochlearis* и *Keratella quadrata*. У всех других видов численность изменялась по сезонам и станциям (табл. 1). Число доминирующих видов возрастало от зимнего периода к весеннему и летнему и снижалось к осени. Многие доминирующие виды были общими для обеих станций исследований, однако имелись и различия. Во все сезоны в состав доминантов на ст. НЭБ-1 входил *Eudiaptomus graciloides*, на ст. НЭБ-2 — *Chydorus sphaericus*. На ст. НЭБ-1, в отличие от ст. НЭБ-2, комплекс доминирующих видов включал *Cyclops scutifer* зимой, *Bosmina coregoni* весной, *Daphnia galeata* весной, летом и осенью, *Pompholyx sulcata* и *Diaphanosoma mongolianum* летом, *Bosmina coregoni* f. *thersites* осенью. На ст. НЭБ-2 среди доминантов весной и летом была отмечена *Bosmina longirostris*, также летом доминировали *Asplanchna herricki*, *Sida crystallina* и *Eucyclops serrulatus*.

Наибольшее число видов-индикаторов эвтрофных условий среди доминирующих видов на обеих станциях было отмечено летом, минимальное — зимой (табл. 1). Зимой и весной среди доминирующих видов на ст. НЭБ-2 присутствовало больше видов-индикаторов, чем на ст. НЭБ-1, летом и осенью их число на обеих станциях было одинаково.

Выявлены межгодовые изменения в составе и соотношении доминирующих видов, которые

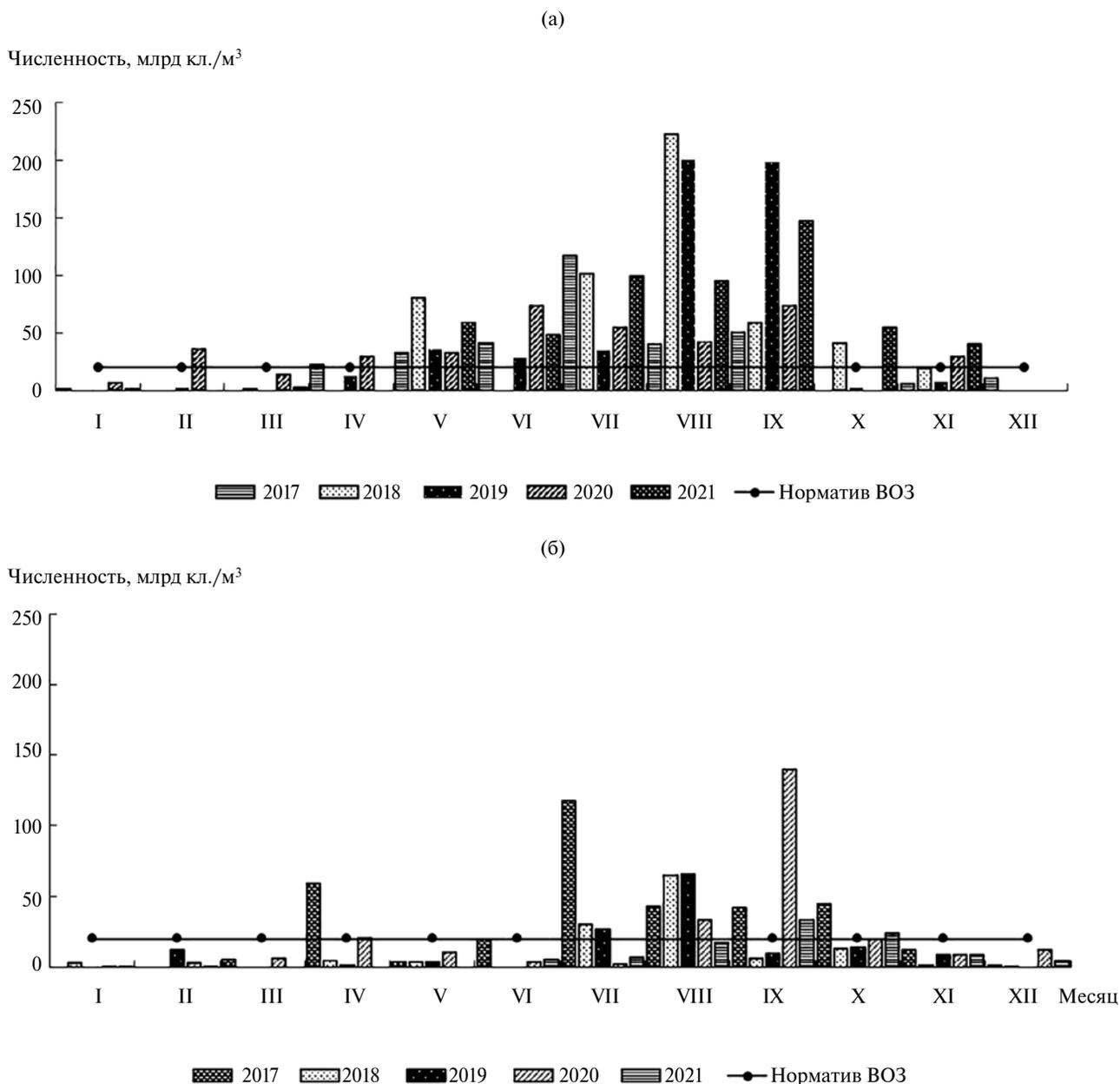


Рис. 5. Численность ПТ цианобактерий на ст. НЭБ-1 (а) и ст. НЭБ-2 (б) в 2017–2021 гг.

наиболее ярко проявлялись в период массового развития фитопланктона в июле-августе (рис. 6). В 2018 г. при максимальной интенсивности развития фитопланктона в зоопланктоне была зарегистрирована максимальная доля видов-индикаторов эвтрофных условий: *Chydorus sphaericus* и *Bosmina coregoni* f. *thersites*. Из состава доминантов на ст. НЭБ-1 выпал *Eudiaptomus graciloides*. В 2020 г. при минимальной интенсивности развития фитопланктона *Chydorus sphaericus* и *Bosmina*

coregoni f. *thersites*, наоборот, выпадали из состава доминантов, в который вместо них на ст. НЭБ-1 вошла *Daphnia galeata*, на ст. НЭБ-2 — *Sida crystallina*, *Daphnia galeata* и *Eucyclops serrulatus*.

Минимальные значения численности и биомассы зоопланктона на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2 были отмечены в зимний период (январь–февраль). В это время по численности доминировали коловратки, по биомассе — веслоногие ракообразные. На ст. НЭБ-2 в отдельные годы была

Таблица 2. Средние показатели фито- и зоопланктона Куршского залива за период с января по декабрь 2017–2021 гг.

Показатель	Станция	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	Среднее
Биомасса фитопланктона, г/м ³	НЭБ-1	41.57 ± 10.89	51.97 ± 10.32	34.87 ± 5.36	15.67 ± 6.61	35.38 ± 7.19	35.89 ± 8.07
	НЭБ-2	32.25 ± 39.47	94.08 ± 39.90	15.54 ± 2.56	9.78 ± 2.40	11.01 ± 9.12	32.53 ± 18.69
Численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	НЭБ-1	184.5 ± 51.5	261.5 ± 129.3	397.0 ± 142.6	391.8 ± 92.1	258.3 ± 67.4	298.6 ± 96.6
	НЭБ-2	158.2 ± 45.7	168.6 ± 45.6	195.6 ± 33.8	91.7 ± 15.2	61.5 ± 22.6	135.1 ± 32.6
Биомасса зоопланктона, г/м ³	НЭБ-1	1.62 ± 0.94	2.87 ± 0.87	1.17 ± 0.43	1.57 ± 0.46	1.21 ± 0.37	1.69 ± 0.61
	НЭБ-2	0.77 ± 0.22	0.38 ± 0.12	0.39 ± 0.12	0.39 ± 0.12	0.07 ± 0.07	0.40 ± 0.13
Доля мертвых особей в численности, %	НЭБ-1	8.40 ± 1.44	7.86 ± 1.34	3.74 ± 0.54	3.53 ± 0.80	5.83 ± 0.71	5.87 ± 0.96
	НЭБ-2	6.75 ± 3.88	14.34 ± 3.94	4.70 ± 0.70	3.65 ± 0.75	4.46 ± 1.06	6.78 ± 2.07
Доля мертвых особей в биомассе, %	НЭБ-1	4.78 ± 1.07	5.82 ± 1.02	2.22 ± 0.30	1.75 ± 0.54	3.58 ± 0.52	3.63 ± 0.69
	НЭБ-2	5.07 ± 3.75	13.80 ± 3.84	2.88 ± 0.50	1.76 ± 0.46	2.92 ± 0.87	5.29 ± 1.88

Таблица 3. Средние показатели фито- и зоопланктона Куршского залива в период “цветения” воды (июль–август) в 2017–2021 гг.

Показатель	Станция	2017 г.	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.	Среднее
Биомасса фитопланктона, г/м ³	НЭБ-1	56.4	106.62	60.55	27.46	55.8	61.37
	НЭБ-2	48.49	56.58	27.77	15.62	7.03	31.09
Биомасса <i>Suaporokaryota</i> , г/м ³	НЭБ-1	11.66	22.4	23.06	8.44	37.69	20.65
	НЭБ-2	9.06	5.1	10.52	6.21	4.18	7.01
Численность потенциально-токсичных таксонов, млрд. кл./м ³	НЭБ-1	78.8	161.8	117.8	48.7	96.8	100.8
	НЭБ-2	80.2	47.4	46	17.8	12.2	40.7
Биомасса <i>Microcystis</i> spp., г/м ³	НЭБ-1	4.48	6.07	4.25	0.61	2.61	3.6
	НЭБ-2	4.45	2.23	1.22	3.59	0.28	2.35
Численность зоопланктона, тыс. экз./м ³	НЭБ-1	249	369.3	297.1	333.3	200.3	289.8
	НЭБ-2	197	140.8	271	130.5	28.6	153.6
Биомасса зоопланктона, г/м ³	НЭБ-1	5.19	3.28	2.34	1.75	1.73	2.86
	НЭБ-2	1.76	0.21	0.65	0.7	0.12	0.69
Доля мертвых особей в численности, %	НЭБ-1	12.14	16.36	5.22	3.67	5.43	8.56
	НЭБ-2	10.67	15.8	6.93	3.21	5.59	8.44
Доля мертвых особей в биомассе, %	НЭБ-1	7.07	12.07	2.56	1.56	5.13	5.68
	НЭБ-2	7.43	15.01	5.09	2.83	4.04	6.88

высока доля ветвистоусых ракообразных (рис. 7). Затем, в весенний период наблюдалась вспышка численности зоопланктона. Как правило, она была в апреле, иногда — в мае, и определялась массовым развитием коловраток р. *Keratella*. В этот период численность зоопланктона достигала максимальных за год величин: 2267 тыс. экз./м³ (апрель 2019 г.) и 499–552 тыс. экз./м³ (апрель 2018–2019 гг.) на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2 соответственно. Максимальные значения биомассы на станции НЭБ-1 были отмечены в период массового развития ветвистоусых ракообразных, которое наблюдали в весенне-летний период. Максимальная за весь период исследований биомасса на станции НЭБ-1 (13.4 г/м³) была в июне 2018 г. в период массового развития *Daphnia galeata*. Максимумы биомассы на станции НЭБ-2 связаны с массовым развитием ветвистоусых ракообразных, а также с развитием веслоногих ракообразных и коловраток, их отмечали весной, летом и осенью. Максимальная за весь период исследований биомасса на станции НЭБ-2 (2.7 г/м³) была зарегистрирована в апреле 2018 г. в период массового развития *Cyclops kolensis*. Высокие значения биомассы в июне 2017 г. вызваны массовым развитием *Bosmina longirostris*, в июле 2017 г. — *B. coregoni*, в августе 2017 г. — *Asplanchna herricki*, в сентябре — *Bosmina coregoni* f. *thersites*, октябре 2018 г. — *Chydorus sphaericus*, в августе 2020 г. — *Sida crystallina* и *Eucyclops serrulatus*. К ноябрю–декабрю на обеих станциях численность и биомасса зоопланктона снижались. В одни годы они были сопоставимы с отмеченными в январе–феврале, в другие годы — значительно превышали их. Так, превышение наблюдали в ноябре 2020 г. на ст. НЭБ-1 в период массового развития коловраток рода *Keratella* и в декабре 2019 г. на ст. НЭБ-2, когда в массе развивались *Cyclops kolensis* и *Eudiatomus graciloides*.

В целом, по осредненным за 2017–2021 гг. данным, пик численности на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2 характерен для апреля, ярко выраженный пик биомассы на станции НЭБ-1 — для июня. На ст. НЭБ-2 ярко выраженный пик биомасс отсутствовал. Возрастание биомассы отмечали в апреле, июне и августе (рис. 8). Количественные показатели зоопланктона на более глубоководной ст. НЭБ-1 всегда превышали таковые на прибрежной ст. НЭБ-2, при этом средняя за год численность была выше в 1.2–4.3 раза, биомасса — в 2.1–16.2 раза.

Средняя за год численность зоопланктона на ст. НЭБ-1 колебалась от 184.5 до 397.0 тыс. экз./м³, на ст. НЭБ-2 — от 61.5 до 195.6 тыс. экз./м³. Максимальные средние за год значения численности на обеих станциях были отмечены в 2019 г., минимальные на ст. НЭБ-1 в 2017 г., на ст. НЭБ-2 — 2021 г. (табл. 2). Средняя за год биомасса зоопланктона на ст. НЭБ-1 колебалась от 1.17

до 2.87 г/м³, на ст. НЭБ-2 — от 0.07 до 0.77 г/м³. Максимальная средняя за год биомасса на ст. НЭБ-1 была зарегистрирована в 2018 г., на ст. НЭБ-2 — в 2017 г. Минимальная средняя за год биомасса на ст. НЭБ-1 была в 2019 г., на ст. НЭБ-2 — в 2021 г.

Доля мертвых особей в зоопланктоне Куршского залива в период исследований изменялась в широких пределах: на ст. НЭБ-1 — от 0.6 до 19.2% численности и от 0.1 до 14.8% биомассы зоопланктона, на ст. НЭБ-2 — от 1.0 до 59.3% и от 0.1 до 53.2% соответственно (рис. 9). На ст. НЭБ-1 на протяжении периода исследований доля мертвых особей, как правило, не превышала 5–7%. Повышенные доли мертвых особей (11–19% численности) отмечали в 2017 г. с июня по октябрь и в 2018 г. с июля по октябрь. Максимальные доли мертвых особей в численности и биомассе зоопланктона для ст. НЭБ-1 были зафиксированы в июле 2018 г. В этот период максимальные доли мертвых особей отмечали у ветвистоусых ракообразных *Chydorus sphaericus* (26%) и *Daphnia galeata* (37%), а также науплиусов Cyclopoidea (30) и Calanoida (40%). На станции НЭБ-2 доля мертвых особей также, как и на ст. НЭБ-1, на протяжении периода исследований редко превышала 5–7%. Повышенные доли мертвых особей были отмечены в июле–августе 2017 и 2018 гг.: 10–11 и 16% от численности зоопланктона соответственно. Максимальные доли мертвых особей на ст. НЭБ-2 были зафиксированы в осенний период 2018 г. и достигали в октябре 43.7 и 45.2%, в ноябре — 59.3 и 53.2% численности и биомассы зоопланктона соответственно. В этот период наблюдали высокую долю мертвых особей во всех таксономических группах зоопланктона, особенно среди ветвистоусых ракообразных и коловраток: *Daphnia galeata* (67–95%), *Chydorus sphaericus* (51–70%), *Keratella quadrata* (62–66%), *Kellicotia longispina* (50–72%), а также у науплиусов Cyclopoidea (40–60%), Calanoida (65–80%) и *Eudiatomus graciloides* (49–100%). Для ряда видов (*Euchlanis dilatata*, *Bosmina coregoni* f. *thersites*, *Cyclops kolensis* и др.), которые присутствовали в этот период, доля мертвых особей не достигала таких высоких величин. В 2017–2019 гг. была выявлена положительная корреляционная связь между долей мертвых особей на ст. НЭБ-1 и биомассой *Microcystis* ($R^2=0.36$). Наиболее высокие коэффициенты корреляции отмечены в 2018 г. ($R^2=0.47$) и 2019 г. ($R^2=0.51$), тогда как в 2020–2021 гг. такая связь отсутствовала. Для ст. НЭБ-2 связь между долей мертвых особей и биомассой *Microcystis* не выявлена, но получена положительная связь с биомассой цианобактерий, особенно в 2018 г. ($R^2=0.71$).

В целом по осредненным за год данным максимальные величины доли мертвых особей зоопланктона были в 2017–2018 гг., минималь-

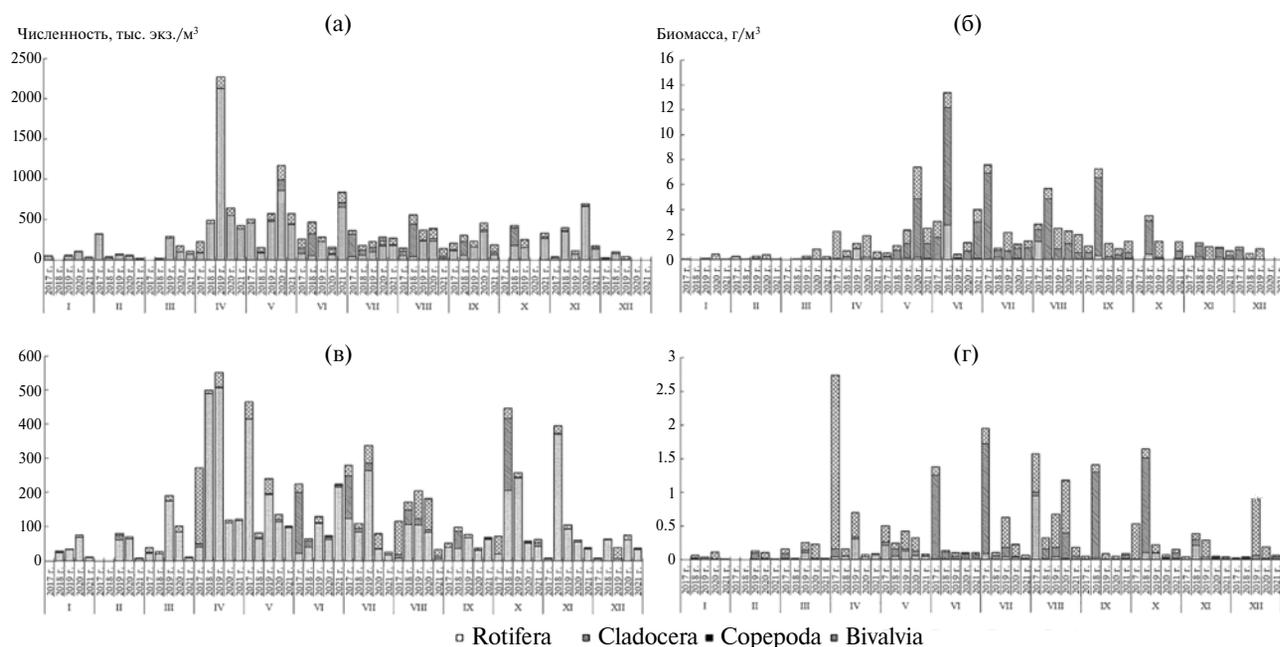


Рис. 7. Сезонная динамика численности (а, в) и биомассы (б, г) зоопланктона на ст. НЭБ-1 (а, б) и станции НЭБ-2 (в, г) в 2017–2021 гг.

ные — в 2020 г. (табл. 2), максимальные величины в период “цветения” воды — в 2018 г., минимальные — также в 2020 г. (табл. 3).

Биотестирование. В градации результатов биотестирования на планктонных ракообразных существуют три степени оценки воздействия: острое токсическое воздействие, хроническое токсическое воздействие и отсутствие воздействия. В наших исследованиях проведена детализация этих градаций. Даже когда воздействие отсутствовало (различия между плодовитостью в опыте и контроле были недостоверны), отмечали, было ли в опыте легкое стимулирование (плодовитость в опыте была выше, контрольная ниже) или подавление (плодовитость в опыте была ниже). Когда в опыте было выявлено хроническое воздействие, также указывали, наблюдалось ли в опыте стимулирование или подавление аналогично, как и в случае отсутствия воздействия. Также нами была добавлена промежуточная градация — острое токсическое воздействие в ряду поколений, когда за установленный для острого токсического воздействия промежуток в 48 или 96 ч в опыте по сравнению с контролем не погибло $\geq 50\%$ особей и их потомства, но они погибали за более длительный период.

Острое токсическое воздействие воды из Куршского залива, при котором погибло $\geq 50\%$ особей, для *Daphnia magna* Straus было отмечено в июне, июле, сентябре и октябре 2017 г. и в июне 2018 г., для *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg — в июне, июле и сентябре 2017 г. и в июне 2018 г. (табл. 4). Острое токсическое воздействие в ряду поколений

для обоих видов наблюдали в августе 2018 г. Хроническое токсическое воздействие, при котором было отмечено подавление рождаемости в опыте по сравнению с контролем, регистрировали в отдельные летние и осенние месяцы 2017–2019 гг. и 2021 г. В остальные периоды наблюдали хроническое стимулирование показателей рождаемости обоих видов или воздействия отмечено не было. В некоторые месяцы в зимний период проводили только острые эксперименты, которые показали отсутствие острой токсичности зимой и для *Daphnia magna*, и для *Ceriodaphnia affinis*.

Таким образом, наиболее сильное отрицательное воздействие на планктонные тест-организмы, проявляющееся в острой токсичности или острой токсичности в ряду поколений, вода из Куршского залива оказывала с июня по сентябрь–октябрь 2017–2018 гг. Также воздействие было негативным при подавлении плодовитости в опыте, что, в основном, отмечали в ряде летних и осенних месяцев 2017–2019 гг. и 2021 г. В остальные периоды воздействие было стимулирующим или отсутствовало.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В результате проведенных исследований установлено, что число выявленных таксонов фитопланктона в прибрежной литорали было выше, чем в прибрежной, свободной от макрофитов части залива. По сравнению с 2002–2010 гг., доминирующий комплекс фитопланктона Куршского залива не претерпел существенных изменений

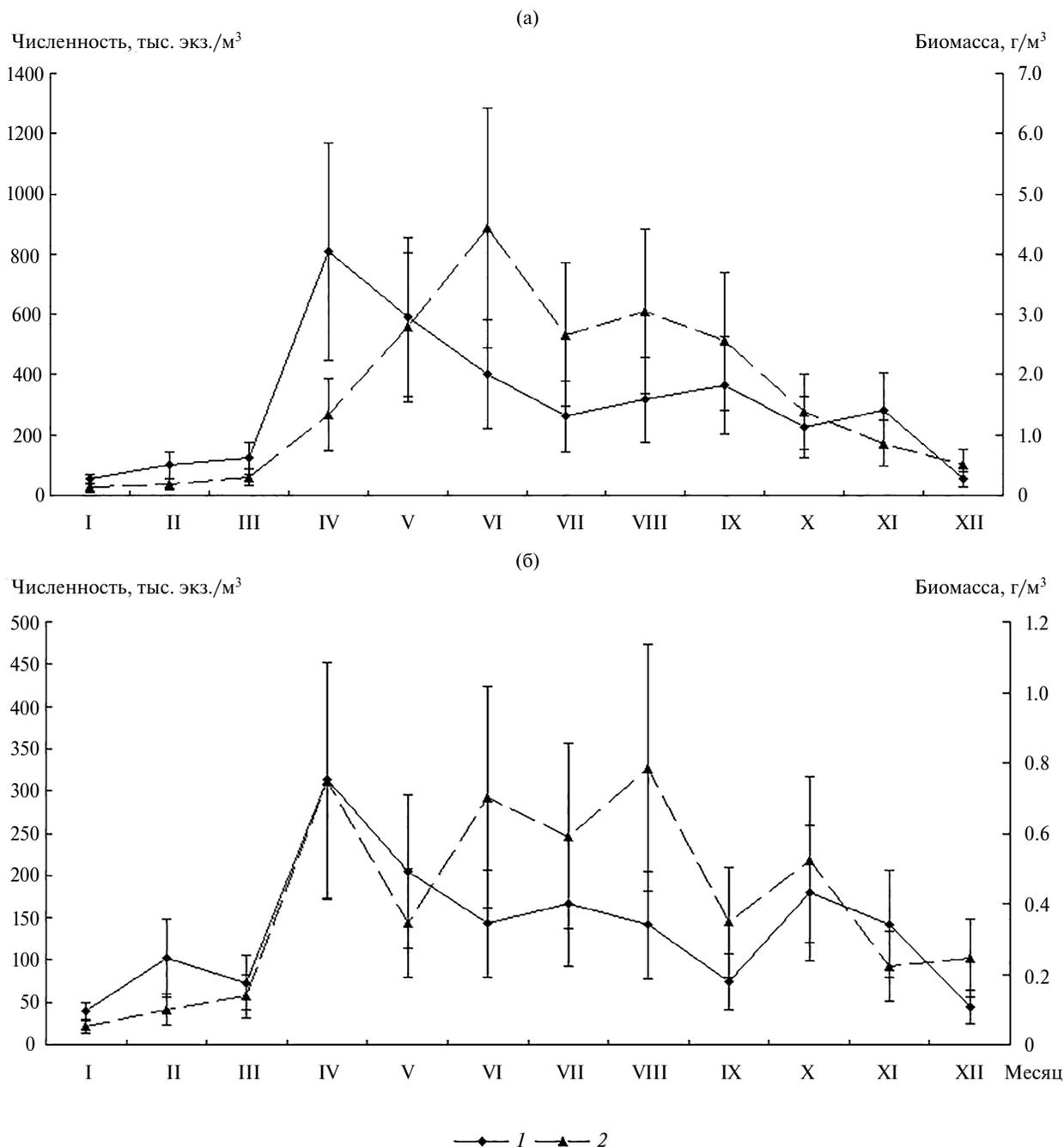


Рис. 8. Изменение средней численности (1) и биомассы (2) зоопланктона в 2017–2021 гг. на станциях НЭБ-1 (а) и НЭБ-2 (б).

(Дмитриева, 2017). Однако на станциях прибрежной зоны в 2020 г. наблюдали меньший вклад в значения биомассы *Aphanizomenon* sp. на фоне возрастания роли *Planktothrix agardhii* в июле–августе.

Подобную структурную перестройку в 2020 г. отмечали на станциях вдоль всего побережья Куршского залива (Багиров и др., 2021). Возможно, как следствие структурных перестроек до-

минирующего комплекса, произошло снижение интенсивности “цветения” воды в 2020–2021 гг. Виды цианобактерий (*Planktothrix agardhii*, *Microcystis* sp.) массово развивающиеся в заливе в эти года, не способны формировать обширные “пятна цветения” и большие по площади скопления подобно тому, как это происходит в случае “цветения” воды *Aphanizomenon flos-aquae*. В период с 2002 по 2010 гг. *Aphanizomenon flos-aquae*

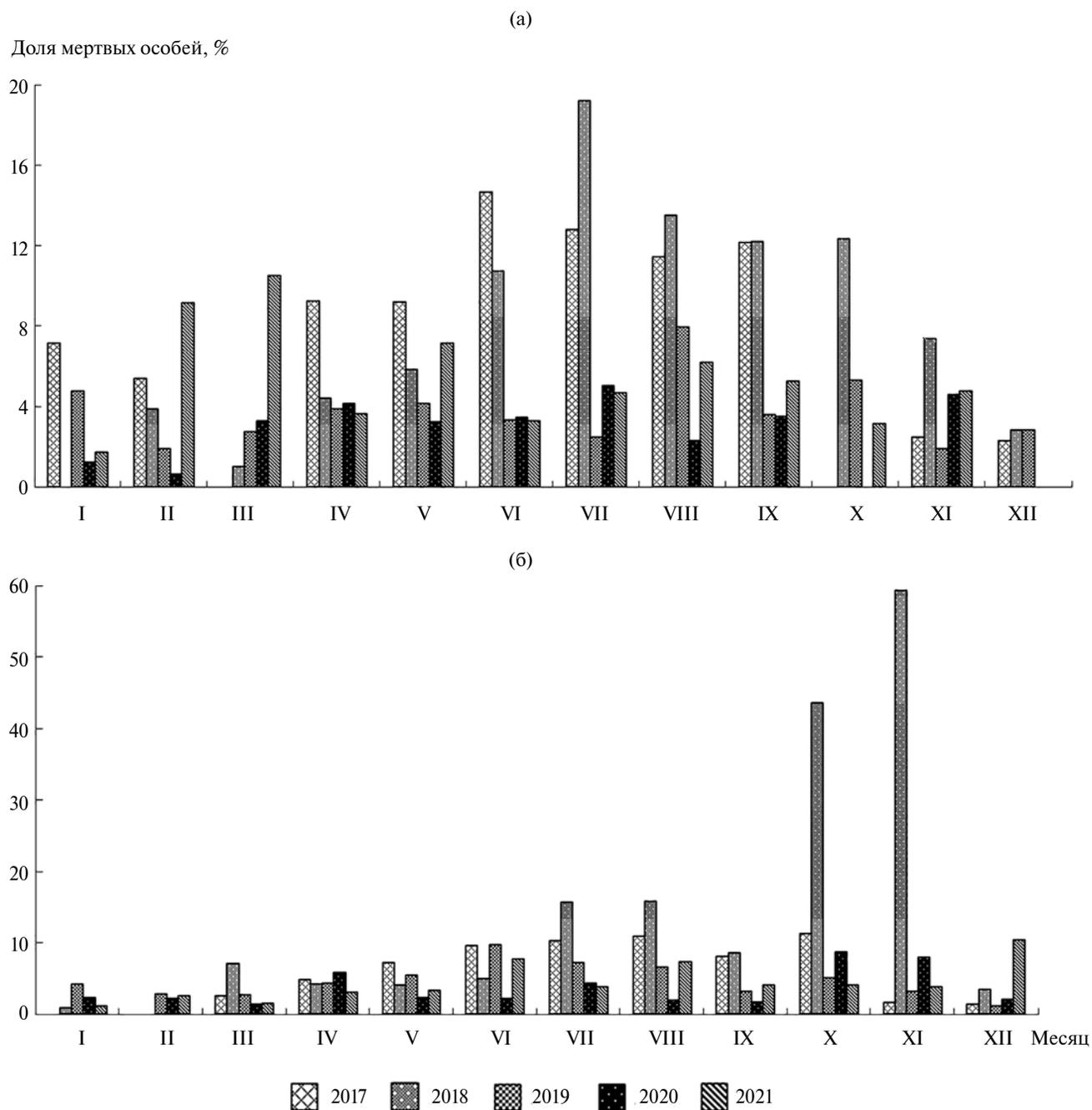


Рис. 9. Доля мертвых особей зоопланктона в Куршском заливе на станциях НЭБ-1 (а) и НЭБ-2 (б) в 2017–2021 гг.

развивался в заливе более интенсивно, формируя обширные “пятна цветения” и в прибрежной литорали, и в пелагиали водоема (Дмитриева, 2017).

Ранее было установлено, что в прибрежной зоне залива скопление и последующее разложение водорослевых масс может приводить к полному отсутствию кислорода (до 8 сут), что наблюдали в августе 2002 г. (Aleksandrov et al., 2018). Доминирующие в июле–августе 2017–2021 гг. потенциально-токсичные (токсигенные) виды

цианобактерий, преимущественно рода *Microcystis* и *Planktothrix agardhii*, в Куршском заливе характеризуются различным по интенсивности уровнем развития по годам. Так, наибольшую долю в биомассе и численности клеток видов рода *Microcystis* наблюдали на станциях в открытой части Куршского залива в 2006 г. (Дмитриева, 2017). По данным исследований литовской части залива, на станции, наиболее близко расположенной к границе с российской частью акватории,

Таблица 4. Результаты биотестирования воды Куршского залива в 2017–2021 гг.

Месяц	<i>Ceriodaphnia affinis</i>					<i>Daphnia magna</i>				
	2017	2018	2019	2020	2021	2017	2018	2019	2020	2021
Январь	ХВ+	ХВ+	–	ОВ+	–	ХВ+	ОВ+	–	ОВ+	–
Февраль	ХВ+	ХВ+	–	ОВ+	–	ХВ+	ХВ+	–	ХВ+	–
Март	ХВ+	ОВ+	–	ОВ+	ХВ–	ХВ+	ОВ–	–	ХВ+	ХВ–
Апрель	ХВ+	ХВ+	ОВ–	ОВ–	ОВ–	ОВ–	ХВ+	ОВ–	ХВ+	ОВ+
Май	ХВ+	ХВ–	ХВ+	ХВ+	ХВ–	ОВ–	ХВ–	ХВ+	ОВ+	ХВ+
Июнь	ТВ	ТВ	ХВ+	ХВ+	ХВ+	ТВ	ТВ	ОВ+	ХВ+	ХВ+
Июль	ТВ	ТВ*	ХВ+	ХВ+	ХВ+	ТВ	ТВ*	ОВ+	ХВ+	ХВ+
Август	ХВ–	ТВ*	ХВ–	ХВ+	ХВ+	ХВ–	ТВ*	ОВ+	ХВ+	ХВ+
Сентябрь	ТВ	ХВ+	ХВ–	ОВ+	ОВ+	ТВ	ХВ+	ОВ–	ХВ+	ХВ+
Октябрь	ХВ–	ОВ+	ОВ–	ОВ–	ХВ–	ТВ	ОВ+	ХВ+	ОВ–	ХВ–
Ноябрь	ХВ+	–	ОВ–	ОВ+	–	ОВ+	–	ХВ–	ОВ+	–
Декабрь	ОВ+	–	ОВ+	ОВ+	–	ХВ+	–	ХВ+	ОВ+	–

Примечание. “–” – острого токсичного воздействия нет, хронические опыты не проводили. ОВ+ – отсутствие воздействия (слабое стимулирование). ОВ– – отсутствие воздействия (слабое подавление). ХВ+ – хроническое токсическое воздействие (стимулирование). ХВ– – хроническое токсическое воздействие (подавление). ТВ* – острое токсическое воздействие в ряду поколений. “ТВ” – острое токсическое воздействие.

концентрация микроцистина (МС-LR) в июле–октябре 2006 г. варьировала от 0 до 134.2 мкг/л и в среднем достигала 13.7 мкг/л (Paldavičienė et al., 2009). Согласно рекомендациям ВОЗ, концентрация микроцистина (МС-LR) в питьевой воде не должна превышать 1 мкг/л при однократном применении и 0.1 мкг/л при многократном потреблении (WHO, 2003). При использовании водоемов в рекреационных целях представляют угрозу численность цианобактерий 20 млрд кл./м³ и концентрации микроцистинов 2–4 мкг/л (WHO, 2004). В 2017 г. концентрация микроцистинов была 5–10 мкг/л в прибрежной защищенной макрофитами литорали и 11.3–13.5 мкг/л в прибрежной зоне вне пояса макрофитной растительности (Герб и др., 2018; Sidelev et al., 2020). Летом 2018 г. выявлено присутствие микроцистинов в воде прибрежной части Куршского залива, но, по сравнению с предыдущими годами, в меньших количествах и с меньшей частотой. В течение летнего периода микроцистины обнаруживали четырежды в концентрации 5 мкг/л в начале июня и 1 мкг/л – в июле–августе (Герб и др., 2019).

Биомасса цианобактерий в летние месяцы 2017–2021 гг. в среднем была выше в прибрежной части залива за поясом макрофитной растительности по сравнению с прибрежной мелководной литоральной зоной. Такая же тенденция была отмечена для численности клеток ПТ цианобактерий и для суммарной средней за год биомассы фитопланктона. Средние за год значения биомассы фитопланктона без учета высоких биомасс, сформировавшихся в результате нагонных явлений, на станции свободной от макрофитной растительности (НЭБ-1) были выше (32 г/м³), чем на станции в литоральной зоне (17 г/м³). Сход-

ные показатели биомассы были получены для литоральной зоны залива вдоль всего побережья Куршской косы при проведении сезонных наблюдений в 2017–2020 гг.: 11.7–18.0 г/м³ (Герб и др., 2018, 2019; Ланге и др., 2020; Багиров и др., 2021). Различия изучаемых показателей могут быть обусловлены расположением станции литоральной зоны в зарослях макрофитов, которые служат ограничивающим барьером для распространения и развития микроводорослей (Семенченко, 2013; Sharip, 2021; Zeng et al., 2022). В макрофитной части оз. Неро был отмечен меньший уровень количественного развития фитопланктона и токсигенных цианобактерий по сравнению с планктонной, что указывало на их конкурентное исключение со стороны водных растений (Сиделев, Семенова, 2022). При увеличении интенсивности зарастания водоема прибрежно-водная растительность начинает подавлять развитие фитопланктона. Объясняется это, главным образом, недостатком солнечного света в зарослях и конкуренцией за биогенные элементы, изменением ионного состава водной среды, а также отрицательным аллелопатическим воздействием. Это происходит уже при биомассе водной растительности ~1.5 кг/м³ (Кутова, 1973; Садчиков, Кудряшов, 2004). Площадь зарастания Куршского залива основными макрофитами – тростником обыкновенным, расширяющим свой ареал в двухтысячных годах по сравнению с концом пятидесятых годов прошлого века, достигает 480 га, камышом озерным – 305 га (Фельдман, 2006). Надземная биомасса только этих видов в 2005–2006 гг. в весенне-летний период была 1.3–1.4 кг/м³ (Фельдман, 2008).

В зоопланктоне в период исследований были отмечены как типичные для Куршского залива виды (Науменко, 2006, 2008, 2009; Семенова, 2010а; Полунина, Родионова, 2017), так и характерные для этого водоема доминирующие виды и их смена по сезонам (Науменко, 2006, 2009; Семенова, 2010а, 2011; Dmitrieva, Semenova, 2011; Герб и др., 2018, 2019; Ланге и др., 2020; Багиров и др., 2021). В отличие от работ, проводимых в последние десятилетия, настоящее исследование выполнено на протяжении всего года и помимо вегетационного периода (с марта—апреля по октябрь—ноябрь) охватывало декабрь, январь и февраль. Подробные исследования в зимний период в Куршском заливе, как и подробные исследования прибрежной зоны в районе НЭБ Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии были проведены в 1984–1986 гг., т.е. >30 лет назад (Науменко, 2006). По данным наших исследований, по сравнению с исследованиями в 80-х годах XX в., в зимний и раннеосенний периоды в массе развивался вид *Cyclops kolensis*, который не регистрировали предыдущие исследователи, но вид указывался как массовый и доминирующий в зимних зоопланктонных сообществах (Ривьер, 2012). Виды *Bosmina coregoni* f. *thersites* и *Chydorus sphaericus* входили в состав доминирующих и в открытой, и в прибрежной зоне Куршского залива в годы наиболее интенсивного “цветения воды” (Семенова, 2010б; Dmitrieva, Semenova, 2011), что также было отмечено и в наших исследованиях.

По данным 80-х годов XX в., пик численности зоопланктона в прибрежной зоне в районе исследований отмечали в мае, пик биомассы — в июле. По нашим данным (2017–2021 гг.), произошло смещение: пик численности наблюдался в апреле, а пик биомассы — в июне в момент массового развития *Daphnia galeata*. Такое смещение пиков развития зоопланктона на более ранний период может, с одной стороны, объясняться локальным потеплением климата за последние 30 лет. Это подтверждают объективные наблюдения и тренды роста температур как непосредственно в районе исследований (Семенова, 2013), так и в целом для Балтийского региона (Viitasalo, Bonsdorff, 2022). Большую роль в этом могут играть более мягкие зимы и раннее наступление весны. С другой стороны, наблюдающееся в июле—августе массовое развитие цианобактерий негативно сказывается на крупных *Daphnia galeata* (Tillmanns et al., 2008; Semenova et al., 2017), которые составляют основу биомассы в июне. Возможно, смещение пика развития дафний на более ранний срок связано и с избеганием “цветений” воды и прессы хищников (Mehner et al., 1998).

Сезонные колебания численности и биомассы зоопланктона, а также их средние значения

характерны для Куршского залива и близки к отмеченным для его акватории и района исследований (Науменко, 2006, 2009; Dmitrieva, Semenova, 2011). В соответствии с данными предыдущих наблюдений (Семенова, 2010б), также отмечены более низкие количественные показатели зоопланктона в защищенной макрофитами зоне (ст. НЭБ-2) по сравнению со свободной от макрофитов более глубоководной прибрежной зоной водоема. Сходное распределение количественных показателей в 2017–2021 гг. наблюдали и для фитопланктона. Менее интенсивное развитие фитопланктона на мелководной ст. НЭБ-2 могло ограничивать количественное развитие зоопланктона вследствие уменьшения пищевых ресурсов. Также снижение количественных показателей зоопланктона могло быть связано с прессом хищников (Науменко, 2006; Sagarario et al., 2009).

Массовое развитие цианобактерий наиболее негативно сказывалось на сообществе зоопланктона в 2017–2019 гг., когда в летне-осенний период отмечали повышенные доли мертвых особей в зоопланктоне — особенно среди наиболее чувствительных к “цветению” воды видов (Семенова, 2011; Semenova et al., 2017). Воздействие токсинов цианобактерий служит одной из причин повышения доли мертвых особей в пресноводных экосистемах (Tang et al., 2014). На ст. НЭБ-1, по-видимому, основной причиной повышенной гибели зоопланктона было влияние цианотоксинов *Microcystis* spp., для которых в Куршском заливе была установлена токсикогенность (Belykh et al., 2013; Semenova et al., 2017). В воде в районе исследований в летний период 2017 г. были зарегистрированы микроцистины в больших концентрациях, чем в 2018 г. (Герб и др., 2018, 2019). В 2017–2019 гг. выявлена положительная корреляция доли мертвых особей в зоопланктоне и биомассы *Microcystis* spp. — аналогично тому, как это наблюдали в заливе в 2007 и 2008 гг. (Семенова, Дмитриева, 2010). Токсическое влияние на зоопланктон также подтверждается данными биотестирования, согласно которым в летне-осенний период 2017–2018 гг. было отмечено острое токсическое воздействие на планктонных ракообразных. В июле и августе 2018 г., по данным биотестирования, наблюдали гибель $\geq 50\%$ особей *Daphnia magna* и *Ceriodaphnia affinis* за более длительный период, чем предполагают острые эксперименты по установлению токсичности. Вероятно, это связано с накопительным эффектом воздействия токсинов, концентрация которых была ниже, чем в 2017 г. (Герб и др., 2018, 2019; Sidelev et al., 2020; Nandini, Sarma, 2023). Также следует отметить и 2019 г., когда доли мертвых особей в летне-осенний период были ниже, чем в 2017–2018 гг., а по данным биотестирования, острое токсическое воздействие отсутствовало. Выявлено лишь хроническое подавление репродуктивных пока-

зателей, хотя биомассы *Microcystis* spp. в отдельные месяцы были велики. Таким образом, и по данным наблюдений в природе, и по лабораторным исследованиям возможное воздействие цианотоксинов на зоопланктон в летне-осенний период 2019 г. было слабым. В водоемах популяция цианобактерий часто представлена несколькими видами, при этом токсичность цианотоксинов, образованных штаммами одного вида, может различаться на несколько порядков (Sivonen, Jones, 1999). На процентное соотношение токсигенных видов в фитопланктоне способно оказать синергетический эффект сочетание повышенной температуры с другими абиотическими и биотическими факторами среды (Rastogi et al., 2015). Показано, что штаммы *Microcystis aeruginosa*, не проявлявшие токсичных свойств, начинают продуцировать токсины при повышении температуры воды (Dzialls, Grossart, 2011). В 2019 г. в фитопланктоне Куршского залива могли развиваться нетоксигенные представители цианобактерий или сочетание абиотических условий не способствовало синтезу микроцистинов токсигенными штаммами цианобактерий. На ст. НЭБ-2 к воздействию токсинов на зоопланктон может добавляться фактор пониженного содержания кислорода в момент нагона больших биомасс фитопланктона и их последующего разложения (Брагинский и др., 1968). Этот эффект, по-видимому, возникал в октябре–ноябре 2018 г. Заморные явления в прибрежной зоне в результате нагонов отмечали в прибрежной зоне Куршского залива и ранее (Ежова и др., 2012; Семенова, 2013; Aleksandrov et al., 2018). Несмотря на повышенные значения доли мертвых особей в зоопланктоне в 2018 г., отмеченные в 2017–2021 гг. максимальные значения этого показателя были на обеих станциях ниже зарегистрированных для Куршского залива в летний и осенний периоды 2010 г. (Семенова, 2013). В 2010 г. в условиях аномального жаркого лета доля мертвых особей достигала 76.2 и 62.0% численности и биомассы зоопланктона соответственно. В этот период на части акватории залива зарегистрировано подавление развития зоопланктонного сообщества в целом, аналогичные явления подавления зоопланктона при массовом цветении цианобактерий были отмечены в 2010 г. в Чебоксарском вдхр. (Копылов и др., 2020). То есть в отдельные годы (до 2017–2021 гг.) на акватории Куршского залива в момент цианобактериальных “цветений” воды воздействие на зоопланктон могло быть более интенсивным, чем в 2017–2018 гг.

Исследования, посвященные биотестированию природных вод на планктонных тест-организмах немногочисленны (Томилина и др., 2018, 2020; Ложкина и др., 2020; Tomilina et al., 2021). Ни в одном из них не было зафиксировано острого токсического воздействия, хотя в исследованных водоемах (оз. Неро, Рыбинское вдхр.,

р. Волга) периодически отмечают “цветения” воды цианобактериями, в том числе токсичными (Корнева и др., 2012; Chernova et al., 2020; Сиделев, Семенова, 2022). По-видимому, в Куршском заливе уровень развития токсичных видов цианобактерий, способных негативно влиять на планктонных животных, превышает уровень их развития в переречисленных выше водоемах. Это подтверждают данные о меньшем содержании микроцистинов в водах их акваторий (0.1–5.3 мкг/л) по сравнению с таковым в водах Куршского залива (13.7 мкг/л) (Paldavičienė et al., 2009; Sidelev et al., 2020).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сезонная динамика фитопланктона прибрежной зоны Куршского залива в 2017–2021 гг. характеризовалась развитием преимущественно диатомовых водорослей зимой и цианобактерий и диатомей весной, летом и осенью. В среднем за исследуемый период суммарная биомасса фитопланктона, биомасса цианобактерий и численность клеток ПТ таксонов на более глубоководной ст. НЭБ-1 была выше во все сезоны, по сравнению с мелководной ст. НЭБ-2. Исключением были октябрь и ноябрь 2018 г., когда в зарослях макрофитов скапливались большие биомассы цианобактерий и, соответственно, происходило значительное увеличение суммарной биомассы фитопланктона. В зоопланктоне района исследований, по сравнению с данными 1980-х годов, *Cyclops kolensis* стал доминирующим видом зимних и ранневесенних сообществ. Пик численности зоопланктона сместился на апрель, пик биомассы — на июнь, что может быть связано с локальным потеплением климата и избеганием планктонными организмами летних “цветений” воды. Максимальная степень воздействия цианобактериальных “цветений” и выделяющихся в этот период метаболитов (микроцистинов) на зоопланктонные организмы, проявляющаяся в возрастании доли мертвых особей в зоопланктоне и остром токсическом воздействии согласно результатам биотестирования, зафиксирована в летне-осенний период 2017–2018 гг. В это время были отмечены наибольшие численности ПТ цианобактерий, превышающие норматив ВОЗ в июле–сентябре в 3–11 раз и в 1–6 раз на станциях НЭБ-1 и НЭБ-2 соответственно, также зарегистрированы наибольшие биомасса видов рода *Microcystis* и содержание токсинов в воде залива. Осенью 2018 г. в период нагонных явлений в менее глубоководной зоне были выявлены максимальные доли мертвых особей зоопланктона. Минимальную степень воздействия на зоопланктон отмечали в 2020 г., когда численность ПТ цианобактерий, биомасса *Microcystis* и фитопланктона в целом были самыми низкими за исследуемый

период. Доля мертвых особей в зоопланктоне летом и осенью 2020 г. также была наименьшей. В это время было зафиксировано лишь хроническое токсическое воздействие на тест-объекты, которое заключалось в стимулировании их репродуктивных показателей, связанных с повышенной продуктивностью воды Куршского залива, или же токсического воздействия не отмечали.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне признательны сотрудникам Атлантического филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии Дюшкову Н.П., Приставко Ю.В., а также Мальфанову И.Л. за помощь при сборе материала в Куршском заливе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Экспедиционные исследования, а также обработка проб выполнены при поддержке государственного задания Атлантического филиала Российского федерального научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (тема № 076-00001-24-00); анализ и интерпретация данных по фитопланктону выполнены при поддержке государственного задания ИО РАН (тема № FMWE-2024-0021); анализ и интерпретация данных по зоопланктону и биотестированию выполнены при поддержке государственного задания ИБВВ РАН № 124032500016-4 "Разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных континентальных вод".

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н.* 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.
- Багиров Н.Э., Ежова Е.Е., Ланге Е.К. и др.* 2021. Результаты экологического мониторинга прибрежной зоны Куршского залива на территории национального парка "Куршская коса" в 2020 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка "Куршская коса". С. 144.
- Биологические методы контроля. Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. 2007. ФР 1.39.2007.03222. М.: Акварос.
- Брагинский Л.П., Береза В.Д., Величко И.М. и др.* 1968. "Пятна цветения", нагонные массы, выбросы сине-зеленых водорослей и происходящие в них биологические процессы // "Цветение" воды. Киев: Наук. думка. С. 92.
- Герб М.А., Ежова Е.Е., Ланге Е.К. и др.* 2019. Характеристика состояния биоты литоральной зоны Куршского залива на территории национального парка "Куршская коса" в 2018 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка "Куршская коса". Калининград: Изд-во Балтийск. федеральн. ун-та им. И. Канта. Вып. 15. С. 82.
- Герб М.А., Ланге Е.К., Ежова Е.Е., и др.* 2018. Характеристика состояния биоты литоральной зоны Куршского залива в национальном парке "Куршская коса" в 2017 г. // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка "Куршская коса". Калининград: Изд-во Балтийск. федеральн. ун-та им. И. Канта. Вып. 14. С. 72.
- Дмитриева О.А.* 2017. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Дис. ... 309 с.
- Дубовская О.П.* 2008. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения // Журн. Сиб. Фед. ун-та. Сер. Биология. № 2. С. 145.
- Ежова Е.Е., Ланге Е.К., Русских Я.В. и др.* 2012. Токсические "цветения" фитопланктона в Куршском и Вислинском заливах Балтийского моря // Междунар. конф. "Актуальные проблемы планктонологии": Тез. докл. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 100.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Русских Я.В., Чернова Е.Н.* 2012. Состояние фитопланктона и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ: Матер. докл. Всерос. конф. пос. Борок, 22–26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков. С. 138.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Минеева Н.М., Заботкина Е.А.* 2020. Планктонное сообщество крупного эвтрофного водохранилища в период аномально высокой температуры воды // Биол. внутр. вод. № 4. С. 315.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040099>
- Кутова Т.Н.* 1973. О соотношении развития высших растений и фитопланктона в оз. Едрово // Изв. ГосНИОРХ. Т. 84. С. 96.
- Ланге Е.К.* 2013. Фитопланктонный комплекс российской части Куршского залива (2001–2007 гг.) // Изв. Калининград. гос. техн. ун-та. № 28. С. 87.
- Ланге Е.К., Герб М.А., Ежова Е.Е., и др.* 2020. Результаты экологического мониторинга прибрежной зоны Куршского залива на территории национального парка "Куршская коса" в 2019 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка "Куршская коса". Калининград: Изд-во Балтийск. федеральн. ун-та им. И. Канта. Вып. 16. С. 99.

- Ложкина Р.А., Томилина И.И., Ганеева М.В. 2020. Долговременные изменения качества воды Рыбинского водохранилища по данным биотестирования // Трансформация экосистем. № 3. С. 125.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости цериодафний. 2007. Федеральный реестр (ФР). ФР 1.39.2007.03221. М.: Акварос.
- Науменко Е.Н. 2006. Зоопланктон прибрежной части Куршского залива. Калининград: Изд-во АтлантНИРО.
- Науменко Е.Н. 2008. Видовой состав зоопланктона Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Тр. Зоол.ин-та РАН. Т. 312. № 1/2. С. 155.
- Науменко Е.Н. 2009. Зоопланктон в эстуариях разного типа (на примере Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря) // Биология внутр. вод. № 1. С. 76.
- Оленина И.А. 1996. Видовой состав фитопланктона залива Куршю-Марес и прибрежной зоны юго-восточной части Балтийского моря // Botanica Lithuanica. Т. 2. № 3. С. 259.
- Полунина Ю.Ю., Родионова Н.В. 2017. Характеристика зоопланктонного сообщества // Система Балтийского моря. М.: Науч. мир. С. 258.
- Ривьер И.К. 2012. Холодноводный зоопланктон озер бассейна Верхней Волги. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А.
- Садчиков А.П., Кудряшов М.А. 2004. Экология прибрежно-водной растительности. М.: Изд-во НИА-Природа. РЭФИА.
- Семенова А.С. 2010а. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: Дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08. Бюрок. 280 с.
- Семенова А.С. 2010б. Изменения зоопланктона Куршского залива в период "гиперцветения" воды // Поволжский экол. журн. № 1. С. 86.
- Семенова А.С. 2011. Доля мертвых особей в зоопланктоне Куршского залива Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 3. С. 35.
- Семенова А.С. 2013. Изменение показателей смертности зоопланктона Куршского залива в условиях аномально жаркого лета 2010 г. // Вода: химия и экология. № 12(65). С. 50.
- Семенова А.С., Дмитриева О.А. 2010. "Цветение" сине-зеленых водорослей как одна из причин повышения смертности зоопланктона Куршского залива Балтийского моря // Бюл. МОИП. Отд. Биол. Т. 118. № 6. С. 19.
- Семенова С.Н., Смыслов В.А. 2005. Состояние фитоплана Куршского залива Балтийского моря на рубеже XX–XXI веков // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Калининград: Изд-во АтлантНИРО. С. 17.
- Семенченко В.П. 2013. Зоопланктон литоральной зоны озер разного типа. Минск: Беларус. навука. С. 172.
- Сиделев С.И., Семенова А.С. 2022. Пространственное распределение хлорофилла "а", токсичных цианобактерий и зоопланктона в макрофитной и фитопланктонной частях оз. Неро (Ярославская обл.) // Актуальные проблемы планктонологии: IV Всерос. конф.: Матер. (Светлогорск, 25–30 сентября 2022 г.). Калининград: ФГБОУ ВО "КГТУ". С. 177.
- Сиделев С.И., Семенова А.С. 2019. Экологическая роль цианобактериальных токсинов (микроцистинов) в водных экосистемах // Цианобактерии/цианобактерии: систематика, экология, распространение: Матер. докл. II Междунар. науч. шк.-конф. С. 54.
- Сухаревич В.И., Поляк Ю.М. 2020. Глобальное распространение цианобактерий: причины и последствия (обзор) // Биология внутр. вод. № 6. С. 562.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220060170>
- Томилина И.И., Ганеева М.В., Ложкина Р.А. 2018. Оценка качества воды и донных отложений каскада водохранилищ р. Волга по показателям токсичности и химического состава // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. № 82(85). С. 106.
- Томилина И.И., Ложкина Р.А., Чалова И.В. 2020. Токсикологические исследования мелководного высокоэвтрофного оз. Неро (Ярославская область). Сообщение 1. Вода // Тр. Ин-та биол. внутр. вод РАН. № 91(94). С. 100.
- Уселите С.И. 1959. Фитопланктон залива Куршю Марес и его сезонная динамика // Куршю Марес. С. 139.
- Фельдман М.В. 2006. Оценка распространения и запаса аэрогидрофитов российской части Куршского залива // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка "Куршская коса". Калининград. С. 172.
- Фельдман М.В. 2008. Высшая водная растительность Куршского залива // Рыбохозяйственный кадастр трансграничных водоемов России (Калининградская область) и Литвы. Калининград: Изд-во "ИП Мишуткина". С. 25.
- Aleksandrov S., Krek A., Bubnova E., Danchenkov A. 2018. Eutrophication and effects of algal bloom in the southwestern part of the Curonian Lagoon alongside the Curonian Spit (Russia) // Baltica. V. 31. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.5200/baltica.2018.31.01>
- Belykh O.I., Dmitrieva O.A., Gladkikh A.S., Sorokovikova E.G. 2013. Identification of toxigenic cyanobacteria of the genus *Microcystis* in the Curonian Lagoon (Baltic Sea) // Oceanology. V. 53. № 1. P. 71. <https://doi.org/10.7868/S0030157413010024>
- Bickel S.L., Tang K.W., Grossart H.P. 2008. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters // Freshwater Biol. V. 54. № 5. P. 971. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02141.x>

- Chernova E., Sidelev S., Russkikh I. et al. 2020. Spatial distribution of cyanotoxins and ratios of microcystin to biomass indicators in the reservoirs of the Volga, Kama and Don Rivers, the European part of Russia // *Limnologia*. V. 84. P. 125. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2020.125819>
- Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2011. Seasonal dynamics of phyto- and zooplankton and their Interactions in the hypereutrophic reservoir // *Inland Water Biol.* V. 4. № 3. P. 308. <https://doi.org/10.1134/S1995082911030059>
- Dzjalls C., Grossart H.P. 2011. Increasing oxygen and water temperature select for *Microcystis* sP. // *PloS One*. V.6 (9). P. e25569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0025569>
- Haney J.F., Hall D.J. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera // *Limnol., Oceanogr.* V. 18. № 2. P. 331. <https://doi.org/10.4319/lo.1973.18.2.0331>
- Mehner T., Hulsmann S., Worischka S. et al. 1998. Is the midsummer decline of daphnia really induced by age-0 fish predation? Comparison of fish consumption and daphnia mortality and life history parameters in a biomanipulated reservoir // *J. Plankton Res.* V. 20. № 9. P. 1797. <https://doi.org/10.1093/plankt/20.9.1797>
- Nandini S., Sarma S.S. 2023. Experimental studies on zooplankton-toxic cyanobacteria interactions: a Review // *Toxics*. V.11. № 2. P. 176. <https://doi.org/10.3390/toxics11020176>
- Omidi A., Esterhuizen-Londt M., Pflugmacher S. 2018. Still challenging: the ecological function of the cyanobacterial toxin microcystin — what we know so far // *Toxin Rev.* V. 37. P. 87. <https://doi.org/10.1080/15569543.2017.1326059>
- Overlingė D., Toruńska-Sitarz A., Katarzyte M. et al. 2021. Characterization and diversity of microcystins produced by cyanobacteria from the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) // *Toxins*. V. 13. № 12. P. 838. <https://doi.org/10.3390/toxins13120838>
- Paldavičienė A., Mazur-Marzec H., Razinkovas A. 2009. Toxic cyanobacteria blooms in the Lithuanian part of the Curonian Lagoon // *Oceanologia*. V. 51(2). P. 203. <http://dx.doi.org/10.5697/oc.51-2.203>
- Pattanaik B., Wulff A., Roleda M.Y. et al. 2010. Production of the cyanotoxin nodularin — a multifactorial approach // *Harmful Algae*. № 10. P. 30. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2010.06.001>
- Pei Y., Xu R., Hilt S., Chang X. 2020. Effects of cyanobacterial secondary metabolites on phytoplankton community succession // *Co-Evolution of Secondary Metabolites*, Ref. Ser. Phytochem. Cambridge: Springer. P. 323. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8_12-1
- Pesnya D.S., Kurbatova S.A., Sharov A.N. et al. 2022. Genotoxicity of natural water during the mass development of cyanobacteria evaluated by the allium test method: a model experiment with microcosms // *Toxins*. V. 14(5). P. 359. <https://doi.org/10.3390/toxins14050359>
- Pham T.L., Dao T.S., Shimizu K. et al. 2015. Isolation and characterization of microcystin-producing cyanobacteria from Dau Tieng Reservoir, Vietnam // *Nova Hedwigia*. V. 101(1–2). P. 3. https://doi.org/10.1127/NOVA_HEDWIGIA/2014/0243
- Rastogi R.P., Madamwar D., Incharoensakdi A. 2015. Bloom dynamics of cyanobacteria and their toxins: Environmental health impacts and mitigation strategies // *Front. Microbiol.* № 6. P. 1. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2015.01254>
- Sagrario G., De LosÁngeles M., Balseiro E. et al. 2009. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predacious macroinvertebrates // *Freshwater Biol.* V. 54(5). P. 1042. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02152.x>
- Schmidt-Ries H. 1940. Untersuchungen zur Kenntnis des Pelagials eines Strangewassers (Kurishes Haff) // *Zeitschriften für Fischerei und deren Hilfswissenschaften*. Bd 6. H. 2. P. 138.
- Seepersad B., Crippen R.W. 1978. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton // *J. Fish Res. Board Canada*. V. 35. № 10. P. 1363.
- Semenova A.S., Sidelev S.I., Dmitrieva O.A. 2017. Experimental investigation of natural populations of *Daphnia galeata* G.O. Sars from the Curonian Lagoon feeding on potentially toxigenic cyanobacteria // *Biol. Bull.* V. 44. № 5. P. 538. <https://doi.org/10.1134/S1062359017050156>
- Sharip Z. 2021. Changes in phytoplankton and zooplankton abundance and diversity in macrophyte-dominated and open pelagic ecosystem of shallow reservoirs // *Inland Water Biol.* V. 14. № 4. P. 427. <https://doi.org/10.1134/S1995082921040088>
- Sidelev S., Zubishina A., Chernova E. 2020. Distribution of microcystin-producing genes in *Microcystis* colonies from some Russian freshwaters: Is there any correlation with morphospecies and colony size? // *Toxicon*. V. 184. P. 136. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2020.06.005>
- Sivonen K., Jones G. 1999. Cyanobacterial toxins // *Toxic cyanobacteria in Water: a guide to their public health consequences, monitoring and management*. Ch. 3. L.: E&FN Spon. P. 41. <https://doi.org/10.1201/9781482295061>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1995. *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. New York: W. H. Freeman and Comp. P. 887.
- Tang K.W., Gladyshev M.I., Dubovskaya O.P. et al. 2014. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments // *J. Plankton Res.* V. 36(3). P. 597. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbu014>
- Tillmanns A.R., Wilson A.E., Pick F.R., Sarnelle O. 2008. Metaanalysis of cyanobacterial effects on zooplankton population growth rate: species-specific responses // *Fundam. Appl. Limnol.* V. 171. № 4. P. 285. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2008/0171-0285>
- Tomilina I.I., Lozhkina R.A., Gapeeva M.V. 2021. Toxicity of bottom sediments of the Rybinsk Reservoir

- according to long-term biotesting data: Report 1 // *Inland Water Biol.* V. 14. P. 777.
<https://doi.org/10.1134/S1995082921060134>
- Viitasalo M., Bonsdorff E.* 2022. Global climate change and the Baltic Sea ecosystem: direct and indirect effects on species, communities and ecosystem functioning // *Earth Syst. Dynam.* V. 13. P. 711.
<https://doi.org/10.5194/esd-13-711-2022>
- World Health Organization (WHO). Guidelines for safe recreational water environment. 2003. V. 1. Coastal and Fresh Waters. Geneva: World Health Organization. P. 219.
- World Health Organization (WHO). Guidelines for drinking water quality. 2004. Geneva: World Health Organization. V. 1. P. 407.
- Zeng Q., Wei Z., Yi C. et al.* 2022. The effect of different coverage of aquatic plants on the phytoplankton and zooplankton community structures: a study based on a shallow macrophytic lake // *Aquat. Ecol.* V. 56(4). P. 1347.
<https://doi.org/10.1007/s10452-022-09970-w>

Structure and Dynamics of Plankton Communities in the Coastal Zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea in 2017–2021 in the Period of Cyanobacterial Bloom

O. A. Dmitrieva^{1, 2, *}, A. S. Semenova^{1, 3}, E. Y. Kazakova¹

¹*Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO” (“AtlantNIRO”), Kaliningrad, Russia*

²*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

³*Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: phytob@yandex.ru

The structure and dynamics of plankton communities in the coastal zone of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea in January–December 2017–2021 was studied. It was found that at the coastal shallow littoral station surrounded by macrophytes the species diversity was higher, and the quantitative characteristics of phytoplankton and zooplankton were lower in all seasons and years of the study than at the deeper coastal station located behind the macrophyte belt. The exception was the period when, as a result of surge events, the phytoplankton biomass in the coastal littoral in October–November 2018 increased to 326–627 g/m³. Every year, “blooms” of water by Cyanobacteria with different intensity and duration were observed at the Lagoon. The abundant of cells of potentially toxic Cyanobacteria exceeded the World Health Organization standard, as a rule, in the summer months at a deep-water coastal station, especially in 2017–2018. This had a negative impact on the state of the entire ecosystem, primarily on zooplankton organisms, in which communities the proportion of dead individuals increased. Water during the period of Cyanobacterial “blooms” in summer and autumn 2017–2018 also had an acute toxic effect on planktonic test organisms.

Keywords: Curonian Lagoon, phytoplankton, toxic Cyanobacteria, zooplankton, percentage of dead individuals, biotesting

УДК 574.51

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В ЛАГУННОЙ ЭКОСИСТЕМЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

© 2024 г. С. В. Александров^{a, b}

^a Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия

^b Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград, Россия

*e-mail: hydrobio@mail.ru

Поступила в редакцию 16.01.2023 г.

После доработки 24.03.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

На основе анализа многолетних (2001–2020 гг.) данных проанализирована динамика первичной продукции и обилия фитопланктона (по концентрации хлорофилла *a*) в лагунной экосистеме Вислинского залива при значительных экосистемных изменениях. Многолетняя динамика характеризовалась увеличением первичной продукции до гипертрофного уровня (>450 г С/(м²·год)) в 2006–2010 гг. После массового развития двустворчатого моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* первичная продукция 2011–2020 гг. сохранилась на гипертрофном уровне, несмотря на значительные изменения в фитопланктоне. Средняя годовая первичная продукция в 2001–2020 гг. была на 60% выше, чем в 1974–1976 гг. Первичная продукция превышает минерализацию органического вещества в воде в среднем на 60%, что ведет к вторичной эвтрофикации залива, а также загрязнению Балтийского моря.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл, трофический статус, Вислинский залив, лагунная экосистема

DOI: 10.31857/S0320965224010037, **EDN:** zakieo

ВВЕДЕНИЕ

Вислинский залив — одна из крупнейших лагун Европы (площадь 838 км², объем 2.3 км³), представляет собой достаточно обособленный водоем, отделенный от Балтийского моря песчаной косой с узким проливом (рис. 1). Водоем находится под сильным воздействием природных условий (водообмен с морем, речной сток, климатические изменения), биологической инвазии и антропогенного воздействия. Гидрологический, гидрохимический режимы и структура биоценозов солоновато-водного Вислинского залива, во многом, определяются взаимодействием морских и речных вод (17.0 и 3.6 км³/год соответственно) (Chubarenko, Margoński, 2008).

Водосборная территория залива (23 870 км²) расположена в густонаселенном районе с развитыми сельским хозяйством и промышленностью. Большие объемы минеральных форм

биогенных элементов поступают в восточную часть залива с водосборной площади р. Преголя (в пределах Калининградской обл. и Варминско-Мазурского воеводства Республики Польша). Значительное загрязняющее влияние оказывает расположение в восточной части залива Калининградской агломерации с населением >800 тыс. человек. Сточные воды г. Калининград по 2015 г. в основном подвергались только механической очистке, на выносимые со сточными водами фосфор и азот приходилось до половины общего количества биогенных элементов, поступающих с водосборной территории (Горбунова и др., 2017). Морфометрические особенности и гидрологический режим в лагунной экосистеме способствуют накоплению поступающих биогенных элементов в воде и донных осадках и обуславливают высокий уровень эвтрофирования. В долгосрочном аспекте экологическую ситуацию должен изменить ввод в г. Калининград в 2016 г. современных очистных сооружений, но в первые годы их эксплуатации значительного уменьшения концентрации азота и фосфора не произо-

Сокращения: ПП — первичная продукция; САЧ — суточное ассимиляционное число; Хл *a* — хлорофилл *a*; Аорт — первичная продукция на глубине максимального фотосинтеза, ΣА, ΣΣА — первичная продукция в столбе воды за сутки и год, соответственно.

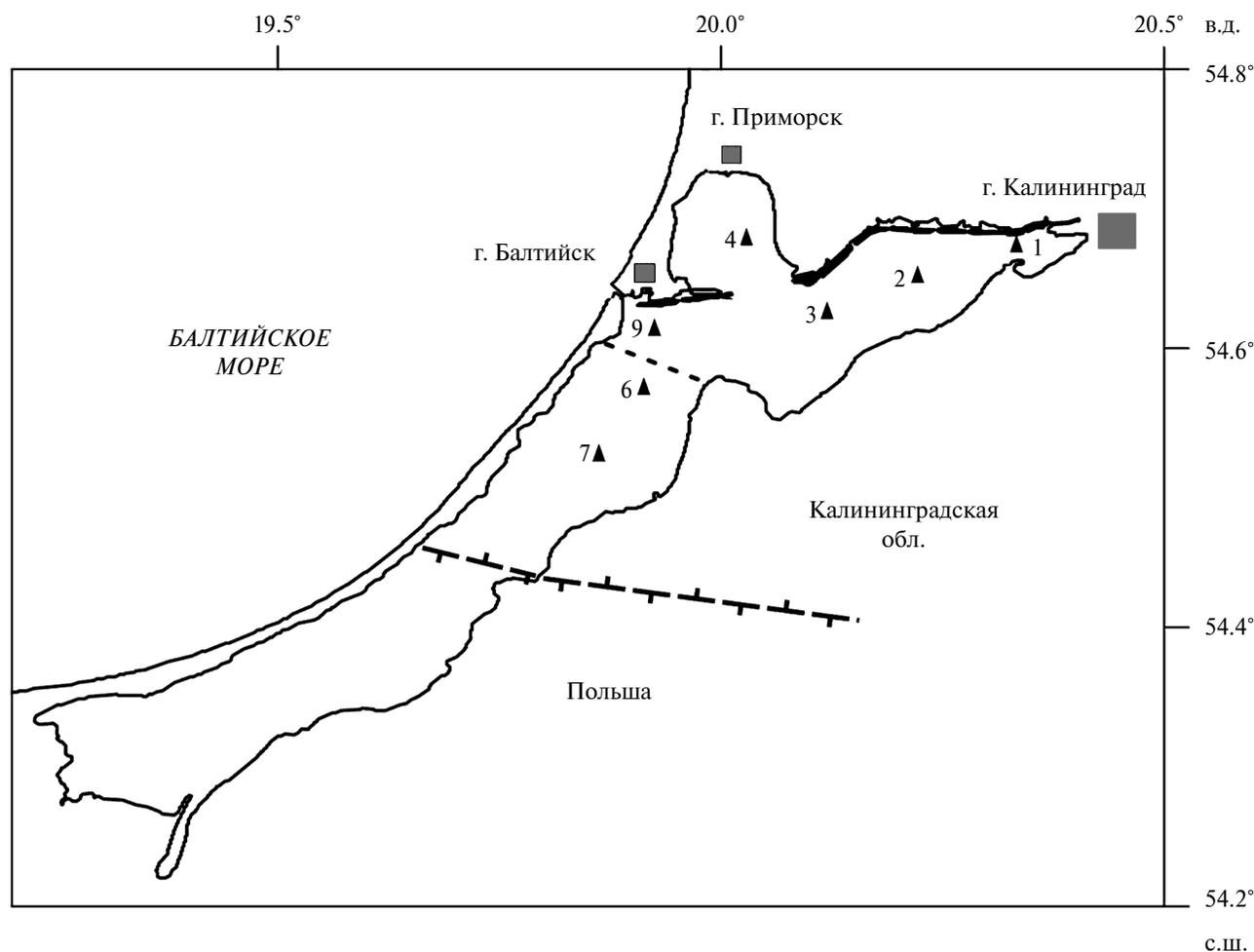


Рис. 1. Карта-схема расположения станций наблюдения в Вислинском заливе (1–4, 6, 7, 9 – номера станций).

шло, хотя наблюдалось пространственное перераспределение (Александров, Сташко, 2021)

В Балтийском регионе в последние десятилетия наблюдаются климатические изменения, которые ведут к устойчивому тренду повышения температуры воды в Вислинском заливе (в том числе увеличение числа “теплых лет”). Летом отмечается сильный прогрев воды ($>20\text{--}22^\circ\text{C}$), оптимальный для цианобактерий, формирующих “цветение” воды. До 2010 г. в Вислинском заливе наблюдалось интенсивное летнее “цветение” воды. Период, характеризующийся регулярным массовым развитием цианобактерий, предшествовал вселению североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), который впервые отмечен в 2010 г. в российской и в 2011 г. польской части (Рудинская, Гусев, 2012; Warzocha, Drgas, 2013). Вислинский залив подвержен биологической инвазии, в том числе вселение двух видов (полихеты *Marenzelleria neglecta* и моллюска *Rangia cuneata*)

вызвало масштабные изменения в структуре донного сообществ (Науменко и др., 2014). Интенсивное развитие моллюска-фильтратора *R. cuneata* привело в 2011–2020 гг., кроме существенного изменения структуры и биомассы зообентоса, к значительному уменьшению “цветения” воды (Kownacka et al., 2020; Александров, Рудинская, 2022).

Первичная продукция (ПП) фитопланктона лежит в основе биологической продуктивности вод. Изменения ПП и ее соотношение с деструкцией (минерализацией) органического вещества в планктоне служат важнейшим показателем развития водных экосистем под влиянием антропогенного загрязнения и эвтрофирования, климатических изменений и “цветения” воды, биоинвазии и других факторов. В этом аспекте важнейшую роль приобретают многолетние систематические исследования с достаточной периодичностью и пространственным охватом различных условий, позволяющие отслеживать

долговременные изменения в водных экосистемах. Первые данные по ПП Вислинского залива получены в 1974–1976 гг. российскими и польскими учеными (Nedoszytko, Wiktor, 1978; Крылова, 1984). В 2001 г. начаты непрерывные круглогодичные исследования на российской акватории, в рамках которых сделан ряд заключений об уровне ПП и трофическом статусе Вислинского залива (Александров, 2009; Aleksandrov, 2010).

Цель работы — анализ многолетних изменений и современного уровня продуктивности фитопланктона и трофического статуса Вислинского залива на фоне значительных изменений в биологических сообществах и антропогенного загрязнения на основе непрерывного ряда данных (2001–2020 гг.) по ПП и концентрации хлорофилла (Хл).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили с 2001 по 2020 гг. на протяжении всего безледного периода с марта–апреля по ноябрь–декабрь. Преимущественно съемки были ежемесячные, но в отдельные годы выполняли только сезонные наблюдения. ПП определяли в разные годы на пяти–семи стандартных станциях, их расположение соответствовало гидрологическому и гидрохимическому делению залива и позволяло охватить всю российскую акваторию (рис. 1). Интенсивность фотосинтеза определяли с помощью кислородной модификации скляночного метода с краткосрочной (3–5 ч) экспозицией проб на четырех глубинах, соответствующих 100, 46, 10 и 1% приходящей солнечной радиации, деструкцию органического вещества — на этих глубинах и у дна. С учетом измеряемой в течение всего светового дня люксметром “ТКА-ЛЮКС” фотосинтетически активной радиации, величины ПП пересчитывали на сутки. ПП и деструкцию за безледный период оценивали методом численного интегрирования и принимали за годовую (ΣSA и ΣR), поскольку подледный фотосинтез почти отсутствует (Алимов и др., 2013). Дополнительно на всех станциях определяли Хл *a* экстракционным спектрофотометрическим методом согласно ГОСТ 17.1.04.02-90 на основе методики (SCOR-UNESCO, 1966) и уравнений (Jeffrey, Humphrey, 1975) на глубинах, соответствующих 100 и 1% приходящей солнечной радиации и у дна. Всего в 2001–2020 гг. проведено 148 экспедиций, на которых ПП измерена на 896 станциях (10 750 проб) и выполнены 2 690 определений Хл *a* на этих станциях.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика ПП и Хл *a*. Для Вислинского залива характерна выраженная сезонная динамика

гидрологических и гидрохимических показателей, определяющих развитие планктонных сообществ. Активная вегетация фитопланктона в заливе начинается после таяния и очищения водоема ото льда, в этот период может происходить интенсивное развитие холодноводных диатомовых водорослей (Дмитриева, Семенова, 2012; Дмитриева, 2017). В 2001–2020 гг. водоем очищался ото льда с 29 января (2002 г.) по 4 апреля (2013 г.). Формирование льда, обычно покрытого снегом, начиналось с 30 ноября (2010 г.), но во многие годы в течение декабря лед отсутствовал и образовывался только в январе. В целом длительность безледного периода, для которого рассчитывали ПП планктона в 2001–2020 гг., достигала 258–366 сут, в среднем 294 сут. В последние 5 лет (2016–2020 гг.) отмечено увеличение средней продолжительности до 308 сут, что может свидетельствовать о влиянии климатических изменений на длительность вегетационного периода в Вислинском заливе.

В 2014–2020 гг. были зарегистрированы более теплые зимы, когда водоем очищался от льда преимущественно в середине февраля, по сравнению с более поздним (мартовским) очищением в 2001–2013 гг. Это обусловило в последние годы более ранний прогрев и температуру воды в марте $>4^{\circ}\text{C}$, соответствующую началу гидрологической весны (рис. 2а). Сезонная динамика ПП планктона характеризуется быстрым увеличением с началом весеннего прогрева воды. В этот период после зимней аккумуляции и поступления с паводковыми водами содержание минерального азота и фосфора достигает 2230 мкг N/л и 40 мкг P/л (Александров, Шашко, 2021), что может обуславливать кратковременное интенсивное развитие диатомовых водорослей. Значительное увеличение ПП обычно наблюдается в апреле, когда освещенность и температура воды уже не лимитируют развитие фитопланктона. Это подтверждают данные по суточному ассимиляционному числу (САЧ) или удельной фотосинтетической активности хлорофилла, которые используют для оценки фотосинтеза фитопланктона. Ее величина зависит от состава и физиологического состояния фитопланктона и условий среды (Бульон, 1994; Минеева, 2009). В апреле по сравнению с мартом величины САЧ увеличивались почти в 3 раза (в среднем с 21 до 54 мг C/(мг Хл · сут)) (рис. 2б), обуславливая высокую продуктивность фитопланктона в этот период. В 2001–2010 гг. ПП в столбе воды (ΣA) была в среднем 1.6 г C/($\text{м}^2 \cdot \text{сут}$) (рис. 3а). После 2011 г. отмечается выраженный весенний пик в апреле (ΣA 2.1 г C/($\text{м}^2 \cdot \text{сут}$)), что может свидетельствовать о перестройке в фитопланктоне, а одновременное двукратное увеличение ПП в марте, вероятно, отражает влияние климатических условий. Одновременно с ПП в 2011–2020 гг. увеличилась

деструкция органического вещества (рис. 3д). Концентрация Хл *a* в марте–апреле в условиях интенсивного развития моллюска-фильтратора снизилась в м³ (с 27–31 до 23–27 мг/м³), но одновременно увеличилась во всем фотическом слое (с 58–60 до 66–74 мг/м²) из-за большей прозрачности воды (рис. 3в, 3г, 3е).

Массовое развитие вселенца моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* привело к существенной перестройке структуры бентоса Вислинского залива. Его биомасса с 2010 г. по 2011 г. увеличилась с 5 до 305 г/м², потом возросла до 663 г/м² в 2012 г. и достигла максимума 1606 г/м² в 2015 г., составляя 96–98% общей биомассы зообентоса (Александров, Рудинская, 2022). Такие изменения значительно повлияли на структуру и биомассу фитопланктона (Kownacka et al., 2020; Dmitrieva et al., 2021), что обосновывает необходимость отдельного рассмотрения показателей сезонной динамики ПП и концентрации Хл *a* в два периода (2001–2010 и 2011–2020 гг.).

В сезонной динамике ПП непрерывно возрастает, достигая максимума в июле–августе, при наибольших величинах прогрева воды (до 20–25°C), освещенности и длительности светового дня, соответствуя ранее установленным закономерностям, в частности, для лагун и водохранилищ (Минеева, 2009; Александров, 2009). Летом наблюдаются максимальные за год величины САЧ (интенсивности фотосинтеза), которые

были в августе 2001–2010 и 2011–2020 гг. в среднем 88 и 107 мг С/(мг Хл · сут) соответственно (рис 2, 3). До 2010 г это совпадало с интенсивным развитием цианобактерий, формирующих “цветение” воды, когда концентрации Хл *a* в фотическом слое в среднем для акватории были 49–53 мг/м³ или 74–77 мг/м². Аналогичное “цветение” воды отмечали в польской части залива, где концентрация Хл *a* регулярно превышала 100 мг/м³ (Kownacka et al., 2020). В июле–августе 2001–2010 гг. ΣА была в среднем 2.8–3.2 г С/(м² · сут), а ПП на глубине максимального фотосинтеза (Аорт) – 3.1–3.5 г С/(м³ · сут) (рис. 3а, 3б). На формирование “цветения” воды летом влияет благоприятное для цианобактерий стехиометрическое соотношение минеральных форм азота и фосфора (N:P <16) за счет увеличения минерального фосфора (до 30–60 мкг N/л). Фосфор при стратификации и сильном прогреве вод может в значительном количестве поступать из донных осадков (Kruk et al., 2016; Petkuvienė et al., 2016).

Массовое развитие вида-вселенца моллюска-фильтратора *R. cuneata* с 2011 г. и до настоящего времени оказало значительное влияние на летний фитопланктон, обусловив значительное снижение интенсивности “цветения” воды и увеличение ее прозрачности (Kownacka et al., 2020; Александров, Рудинская, 2022). Концентрация Хл *a* на российской акватории в июле–августе 2011–2020 гг. снизилась в 2 раза (до 23–25 мг/м³). Для всего фотического слоя из-за увеличившейся

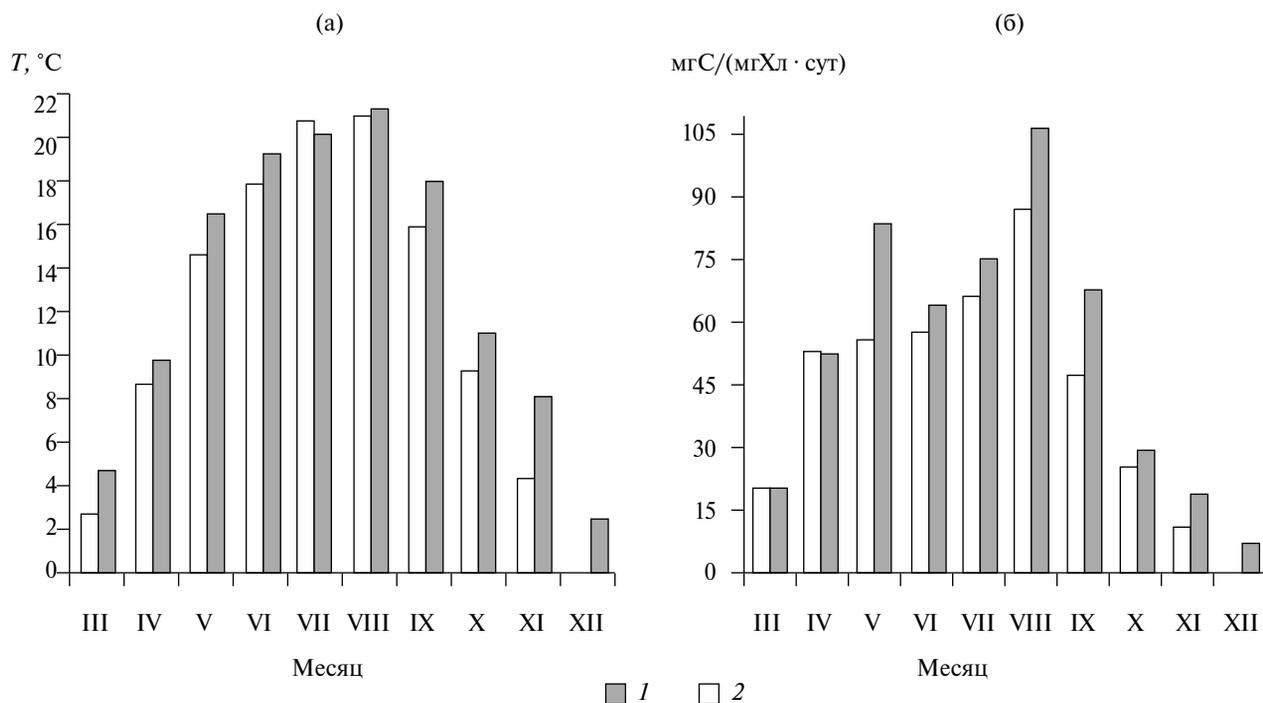


Рис. 2. Динамика температуры воды (а) и суточного ассимиляционного числа (б) в 2001–2010 гг. (1) и 2011–2020 гг. (2).

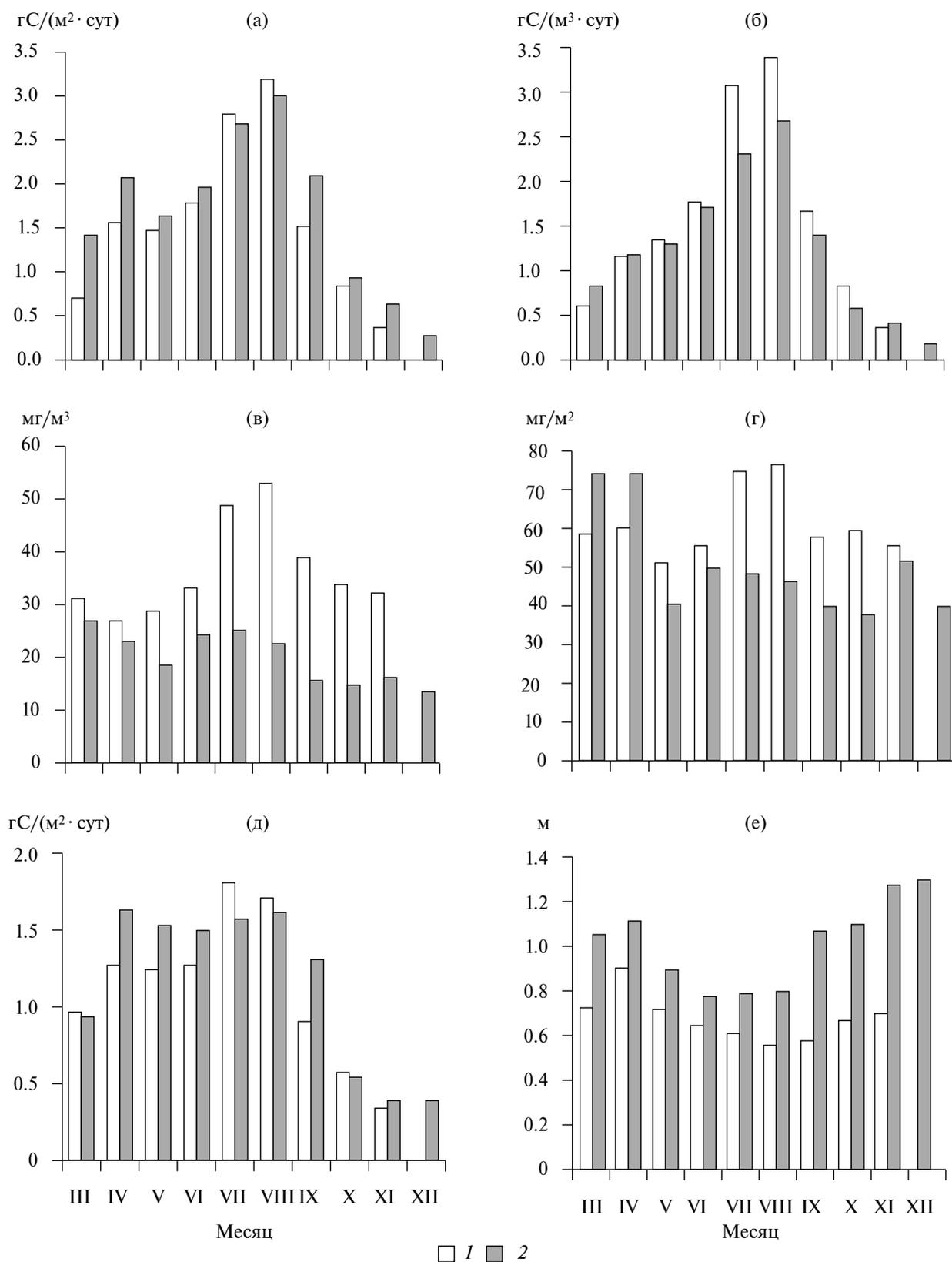


Рис. 3. Показатели продуктивности фитопланктона в 2001–2010 гг. (1) и 2011–2020 гг. (2): а — первичная продукция; б — максимальная скорость фотосинтеза; в, г — концентрация Хл в фотическом слое (в m^3 и под m^2 , соответственно); д — деструкция органического вещества, е — прозрачность воды.

прозрачности воды, снижение Хл *a* было меньше, но также значительно (на 40%) (рис. 3в, 3г, 3е). Аналогичное уменьшение наблюдали 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). Снижение биомассы фитопланктона и концентрации Хл *a* отразилось на уменьшении величин ΣА и особенно Аорт, но благодаря возросшей глубине фотической зоны и более высоким САЧ (в среднем 77 и 107 мг С/(мг Хл · сут) в июле и августе), ПП по-прежнему была максимальной (рис. 3).

Климатические условия оказывают значительное влияние на ПП и обилие фитопланктона (Хл *a*) в Вислинском заливе. Самые высокие величины отмечены для тех летних месяцев, когда условия находились в оптимуме (максимальные прогрев, наибольшая устойчивость водных масс) и наблюдалось “цветение” воды при массовом развитии цианобактерий. В частности, в июле 2006 г. при наибольшем за 2001–2020 гг. прогреве воды (25.7°C) отмечены максимальные величины продукции и обилия фитопланктона (ΣА 5.8 г С/(м² · год), Аорт 7.5 г С/(м³ · год), Хл *a* 79 мг/м³ в среднем для российской акватории). Такая зависимость от летнего прогрева вод сохранилась и после массового развития *R. cuneata* в 2011 г. Одновременно, ранний весенний прогрев и повышенная температура осенью в 2010–2020 гг. соответствовали более высоким величинам ΣА весной и осенью (рис. 2, рис. 3). Температура воды — фактор среды, оказывающий наибольшее влияние на величину

ПП в Вислинском заливе. По результатам анализа ежемесячных данных за безледный период (март–декабрь), высокий коэффициент детерминации ($R^2 = 0.61$) между ΣА и температурой воды получен для периода 2001–2010 гг., когда для залива был характерен одновершинный тип сезонной динамики ПП и Хл *a* с выраженным летним максимумом (рис. 4а). После вселения моллюска-фильтратора *R. cuneata* и снижения уровня летнего развития цианобактерий, наблюдается увеличение величин ΣА (>2 гС/(м² · год)) при температуре 8–12°C, что соответствует весеннему максимуму ПП в апреле 2011–2020 гг. одновременно с максимумом Хл *a* (рис. 3а, 3г, рис. 4б).

С наступлением осени происходит снижение показателей ПП и концентрации Хл *a* из-за прекращения интенсивной вегетации водорослей, уменьшения солнечной радиации и охлаждения вод. Осенние (сентябрь–ноябрь) концентрации Хл *a* в 2011–2020 гг. также были в 2 раза ниже, чем в предыдущие десятилетия, как следствие активной жизнедеятельности *R. cuneata*. Однако величины ΣА, наоборот, увеличились в результате значительного увеличения прозрачности воды (с 0.6–0.7 до 1.1–1.3 м) и САЧ (с 48 до 69 мг С/(мг Хл · сут)). Дополнительное влияние, вероятно, оказывал прогрев воды, влияющий на вегетацию фитопланктона. Температура воды по экспедиционным данным в сентябре–октябре 2011–2020 гг. была выше на 2°C, в ноябре — на 4°C. В декабре перед замерзанием водоема

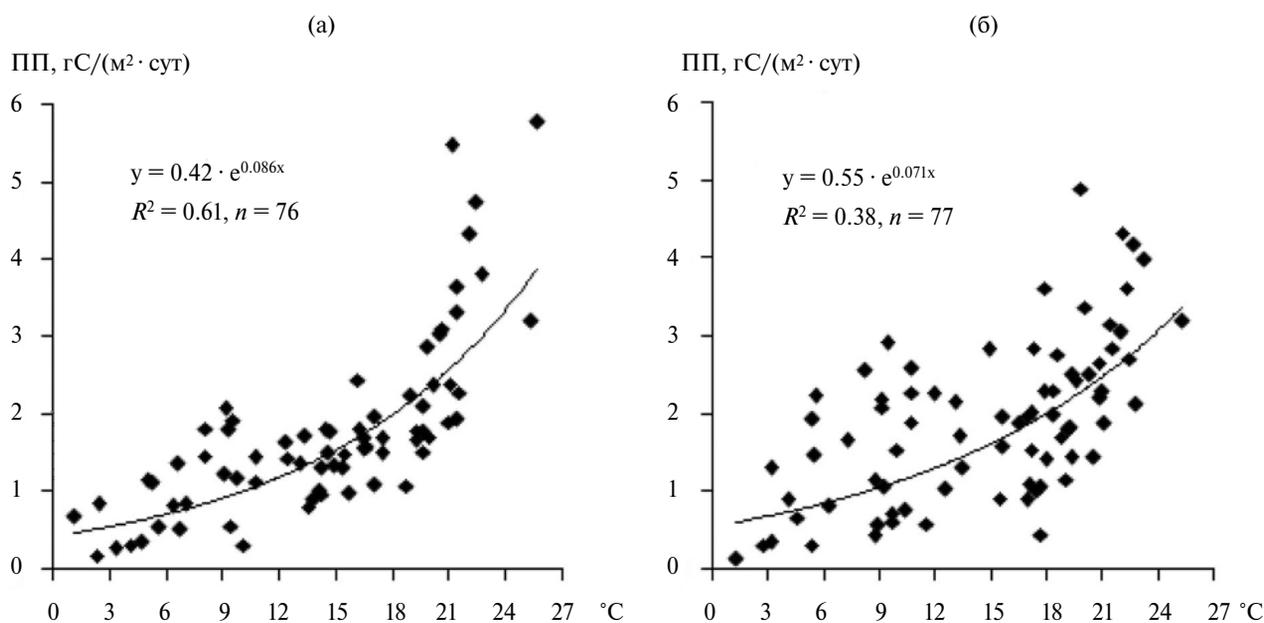


Рис. 4. Зависимость осредненных для залива величин первичной продукции (ПП) от температуры воды с марта по декабрь 2001–2010 гг. (а) и 2011–2020 гг.

отмечены минимальные величины ΣA и $Xл a$, которые, в частности 17.12.2018 г. достигали лишь $0.13 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ и $7 \text{ мг}/\text{м}^3$ соответственно.

В целом сезонная динамика ПП планктона в лагунной экосистеме Вислинского залива сходна с наблюдаемым в лагунной экосистеме Куршского залива и в других высокоэвтрофных водоемах умеренной зоны (Трифопова, 1990; Александров, 2009). В сезонной динамике присутствует выраженный летний максимум в период наиболее прогретой воды. В 1990–2000-х гг. это соответствовало массовому развитию цианобактерий *Anabaena* sp., *Woronichinia compacta* (Lemmermann 1899) Komárek and Hindák 1988, *Oscillatoria* sp. и др. до уровня “цветения” воды (Семенова, Смыслов, 2009; Nawgoska, Kobos, 2011; Дмитриева, Семенова, 2012; Дмитриева, 2017; Kownacka et al., 2020). Летний максимум в июле или августе наблюдался во все годы за период 2001–2020 гг. (кроме 2013 и 2017 гг.), а также при первом исследовании ПП в 1974–1976 гг. в российской и польской частях залива (Nedoszytko, Wiktor, 1978; Крылова, 1984), что свидетельствует о сходстве продукционных процессов на протяжении последних десятилетий. До 2011 г. в сезонной динамике ПП и $Xл a$ мог отмечаться слабо выраженный весенний пик в апреле или мае, в другие годы наблюдали равномерное увеличение до лета. Значимым результатом существенной перестройки структуры планктона в результате массового развития моллюска *R. cuneata* в 2011–2020 гг. стало формирование выраженного второго пика развития и продукции фитопланктона весной, который в отдельные годы мог быть больше летнего (ΣA 2.6 и 2.5 $\text{гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$, $Xл a$ 39 и 40 $\text{мг}/\text{м}^3$ в 2013 и 2017 гг.). Также отмечено удлинение до сентября периода повышенных величин ПП. Такие изменения способствовали компенсации снижения ПП и $Xл a$ после прекращения “цветения” воды (массового развития цианобактерий) в 2011–2020 гг. Сформировавшаяся в 2011–2020 гг. сезонная динамика ПП и $Xл a$ отражает значительное летнее уменьшение биомассы фитопланктона из-за его значительного потребления моллюском-фильтратором (Kownacka et al., 2020). Одновременно, это снижает неблагоприятные эффекты “цветения” воды при массовом развитии цианобактерий (биологическое загрязнение, включая накопление альготоксинов, замор рыб и другие).

Многолетняя изменчивость ПП и $Xл a$. По опубликованным данным (Александров, 2009, Alexandrov, 2010), в период 2001–2009 гг. для Вислинского залива было характерно интенсивное первичное продуцирование органического вещества фитопланктоном и значительная межгодовая изменчивость ПП и $Xл a$, обусловленная гидрометеорологическими факторами. В 2001–2010 гг. годовая ПП варьировала в широком диапазоне 320–553 $\text{гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ (табл. 1). Наиболее высокая

ПП ($>450 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$) была в годы (2002, 2005–2008, 2010 гг.), когда летом наблюдались условия (средний за лето прогрев воды по экспедиционным данным выше 20°C), благоприятные для массового развития цианобактерий. В 2006–2010 гг. ПП значительно возросла, по сравнению с 2001–2005 гг. (в среднем с 377 до 482 $\text{гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$), и стала устойчиво соответствовать гипертрофному уровню ($>450 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$) по трофической классификации экосистем Балтийского моря (Wasmund et al., 2001) (табл. 1, рис. 5). Увеличение трофического статуса подтверждают и другие показатели, традиционно рассчитываемые для летнего периода. Средние за июнь–август величины A_{opt} и ΣA в 2006–2010 гг. выросли в среднем на 50% и 70% и стали значительно превышать уровень для гипертрофных водоемов ($>3.0 \text{ гС}/(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$, $>2.0 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ согласно (Бульон, 1990), по сравнению с преимущественно эвтрофным состоянием залива в 2001–2005 гг. Наибольшую ПП ($>500 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$) наблюдали в 2006 и 2010 гг., когда наряду с массовым развитием цианобактерий летом, был выраженный весенний пик биомассы фитопланктона (до $20 \text{ г}/\text{м}^3$), прежде всего диатомовых водорослей *Diatoma elongatum* (Lyngb.) (Дмитриева, 2017). Интенсивное развитие фитопланктона и высокая ПП весной (до $2.1 \text{ гС}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$ в апреле 2010 г.) вносила вклад в повышение годовой ПП.

Развитие моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* в 2011–2020 гг. привело к значительному уменьшению биомассы водорослей и, как следствие, к снижению в 2011–2015 гг. средних за лето концентраций $Xл a$ с 42 до 27 $\text{мг}/\text{м}^3$. Такая тенденция продолжилась в 2016–2020 гг. (табл. 1). Вместе с тем, наблюдали увеличение прозрачности воды и особенно удельной фотосинтетической активности хлорофилла (САЧ). Интенсивность фотосинтеза значительно возросла, в частности средняя за лето величина САЧ достигла 103 $\text{мгС}/(\text{мг Хл} \cdot \text{сут})$, тогда как в 2001–2005 гг. была 51 $\text{мгС}/(\text{мг Хл} \cdot \text{сут})$. Полученные данные соответствуют отрицательной зависимости между ассимиляционными числами и $Xл a$ в фитопланктоне, выявленной для других водоемов. В частности, показано двукратное увеличение САЧ при уменьшении концентрации $Xл a$ и трофности в водохранилищах р. Волга (Минеева, 2009). Произшедшие изменения в величинах САЧ в Вислинском заливе, вероятно, связаны с составом фитопланктона и доступностью биогенных элементов и требуют дальнейшего анализа после опубликования данных по структуре и биомассе фитопланктона за период 2011–2020 гг. По опубликованным данным (Бульон, 1994), в озерных экосистемах умеренных широт средняя величина САЧ близка к 30 и при благоприятных условиях может достигать 60–70 $\text{мгС}/(\text{мг Хл} \cdot \text{сут})$. Для широкого трофического диапазона водохранилищ р. Волга она достигала летом в среднем 40–90 $\text{мгС}/(\text{мг Хл} \cdot \text{сут})$.

Таблица 1. Показатели трофического статуса Вислинского залива

Показатель	Период исследований			
	2001–2005 гг.	2006–2010 гг.	2011–2015 гг.	2016–2020 гг.
Прозрачность, м	$\frac{0.56-0.70}{0.64 \pm 0.02}$	$\frac{0.47-0.69}{0.56 \pm 0.04}$	$\frac{0.66-0.85}{0.75 \pm 0.03}$	$\frac{0.68-0.94}{0.83 \pm 0.05}$
Концентрация Хл <i>a</i> , мг/м ³	$\frac{37-62}{49 \pm 5}$	$\frac{27-57}{42 \pm 5}$	$\frac{12-36}{27 \pm 4}$	$\frac{14-27}{20 \pm 3}$
Концентрация Хл <i>a</i> , мг/м ²	$\frac{56-104}{77 \pm 8}$	$\frac{49-71}{60 \pm 4}$	$\frac{23-77}{53 \pm 9}$	$\frac{30-62}{43 \pm 6}$
Аорт, г С / (м ³ · сут)	$\frac{1.5-2.6}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.9-4.1}{3.5 \pm 0.3}$	$\frac{1.9-3.2}{2.5 \pm 0.3}$	$\frac{1.3-2.4}{1.8 \pm 0.2}$
ΣА, г С / (м ² · сут)	$\frac{1.7-2.9}{2.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.4-3.6}{3.1 \pm 0.2}$	$\frac{2.2-3.4}{2.6 \pm 0.3}$	$\frac{1.9-2.7}{2.3 \pm 0.1}$
САЧ, мг С / (мг Хл · сут)	$\frac{37-79}{51 \pm 7}$	$\frac{66-134}{91 \pm 14}$	$\frac{45-184}{103 \pm 27}$	$\frac{44-73}{59 \pm 5}$
ΣΣА, г С / (м ² · год)	$\frac{320-450}{377 \pm 23}$	$\frac{446-523}{482 \pm 15}$	$\frac{413-536}{469 \pm 25}$	$\frac{428-526}{480 \pm 17}$
ΣΣR, г С / (м ² · год)	$\frac{201-512}{292 \pm 58}$	$\frac{229-289}{264 \pm 11}$	$\frac{236-352}{300 \pm 19}$	$\frac{295-359}{330 \pm 12}$
ΣΣА/ΣΣR	$\frac{0.7-1.8}{1.4 \pm 0.2}$	$\frac{1.6-2.3}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-1.9}{1.6 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-1.7}{1.5 \pm 0.1}$

Примечание. Хл *a*, Аорт, ΣА, САЧ — средние за лето величины, ΣΣR — деструкция в столбе воды за год. Над чертой — пределы колебаний в разные годы, под чертой — среднемноголетние величины с ошибкой (для Хл, Аорт, ΣА, САЧ — на основе средних за лето).

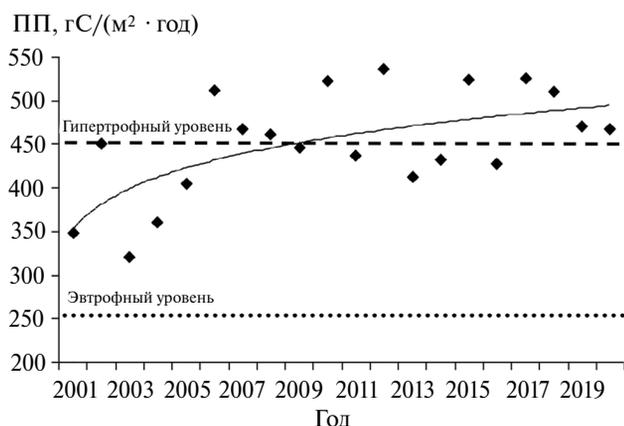


Рис. 5. Первичная продукция (ПП) планктона в Вислинском заливе в 2001–2020 гг.

С/(мг Хл · сут) (Минева, 2009). Наблюдаемые в Вислинском заливе величины САЧ, особенно в 2011–2015 гг., соответствуют верхнему диапазону фотосинтетической активности Хл, который обеспечивается высоким содержанием биогенных элементов (Александров, Сташко, 2021). Как следствие, даже после вселения моллюска

R. cuneata и уменьшения обилия фитопланктона (по концентрации Хл *a*) продукционные показатели (ΣА, ΣΣА) в 2011–2020 гг. соответствовали гипертрофному состоянию (табл. 1). Дополнительное формирование в последнее десятилетие выраженного второго пика развития и продукции фитопланктона весной также способствовало тому, что годовая ПП осталась на уровне 413–536 г С / (м² · год) (в среднем 469 и 480 г С / (м² · год) в 2011–2015 гг. и 2016–2020 гг., соответственно), достигнутом в предыдущий период (2006–2010 гг.) (рис. 5).

ПП как комплексный показатель гидрохимических и гидробиологических процессов может быть одним из основных критериев оценки эффективности очистки бытовых и промышленных стоков, поступающих в водоемы (Кожова, 1993). Ожидавшийся с 1990-х гг. ввод в г. Калининград в 2016 г. современных очистных сооружений с целью снижения загрязнения и эвтрофирования вод не оказал значимого влияния на снижение ПП в заливе в 2016–2020 гг. Несмотря на уменьшение локального загрязнения в отдельных районах, концентрации биогенных элементов в воде, влияющие на ПП, остались на высоком уровне из-за их многолетней аккумуляции, в том числе в донных осадках (Александров, Сташко, 2021).

Необходимы более длительные наблюдения для оценки природоохранных мероприятий в масштабе всей крупной лагунной экосистемы.

Таким образом, в современный период по показателям ПП Вислинский залив можно рассматривать как гипертрофный водоем, относящийся к самым высокопродуктивным водным экосистемам. Ранее до 2010 г. для российской и польской частей Вислинского залива указывались соответствующие или близкие к гипертрофному состоянию величины биомассы фитопланктона, а также концентрации Хл *a* и общего фосфора (Семенова, Смыслов, 2009; Aleksandrov, 2010; Nawrocka, Kobos, 2011; Дмитриева, Семенова, 2012; Kownacka et al., 2020). Годовая ПП планктона в Вислинском заливе в 2 раза превышает таковую в Гданьском бассейне (231 г С/(м²·год)), т.е. в наиболее эвтрофированной открытой части Балтийского моря, с которой он сообщается через морской пролив (Kudryavtseva et al., 2011).

Наряду с высокой скоростью фотосинтеза для Вислинского залива характерна высокая скорость деструкции (минерализации) органического вещества (ΣR), отражающая потребление кислорода планктонным сообществом (бактерио-, фито-, зоопланктоном). В 2001–2010 гг. деструкция интенсивно проходила летом (июль–август) в период “цветения” воды и максимальной ПП (рис. 3д). Изменение сезонной динамики обилия и продуктивности фитопланктона в 2011–2020 гг. отразилось на деструкции. Ее высокие величины (в среднем >1.5 г С/(м³·сут) стали регистрировать с апреля по август из-за интенсивного развития фитопланктона весной (апрель–май) и летом (июль–август). В эти сезоны создается наибольшее количество органического вещества в виде биомассы водорослей, которое активно используется бактериопланктоном и зоопланктоном, с потреблением кислорода. В частности, в августе 2008–2009 гг. отмечали двукратное увеличение рациона зоопланктона, что было связано с массовым развитием ветвистоусых ракообразных и высокой температурой воды (Дмитриева, Семенова, 2012). Одновременно летом наблюдается максимум развития бактериопланктона, наибольшее количество которого выявлено в местах наибольшего скопления фитопланктона (Янкявичюс и др., 1993). Бактерий осуществляют до 60%, а в отдельные периоды до 90% деструкции планктонного сообщества (Садчиков, 2001).

Отношение ПП и деструкции в столбе воды характеризует соотношение автотрофных и гетеротрофных процессов в водной экосистеме. На соотношение годовых величин ПП (ΣΣA) и деструкции (ΣΣR) влияет уровень эвтрофирования водоема. В частности, во многих мезотрофных озерах и эстуариях наблюдается годовая сбалансированность (ΣΣA/ΣΣR ≈ 1) между процесса-

ми образования органического вещества фитопланктоном и его минерализацией в планктоне (Бульон, 1994; D’Avanzo et al., 1996). В эвтрофных водоемах часто ΣΣA/ΣΣR > 1. В Вислинском заливе на протяжении всех лет исследования (кроме 2001 г.) величины ΣΣA/ΣΣR в столбе воды до дна варьировали в диапазоне 1.2–2.3, что свидетельствует о многолетнем накоплении органического вещества в лагунной экосистеме. Для рассмотренных выше периодов (2001–2005, 2011–2015, 2016–2020 гг.) получены близкие средние соотношения 1.4–1.6, с небольшим повышением в 2005–2010 гг. (ΣΣA/ΣΣR = 1.8), когда был резкий рост ПП (табл. 1). Изменения, произошедшие в биомассе и продуктивности фитопланктона после вселения в 2011–2020 гг. *R. cuneata*, а также работа очистных сооружений в 2016–2020 гг., не оказали существенного влияния на соотношение ΣΣA/ΣΣR. В целом 2001–2020 гг. характеризуются относительной устойчивостью автотрофных и гетеротрофных процессов, несмотря на значительную межгодовую изменчивость ΣΣA (320–536 г С/(м²·год) и ΣΣR (201–512 г С/(м²·год)).

Устойчивость водных экосистем чаще всего связывают с их способностью выдерживать изменения, вызванные воздействием извне, сохраняя свои структуру и функциональные особенности. Наиболее показательными считаются средние за год величины, и устойчивость экосистемы можно оценить как отношение многолетних величин к максимальной (Алимов и др., 2013). Рассчитанные для Вислинского залива соотношения средней ΣΣA к максимальной ΣΣA за пятилетние периоды были 0.92 за 2006–2010 гг., 0.87 за 2011–2015 гг. и 0.92 за 2016–2020 гг. Полученные величины до вселения моллюска-фильтратора и в последние 5 лет были близки, после его вселения (2011–2015 гг.) наблюдали большее отклонение от средней. Аналогичные соотношения получены для деструкции органического вещества в планктоне (ΣΣR) – 0.91, 0.85, 0.92. В 2011–2020 гг. произошла адаптация экосистемы залива для устойчивой реализации гипертрофного уровня ПП, соответствующего гидрохимическому режиму (Aleksandrov, 2010), несмотря на значительные изменения в фитопланктоне (Kownacka et al., 2020).

Избыточная биологическая продуктивность (ΣΣA/ΣΣR > 1) ведет к вторичному (биологическому) загрязнению лагунной экосистемы Вислинского залива за счет накопления органики. При первом исследовании ПП в 1974–1976 гг. средняя для российской акватории залива ΣΣA была 276 г С/(м²·год) (Крылова, 1984). Средняя годовая ПП в 2001–2020 гг. (320–536, в среднем 452 г С/(м²·год)) на 63% превышала таковую в 1974–1976 гг. В последние годы (2016–2020 гг.) ПП в среднем достигла 480 г С/(м²·год) – на 74%

выше, чем в 1974–1976 гг., свидетельствуя о значительном эвтрофировании Вислинского залива в специфических условиях лагунной экосистемы.

В условиях интенсивного водообмена с морем часть избыточной ПП, не подвергнутой разложению в Вислинском заливе, выносятся через морской пролив, способствуя загрязнению и эвтрофикации прилегающей акватории Балтийского моря. Согласно спутниковым наблюдениям, вынос вод Вислинского залива с повышенным содержанием взвеси и Хл *a* распространяется в море на 20–30 км (Буканова и др., 2022). Гданьский бассейн, куда поступает сток из Вислинского залива, относится к наиболее эвтрофированным районам Балтийского моря (Кудрявцева и др., 2018).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Особенности гидрохимической ситуации и гидрологический режим в лагунной экосистеме Вислинского залива обуславливают высокий уровень ПП планктона, соответствующий гипертрофному состоянию. Климатические условия оказывают значительное влияние на продуктивность и обилие (по концентрации Хл *a*) фитопланктона, в значительной степени определяя летний максимум, а также более раннее начало активной вегетации. Многолетняя динамика ПП характеризуется увеличением до гипертрофного уровня в 2006–2010 гг. и устойчивостью при значительных экосистемных изменениях, произошедших в период наблюдений. Массовое развитие двустворчатого моллюска-фильтратора *Rangia cuneata* привело к существенной перестройке сезонной динамики биомассы, концентрации Хл *a* и продукции фитопланктона. Уменьшение летом концентрации Хл *a* (“цветения” воды) в 2 раза стало компенсироваться увеличением ассимиляционных чисел и прозрачности воды, а также интенсивным весенним развитием фитопланктона. За период 2011–2020 гг. произошла адаптация лагунной экосистемы для устойчивой реализации ПП на максимальном гипертрофном уровне, соответствующем гидрохимическому режиму, несмотря на значительные изменения в фитопланктоне. Ввод в г. Калининграде в 2016 г. современных очистных сооружений не оказал значимого влияния на снижение ПП в Вислинском заливе. Средняя годовая ПП в 2001–2020 (320–536, в среднем 452 г С/(м²·год) на 60% выше, чем в 1974–1976 гг. Годовая ПП превышает деструкцию (минерализацию) органического вещества в среднем на 60%, что ведет к вторичной эвтрофикации лагуны, а также аутовеллингу и загрязнению Балтийского моря.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ временной динамики выполнен в рамках госзадания Института океанологии

им. П.П. Ширшова РАН (тема №FMWE-2021-0012); влияния условий среды — в рамках госзадания БФУ им. И. Канта (тема №FZWM-2023-0004).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.В. 2009. Многолетние изменения трофического статуса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря // Биология внутр. вод. № 4. С. 27.
- Александров С.В., Сташко А.В. 2021. Пространственное распределение и сезонная динамика биогенных элементов в Вислинском заливе в 2019 году // Изв. Калинин. гос. техн. ун-та. № 60. С. 11. <https://doi.org/10.46845/1997-3071-2021-60-11-21>
- Александров С.В., Рудинская Л.В. 2022. Первичная продукция и концентрация хлорофилла фитопланктона в Вислинском заливе в условиях биоинвазии моллюска // Актуальные проблемы планктонологии: Матер. IV Всерос. конф. Калининград: Калининград. гос.-техн. ун-т. С. 14.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб.: Наука.
- Буканова Т.В., Бубнова Е.С., Александров С.В. 2022. Дистанционный мониторинг морской площади карбонового полигона “Росьянка” (Балтийское море): первые результаты // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 19. № 6. С. 234. <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-6-234-247>
- Бульон В.В. 1994. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб.: Наука.
- Горбунова Ю.А., Чубаренко Б.В., Домнин Д.А. 2017. Биогенная нагрузка на водосборный бассейн реки Преголи от антропогенных источников // Изв. КГТУ. № 47. С. 34.
- Горбунова Ю.А., Чубаренко Б.В., Домнин Д.А. 2018. Методика выделения приоритетных источников биогенной нагрузки с водосборного бассейна реки Преголи // Изв. КГТУ. 2018. № 50. С. 13.
- Дмитриева О.А. 2017. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 24 с.
- Дмитриева О.А., Семенова А.С. 2012. Сезонная динамика и трофические взаимоотношения фитопланктона и зоопланктона в Вислинском заливе Балтийского моря // Океанология. Т. 52. № 6. С. 851.
- Кожова О.М. 1993. Стратегия изучения первичной продукции как начального звена продукционного процесса в водоеме // Методические вопросы изучения первичной продукции планктона внутренних водоемов. СПб.: Гидрометеиздат. С. 4.
- Крылова О.И. 1984. Функционирование планктона и бентоса Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря в связи с их экологическими различиями: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т эвол. морфологии и экологии животных.

- Кудрявцева Е.А., Александров С.В., Дмитриева О.А. 2018. Сезонная изменчивость первичной продукции и состава фитопланктона в береговой зоне российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря // Океанологические исследования. 2018. Т. 46. № 3. С. 99. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46\(3\).7](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2018.46(3).7)
- Науменко Е.Н., Рудинская Л.В., Гусев А.А. 2014. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря // Региональная экология. № 1–2 (35). С. 21.
- Минеева Н.М. 2009. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги. Ярославль: Принтхаус.
- Рудинская Л.В., Гусев А.А. 2012. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 5. № 2. С. 115.
- Садчиков А.П. 2001. Трансформация органического вещества бактериальным сообществом в водоемах разной трофности // Гидробиол. журн. Т. 37. № 3. С. 7.
- Семенова С.Н., Смыслов В.А. 2009. Особенности развития фитопланктона Вислинского залива Балтийского моря на рубеже XX–XXI веков // Биология внутр. вод. № 4. С. 13.
- Трифонов И.С. 1990. Экология и сукцессия озерного фитопланктона. Л.: Наука.
- Янкявичюс К., Баранаскене А., Антаниене А. и др. 1993. Уровень эвтрофирования залива Куршю Марес // Ecologija. № 2. С. 25.
- Aleksandrov S.V. 2010. Biological production and eutrophication of Baltic Sea estuarine ecosystems: The Curonian and Vistula Lagoons // Mar. Pollut. Bulletin. V. 61. № 4–6. P. 205. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.02.015>
- Chubarenko B., Margoński P. 2008. The Vistula lagoon // Ecology of Baltic coastal waters. Berlin, Heidelberg: Springer, 2008. P. 167–195. https://doi.org/10.1007/978-3-540-73524-3_8.
- Dmitrieva O.A., Semenova A.S., Rudinskaya L.V. et al. 2021. Dynamics of planktonic communities in the Vistula lagoon before and after the invasion of *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) // Invasion of alien species in Holarctic. Borok-VI: sixth international Symposium. Book of abstracts. Kazan: Buk. P. 60.
- D'Avanzo Ch., Kremer J.N., Wainright S.C. 1996. Ecosystem production and respiration in response to eutrophication in shallow temperate estuaries // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 141. P. 263. <https://doi.org/10.3354/meps141263>
- Jeffrey S.W., Humphrey G.F. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // Biochemie und Physiologie der Pflanzen. V. 167(2). P. 191. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Kownacka J., Całkiewicz J., Kornijów R. 2020. A turning point in the development of phytoplankton in the Vistula Lagoon (southern Baltic Sea) at the beginning of the 21st century // Oceanologia. V. 62 (4). P. 538. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2020.08.004>
- Kruk M., Jaworska B., Jablonska-Barna I. et al. 2016. How do differences in the nutritional and hydrological background influence phytoplankton in the Vistula Lagoon during a hot summer day? // Oceanologia. V. 58. № 4. P. 341. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2016.05.004>
- Kudryavtseva E.A., Pimenov N.V., Aleksandrov S.V. et al. 2011. Primary production and chlorophyll content in the Southeastern Baltic Sea in 2003–2007 // Oceanology. V. 51. № 1. P. 27. <https://doi.org/10.1134/S0001437011010103>
- Nawrocka L., Kobos J. 2011. The trophic state of the Vistula Lagoon: an assessment based on selected biotic and abiotic parameters according to the Water Framework Directive // Oceanologia. V. 53(3). P. 881. <https://doi.org/10.5697/oc.53-3.881>
- Nedoszytko B., Wiktor K. 1978. Primary production in the Vistula Lagoon waters // Zalew Wislany. Stud. Mater. Oceanol. KBN PAN. № 21. P. 95.
- Petkuvienė J., Zilius M., Lubiene I. et al. 2016. Phosphorus Cycling in a Freshwater Estuary Impacted by Cyanobacterial Blooms // Estuaries and Coasts. V. 5. № 39. P. 1386. <https://doi.org/10.1007/s12237-016-0078-0>
- SCOR-UNESCO. 1966. Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology. Paris.
- Warzocha J., Drgas A. 2013. The alien gulf wedge clam (*Rangia cuneata* G. B. Sowerby I, 1831) (Mollusca: Bivalvia: Mactridae) in the Polish part of the Vistula Lagoon (SE. Baltic) // Folia Malacologica. № 21(4). P. 291. <https://doi.org/10.12657/folmal.021.030>
- Wasmund N., Andrushaitis A., Lysiak-Pastuszek E. et al. 2001. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas // Estuarine, Coastal and Shelf Science. V. 53. P. 849. <https://doi.org/10.1006/ecss.2001.0828>

Long-term Changes of the Primary Production of Phytoplankton in the Ecosystem of the Vistula Lagoon of the Baltic Sea

S. V. Aleksandrov^{1, 2, *}

¹ *Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, Moscow, Russia*

² *Immanuel Kant Baltic Federal University, Kaliningrad, Russia*

*e-mail: hydrobio@mail.ru

The long-term (2001–2020) data of the primary production and abundance of phytoplankton (according to the concentration of chlorophyll *a*) in the Vistula Lagoon under significant ecosystem changes were analyzed. The long-term dynamics was characterized by an increase in primary production to a hypertrophic level ($>450 \text{ g C}/(\text{m}^2 \cdot \text{year})$) in 2006–2010. After the intensive development of the bivalve filter-feeding mollusk *Rangia cuneata*, primary production in 2011–2020 remained at the hypertrophic level, despite significant changes in the structure and abundance of phytoplankton. Average annual primary production in 2001–2020 was 60% higher than in 1974–1976. Primary production exceeds the mineralization of organic matter in water by 60%, which leads to secondary eutrophication of the Vistula Lagoon and pollution of the Baltic Sea.

Keywords: primary production, chlorophyll, trophic status, Vistula Lagoon, lagoon ecosystem

ИССЛЕДОВАНИЕ ЗООПЛАНКТОНА оз. СЕВАН КАК ПОКАЗАТЕЛЯ УСТОЙЧИВОСТИ ЭКОСИСТЕМЫ В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

© 2024 г. В. В. Вежновец^{а,*}, А. В. Кураев^б, Э. Х. Гукасян^с, Б. К. Габриелян^с

^аНаучно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам,
Минск, Республика Беларусь

^бЛаборатория космических геофизических и океанографических исследований,
Университет Тулузы, Тулуза, Франция

^сНаучный центр зоологии и гидроэкологии Национальной академии наук Республики Армении,
Ереван, Армения

*e-mail: vezhn47@mail.ru

Поступила в редакцию 02.03.2023 г.

После доработки 14.07.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

Исследовано состояние сообщества зоопланктона оз. Севан в современных климатических условиях при относительно стабильном уровне воды. Таксономический состав бедный, но сохраняет черты, характерные для этого озера еще до начала искусственного понижения уровня воды (1938 г.), до использования вод на энергетические и ирригационные цели. Озеро по показателям развития зоопланктона относится к мезотрофным, но в отдельные годы наблюдаются низкая прозрачность и высокие значения биомассы зоопланктона, характерные для эвтрофных водоемов, из-за повышения уровня воды и возможного роста температуры воды в условиях изменения климата.

Ключевые слова: оз. Севан, зоопланктон, численность, биомасса, изменение климата

DOI: 10.31857/S0320965224010043, EDN: zajisk

ВВЕДЕНИЕ

Для зоопланктонного сообщества оз. Севан имеются ряды постоянных и периодических наблюдений, начиная с 1937 г. (Мешкова, 1952). Воды этого водоема в 1938 г. начали использоваться для орошения и выработки электричества, что привело к понижению уровня воды (Крылов и др., 2016). В результате использования вод озера на работу Севано-Разданского каскада ГЭС и ирригационного комплекса к 1981 г. уровень воды был снижен на 19.2 м, что привело к перестройкам в экосистеме озера, эвтрофированию, “цветению” и снижению рыбопродуктивности. Возникшие проблемы из-за снижения уровня решались путем ограничения работы энергетико-ирригационного комплекса и переброской вод р. Арпа, это позволило стабилизировать уровень (1981–2001 гг.). Далее, с целью реабилитации водоема, с 2002 г. начали плановое повышение уровня воды на рекомендованные 6 м, которое к 2011 г. достигло ~3.5 м благодаря регулированию попусков в энергетических целях и поступлению вод р. Арпа через тоннель Арпа-Севан (Озеро..., 2016). В последние 10 лет запланированного повыше-

ния уровня не наблюдают, происходят только межгодовые колебания за счет разных по водности лет. Кроме того, текущее десятилетие характеризуется низким уровнем водности, повышенной температурой, что не позволяет сохранить положительный баланс и обеспечить дальнейшее повышение уровня. Многолетние изменения уровня воды не могли не сказаться на всей экосистеме водоема и привели к значительным изменениям и в зоопланктоне. Наиболее детально это сообщество изучала в 1937–1969 гг. Т.М. Мешкова (1975). Позднее, в 2004–2009 и 2011–2014 гг., исследования проведены сотрудниками Института биологии внутренних вод РАН и Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН Армении (Крылов и др., 2016). Последние данные этими исследователями коллективами получены после его повышения в период колебания уровня воды (2014–2019 гг.), который продолжается и в настоящее время. В современных условиях наблюдается рост трофности, фиксируемый по степени развития фитопланктона и сопровождаемый “цветениями” в летнее и осеннее время (Научные..., 2022). Наблюдаемое ускорение эвтрофирования в на-

стоящее время, кроме колебания уровня, может быть обусловлено влиянием изменения климата и связанным с ним потеплением (Крылов и др., 2021), на что впервые обратили внимание в 2018 г.

Цель работы — определить состояние сообщества зоопланктона оз. Севан в современных климатических условиях при относительно стабильном уровне воды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили сборы зоопланктона, проведенные 18 июля 2022 г. на пяти станциях в северной части Малого Севана, между берегом и глубоководной частью с глубинами от 78 до 5 м (табл. 1). Нумерация станций в таблице — в хронологическом порядке. Начало работ приурочено к станции с максимальной глубиной.

Глубину измеряли прибором YSI CastAway, температуру — RBR-TD, содержание кислорода — TODO (с оптическим датчиком кислорода). Все датчики работали с частотой 2 Гц (два измерения в секунду).

Для сбора зоопланктона использовали замыкающуюся планктонную сеть Джели с диаметром

входного отверстия 25 см, в фильтрующем конусе — сито с ячейей 62 мкм. На всех станциях облов проводили фракционно от поверхности до дна через 5 м глубины. Для фиксации проб использовали 40%-ный формалин, доводя его конечную концентрацию до 4%.

Материал просматривали под бинокулярным микроскопом в камере Богорова с уточнением морфологических особенностей животных с помощью микроскопа LeicaMD 1000. Для таксономической идентификации животных использовали работы (Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Определитель..., 2010) и др.

Численность представлена в экз./м³ в облавливаемых горизонтах, для столба воды каждой станции вычисляли арифметическую среднюю. Массу тела у ракообразных рассчитывали по полученным данным длины тела с использованием зависимостей массы тела от длины (Балушкина, Винберг, 1979), для коловраток — по геометрическому подобию (Мешкова, 1952).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Прозрачность озера по белому диску Секки была 3.0 м, что значительно ниже показателя 2013 г. — 11.8 ± 0.7 м (Крылов и др., 2021), а также до начала снижения уровня, когда он летом достигал ~14 м (Экология..., 2010), и озеро характеризовалось как олиготрофный водоем. Меньшие величины прозрачности (2.1 ± 0.8 м) зафиксированы лишь однажды (в июле 2018 г.) (Крылов и др., 2021), что близко к полученным нами данным.

В наблюдаемый период температура у поверхности воды достигала 19.2°C, у дна — 4.3°C, термоклин располагался на глубинах 14–19 м, где температура резко снижалась с 16 до 8°C (рис. 1а). Температурный режим не отличался от многолетних данных для этого времени года.

Насыщение кислородом убывало от 90–95% и выше в верхнем слое до 55–60% у дна в глубоководной части (рис. 1б). Следует отметить, что в зоне температурного скачка наблюдали небольшое снижение содержания кислорода по сравнению с нижележащими горизонтами. Наличие этого металимниального минимума часто встречалось нами в мезотрофных и эвтрофных озерах Беларуси (Вежновец, Журавлев, 2022). Также его отмечали и другие исследователи (Boyd, 1972). Здесь кислород интенсивно потребляется отмирающим фитопланктоном, что и создает промежуточный минимум кислорода, после которого следуют слои, более насыщенные кислородом и постепенным снижением его концентрации с глубиной.

Наблюдаемое снижение по глубине было приурочено в данном случае к верхней части мета-

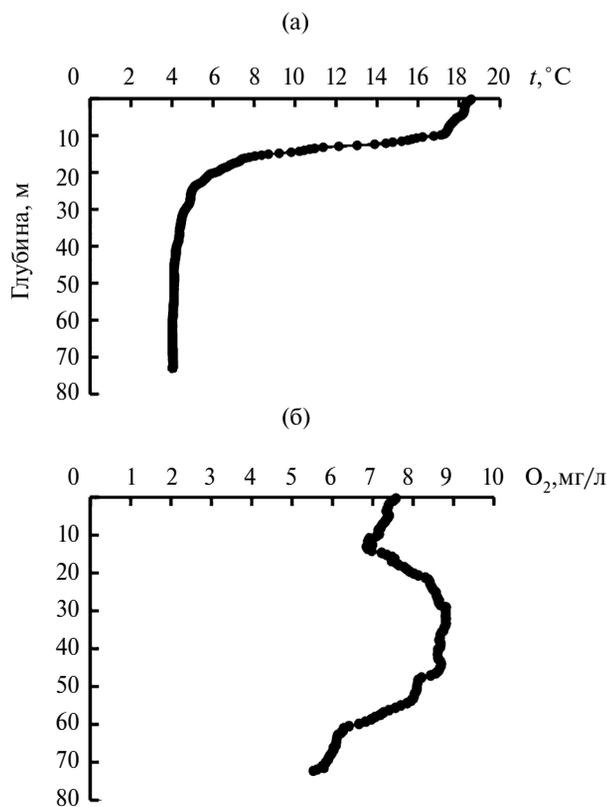


Рис. 1. Вертикальное изменение температуры (а) и концентрации кислорода (б) в Малом Севане в июле 2022 г.

лимниона. Согласно последним исследованиям, металимниальный минимум не был отмечен в 2018 г. при низкой прозрачности воды (Крылов и др., 2021).

Видовой состав. Число встреченных видов было невелико. На всех станциях найдено десять видов коловраток и восемь видов ракообразных, из которых шесть относятся к веслоногим, два — к ветвистоусым (табл. 2). Изменения в видовом составе на разных глубинах происходят, в основном, за счет коловраток. Большее видовое богатство наблюдается на глубоководных станциях, что согласуется с исследованиями, проведенными в 2007 г., где также с увеличением глубины возрастало число видов коловраток (Экология..., 2010).

Таблица 1. Координаты, глубина станций и время отбора проб в оз. Севан (Малый Севан)

Станция	с.ш.	в.д.	Глубина, м	Время, ч:мин
1	40.60261°	45.06107°	78	09:50
2	40.60952°	45.04580°	40	11:30
3	40.60876°	45.04702°	20	11:40
4	40.60832°	45.04653°	10	11:48
5	40.60679°	45.04839°	5	12:08

Из 10 видов встреченных коловраток *Ascomorpha ecaudis*, *Cephalodella catellina* и *Collotheca* sp. указываются впервые. Состав коловраток представлен, в основном, пелагическими видами и только несколько относятся к прибрежным (*Cephalodella catellina*, *Trichotria pocillum* и *Euchlanis dilatata*). Если первые два вида встречаются спорадически на разных глубинах, то *E. dilatata* найден на четырех из пяти станций, что считается особенностью обитания этого вида в оз. Севан. Из коловраток постоянно на всех глубинах и станциях встречались *Keratella quadrata* и *Polyarthra* sp. (возможно, двух видов — *P. dolichoptera* Idelson, 1925 и *P. vulgaris* Carlin, 1943). На третьем месте по встречаемости — *Filinia longiseta*, приуроченная к более глубоким слоям воды и не встречающаяся на мелководных станциях.

В работах А.В. Крылова и др. (2016) для обоих плесов и побережья за периоды 2005–2009 и 2011–2014 гг. указан достаточно обширный список коловраток из 43 видов. Однако, если учитывать только пелагический планктон Малого Севана, то количество видов коловраток в первый период летом достигало шести, во второй — девяти, т.е. сопоставимо с полученными нами данными. По сравнению с предыдущими исследованиями, из обычных пелагических видов не найдены *Asplanchna girodi* Guerne и *Hexarthra mira* (Hudson).

Аспланхну отмечали в озере только в начале текущего столетия, ранее она не встречалась (Мешкова, 1975), поэтому причина исчезновения этого крупного вида из планктона непонятна. Гексартра была постоянно в планктоне, начиная с 30-х годов прошлого столетия. Указывается, что ранее ее появление в планктоне было приурочено ко второй половине августа, а исчезновение фиксировали в ноябре (Мешкова, 1975), однако в XXI в. ее регистрировали и в июле (Крылов и др., 2016). Возможно, во время нашего исследования она перешла на прежний характер воспроизводства и поэтому не была обнаружена.

Следует отметить отсутствие в планктоне *Brachionus quadridentatus* Skorikov, который летом 2007 г. входил в доминантный комплекс литорали и присутствовал в пелагическом и литоральном планктоне Малого Севана в 2011–2014 гг. (Озеро..., 2016). Несмотря на снижение прозрачности воды до трех метров в период наших наблюдений, которое свидетельствует об идущих процессах интенсивного эвтрофирования, этот характерный для эвтрофных вод вид не получил ожидаемого развития, что требует дальнейшего изучения.

Вторая наиболее представленная группа — веслоногие ракообразные (Copepoda), в их состав вошло шесть видов: два вида Calanoida и четыре — Cyclopoidea. В сводке 2016 г. для этого времени года указано восемь видов, часть из них относится к прибрежной фауне, для июля 2018 г. отмечено шесть видов пелагических копепоид (Крылов и др., 2021).

Из ранее зарегистрированных трех пелагических видов каланоидных копепоид нами не обнаружен *Arctodiaptomus spinosus* (Daday), которого ранее отмечала Т.М. Мешкова (1952, 1975) как круглогодичную форму с интенсивным размножением в июне. Позже этот вид определили как “периодически исчезающий” из планктона (Крылов и др., 2015), в последующей работе (Крылов и др., 2016) его уже не указывали для летнего пелагического планктона 2007, 2012 и 2013 гг.

Относительно двух наиболее встречаемых видов циклопов *Cyclops strenuus* (Fischer) и *Cyclops abyssorum* Sars, внесенных в список отдельными видами, до сих пор нет единого мнения об их видовом статусе (Мешкова, 1947; Алексеев, 1988). Этот вопрос может быть предметом специального исследования. При сходных морфологических признаках, разделение было сделано по длине тела взрослых особей. Однако наиболее верное определение таксономического статуса этих циклопов даст использование в будущем сочетания морфологических и генетических методов.

Из циклопов не найден *Cyclops vicinis* Uljanin, не указанный Т.М. Мешковой, но широко представленный на всех станциях в сборах 2005–2009

Таблица 2. Встречаемость видов и форм зоопланктона на станциях и горизонтах Малого Севана

Вид	Глубина, м				
	Ст. 1 (n = 16)	Ст. 2 (n = 11)	Ст. 3 (n = 16)	Ст. 4 (n = 9)	Ст. 5 (n = 8)
Rotifera	(8)	(4)	(9)	(3)	(2)
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850*	–	–	5–15	–	–
<i>Cephalodella catellina</i> (Müller, 1786)*	–	–	5–15	–	–
<i>Collotheca</i> sp.*	10–15	–	5–10	–	–
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	10–15	–	5–10	–	–
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	5–10	0–5	0–5	0–5	
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	15–78	15–40	15–20	–	–
<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Polyarthra</i> sp.	0–40	0–40	0–20	5–10	0–5
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	0–10	–	0–5	–	–
<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	55–60	–	–	–	–
Copepoda	(6)	(5)	(5)	(4)	(4)
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i> (Wierzejski, 1887)	20–35; 40–78	0–25; 30–35	0–20	0–10	0–5
<i>Arctodiaptomus bacillifer</i> (Koelbel, 1885)	0–10; 45–50; 55–60	0–5; 10–15; 30–40	0–20	0–5	0–5
<i>Diaptomus nauplii</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diaptomus copepodit</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Cyclops abyssorum</i> Sars, 1863	5–35; 50–60; 65–78	0–30	0–20	0–10	0–5
<i>C. strenuus</i> (Fischer, 1851)	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diacyclops bicuspidatus</i> (Claus, 1857)*	40–45	–	10–15	–	–
<i>Megacyclops gigas</i> (Claus, 1857)	10–15	20–30	–	–	–
<i>Cyclops nauplii</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Cyclops copepodit</i>	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
Cladocera	(2)	(2)	(2)	(2)	(2)
<i>Daphnia longispina</i> O.F. Müller, 1785	0–78	0–40	0–20	0–10	0–5
<i>Diaphanosoma lacustris</i> Korinek, 1981	0–10; 20–25	0–15	0–10	0–10	0–5

Примечание. В скобках дано число видов (*n*) в группе, “–” отсутствие вида, * – впервые для оз. Севан.

и 2011–2014 гг. Этот вид схож с двумя другими видами рода *Cyclops*, но отличается вооружением плавательных ног (Монченко, 1974). Морфологический анализ похожих экземпляров не дал подтверждения его наличия в это время года и в этом водоеме. В летний сезон в пелагиали и литорали Малого Севана в 2011–2014 гг. впервые отмечен и *Thermocyclops crassus* (Fischer). Вид обычен для пелагиали равнинных мезотрофных и эвтрофных озер средней полосы Европы (Вежновец, 2005).

Возможно, его появление в планктоне было временным.

При регистрации редких организмов найден ранее не указанный для оз. Севан циклоп *Diacyclops bicuspidatus* (Claus), принадлежащий прибрежной фауне, однако яйценозные самки были встречены нами на ст. 1 на глубинах 40–45 м и на ст. 3 – на глубинах 10–15 м. Найденные размножающиеся особи свидетельствуют, что этот вид – постоянный компонент фауны этого водоема.

Самый крупный из циклопов *Megacyclops gigas* (Claus) редок, найдено лишь три экземпляра яйценосных самок на самых глубоководных станциях, но относительно неглубоко: в слоях 10–15 и 20–30 м (табл. 2).

Наиболее бедный видовой состав зарегистрирован в группе ветвистоусых ракообразных, где выявлено только два вида: *Daphnia longispina*, занимающая всю толщу воды, и *Diaphanosoma lacustris*, встречающаяся, в основном, в эпилимнионе. *Daphnia magna* Straus, феномен вселения которой широко обсуждался (Крылов и др., 2016), нами не обнаружена. Нахождение ее в пелагическом планктоне было отмечено в 2011 г. после повышения уровня воды, но уже в 2018 г. она исчезла из состава зоопланктона обеих частей озера (Крылов и др., 2021).

Таким образом, видовой состав зоопланктона в основном сохраняет черты, характерные для этого водоема в течение длительного времени, что свидетельствует об устойчивости экосистемы озера. Найденные новые виды не относятся к ярко выраженным индикаторам экологического состояния и широко встречаются в озерах. Однако отсутствие в планктоне видов-индикаторов повышенной трофности при наблюдаемых низких, фактически минимальных для этого озера величинах прозрачности требует дальнейших исследований.

Особенность пелагического зоопланктона Малого Севана — относительно высокая встречаемость прибрежных видов, что указывает на обмен фауной пелагических и прибрежных участков изученной акватории. Подтверждением этого предположения может быть специфичность развития здесь фитопланктона. Указывается, что “северо-восточная часть Малого Севана, являясь сравнительно глубокой и слабо населенной в прибрежной зоне, возможно, находится под

воздействием определенных подводных течений, которые могут переносить органическое вещество на данный участок” (Научные..., 2022).

Количественное развитие. Численность. Численность зоопланктона, рассчитанная по средним значениям в горизонтах облова для всех пяти станций, была 44.3 тыс. экз./м³. Изученные глубины различались по средним значениям численности в столбе воды (рис. 2). Минимальная численность (27.0 тыс. экз./м³) зарегистрирована на ст. 1 с наибольшей глубиной, максимальная (118.3 тыс. экз./м³) — на ст. 2 с глубиной ~40 м. Если вычислить среднюю из этих показателей на всех пяти станциях, то она оказывается больше приведенной выше величины в 1.5 раза — 67.2 тыс. экз./м³. Обе рассчитанные величины численности укладываются в межгодовой размах колебаний для этого озера. Согласно ранее проведенным исследованиям (Крылов и др., 2016), для июля 2013 г. общая численность была 60.0 ± 14.4 тыс. экз./м³. Необходимо отметить, что в 2018 г. численность зоопланктона значительно выросла до 132.8 ± 41.0 тыс. экз./м³, что выделяет этот год в ряду наблюдений (Крылов и др., 2021). Такое повышение численности и биомассы А.В. Крылов и соавт. (2021) считают необычным и предполагают, что определенную роль в этом могла сыграть более высокая температура воды, которая в тот год наблюдений в июле достигала 21.4°C.

По численности в зоопланктоне доминировали веслоногие ракообразные — 67.6% общей численности, на втором месте были ветвистоусые раки — 19.7, на коловраток приходилось лишь 12.7 (табл. 3). Такое соотношение численности основных групп зоопланктона при преобладании веслоногих ракообразных сохраняется продолжительное время и в разные периоды изменения уровня воды, что свидетельствует о высокой степени устойчивости экосистемы озера.

Считается, что повышение доли коловраток служит показателем роста трофности (Крючкова, 1989; Андроникова, 1996). Полученные нами данные близки к таковым лета 2007 г., когда относительная численность коловраток была 13.4 ± 8.2% (Экология..., 2010). В период “псевдоолиготрофикации” (2013 г.) доля коловраток снизилась до 3.4% (Крылов и др., 2016), но в 2018 г., когда не было выраженного преобладания той или иной группы беспозвоночных (Крылов и др., 2021), доля коловраток выросла до 31.2%. Вероятно, такой рост можно объяснить высокой температурой воды этого года и активизацией процессов продуцирования.

По средним величинам относительной численности в доминирующий комплекс (>5%) на всех станциях вошли: один вид коловраток — *Keratella quadrata*, циклопы и диаптомусы на-

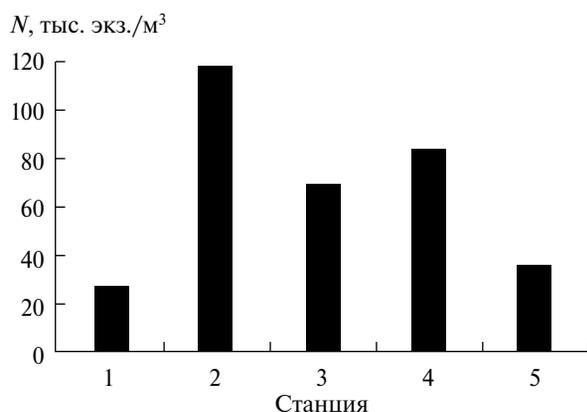


Рис. 2. Средняя численность зоопланктона (N , тыс. экз./м³) в столбе воды на станциях Малого Севана.

уплиальных и копеподитных стадий и *Daphnia longispina*. Из коловраток еще *Filinia longiseta* входила в доминантный комплекс на первых двух самых глубоких станциях, но из-за отсутствия ее на мелководье в итоге достигла лишь 2.6% численности зоопланктона. В целом, доминантный комплекс был бедным и содержал четыре вида и формы. Лидировали по численности диаптомида науплиальных и копеподитных стадий (37.5% общей численности), затем шли циклопы разных стадий развития (25.5), далее *Daphnia longispina* (18.6) и замыкала доминирующую группу *Keratella quadrata* (8.4).

В относительной численности ракообразных закономерных изменений с глубиной не отмечено, лишь доля коловраток на глубоководных станциях была несколько выше. В целом зоопланктон озера сохраняет копеподный характер, что характерно для мезотрофных водоемов (Крючкова, 1989).

Вертикальное распределение может служить характеристикой не только сообщества зооплан-

ктона, но и экосистемы озера в целом. Установлено, что разные по трофности озера отличаются степенью концентрации зоопланктона и его приуроченностью к определенным горизонтам (Вежновец, Журавлев, 2022).

В вертикальном распределении по усредненным данным для пяти станций выявлено два пика — в слое 5–10 м и 25–30 м. Эти максимумы, как и все распределение, определялись многочисленными особями доминирующих видов и разновозрастных стадий развития копепод (рис. 3).

Из достаточно хорошо представленных видов коловраток вертикальные профили построены для *Keratella quadrata* (рис. 4а) и *Filinia longiseta* (рис. 4б). Профили этих видов в Малом Севане значительно различались. Максимум плотности *Keratella quadrata* располагался в эпилимнионе, в горизонте 5–10 м, у *Filinia longiseta* максимальные значения численности были смещены в начало гиполимниона, до глубины 15 м животные не встречались. В вертикальном пространстве эти

Таблица 3. Относительная численность (% в столбе воды) основных групп и отдельных видов на разных станциях Малого Севана

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Среднее
Rotifera	12.020	15.853	17.162	8.479	9.929	12.688
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.001
<i>Cephalodella catellina</i>	0.000	0.000	0.003	0.000	0.000	0.001
<i>Collotheca</i> sp.	0.047	0.000	0.145	0.000	0.000	0.038
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0.000	0.000	0.015	0.000	0.000	0.003
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.019	0.043	0.001	0.242	0.000	0.061
<i>Filinia longiseta</i>	5.640	7.024	0.581	0.000	0.000	2.649
<i>Keratella quadrata</i>	5.109	6.230	12.637	7.994	9.929	8.380
<i>Polyarthra</i> sp.	1.062	2.556	3.631	0.242	0.000	1.498
<i>Synchaeta pectinata</i>	0.141	0.000	0.145	0.000	0.000	0.057
<i>Trichotria pocillum</i>	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	70.154	67.671	63.374	62.452	74.468	67.624
<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	0.217	0.112	0.055	0.145	0.177	0.141
<i>Arctodiptomus bacillifer</i>	0.048	0.099	0.363	0.048	0.532	0.218
Diaptomus nauplii	17.598	23.028	14.235	6.056	12.766	14.737
Diaptomus copepodit	11.050	10.139	14.816	38.275	39.716	22.799
<i>Cyclops abyssorum</i>	1.200	1.375	1.453	3.149	1.418	1.719
<i>C. strenuus</i>	2.667	2.500	1.801	1.453	4.255	2.535
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	0.076	0.000	0.001	0.000	0.000	0.016
<i>Megacyclops gigas</i>	0.001	0.001	0.000	0.000	0.000	0.000
Cyclops nauplii	28.093	20.278	17.721	6.541	7.092	15.945
Cyclops copepodit	9.203	10.139	12.928	6.783	8.511	9.513
Cladocera	17.779	16.476	19.464	29.070	15.603	19.678
<i>Daphnia longispina</i>	16.877	16.003	19.029	28.343	12.766	18.604
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	0.902	0.473	0.436	0.727	2.837	1.075

Примечание. Жирным шрифтом выделены доминирующие виды и формы.

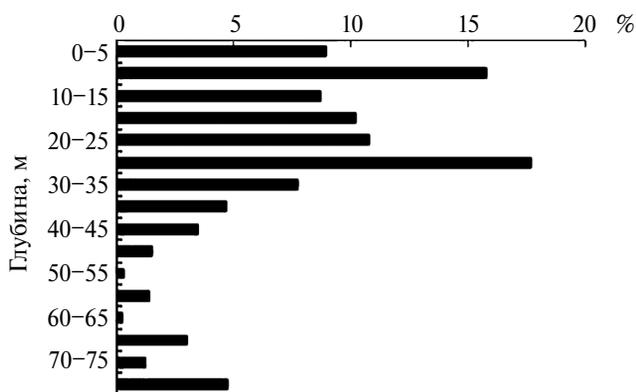


Рис. 3. Вертикальное распределение зоопланктона (% численности в столбе воды) в Малом Севане.

виды разделялись; по характеру распределения керателлу можно отнести к теплолюбивым видам, филинию — к холодолюбивым, что согласуется с литературными данными (Вежновец, 2021).

Несмотря на некоторые различия в профилях распределения, циклопы *Cyclops strenuus* и *C. abyssorum* в Малом Севане занимали глубины до 30 м, на больших глубинах встречались единично (рис. 4в, 4г). Распределение ветвистоусых ракообразных представлено на рис. 4д, 4е. Кладоцера *Diaphanosoma lacustris* была сосредоточена в верхнем пятиметровом слое воды (62.7%) со снижением численности в нижележащих горизонтах и полным отсутствием в планктоне начиная с глубины 25 м. В отличие от предыдущего вида, *Daphnia longispina* была максимально представлена (27.5%) в слое 5–10 м и встречалась во всех слоях воды до максимальной глубины.

Исходя из профилей общего распределения и отдельных видов, большинство встреченных видов и форм заселяют верхние слои воды и зону металимниона, за исключением коловратки *Filinia longiseta*. По полученным данным, вертикальное распределение численности зоопланктона соответствует мезотрофным озерам с максимальной концентрацией животных $\leq 20\%$ (Вежновец, Журавлев, 2022).

Биомасса. Для расчета биомассы ракообразных использовали собственные данные по их линейным размерам (табл. 4). Полученные нами данные по длине тела для *Acanthodiptomus denticornis* фактически совпадают с приведенными Т.М. Мешковой (1952). У другого вида диаптомусов *Arctodiptomus bacilifer* длина тела самок и самцов в наших сборах несколько меньше. Для *Cyclops abyssorum* литературные сведения не приводятся, а для другого вида циклопов *C. strenuus* в цитируемой работе, на наш взгляд, слишком большая разница между самками и самцами — 1.88 и 1.07 мм, соответственно. Если сравнивать самок, то животные в наших сборах мельче (1.65 и 1.88 мм).

В популяциях ветвистоусых ракообразных во время отбора проб наблюдали партеногенетическое размножение, присутствовали только самки. Единственный экземпляр самца *Daphnia longispina* был встречен на глубине 65–70 м. При достаточно большой выборке средняя длина самок *Daphnia longispina* была значительно ниже (1.15 мм) приводимой ранее для этого озера (1.72 мм) (табл. 4).

Снижение длины тела у некоторых видов ракообразных может быть обусловлено многими факторами, для планктонных животных это эвтрофирование или повышение температуры (Андроникова, 1996; Крючкова, 1989).

В целом биомасса почти повторяет изменения численности на разных станциях отбора проб (рис. 5). Сходное распределение с максимальными значениями на средних глубинах было во время работы совместной армянско-российской экспедиции в 2005–2009 гг. (Экология..., 2010). Минимальные значения (2.4 г/м^3) зарегистрированы на ст. 1 с максимальной глубиной. На ст. 2 наблюдали увеличение биомассы в 4 раза до максимальных значений 9.8 г/м^3 . Остальные более мелководные станции различались между собой в меньшей степени с некоторым снижением биомассы в прибрежье. Снижение численности и биомассы в прибрежье может быть связано со слабо выраженной литоральной зоной, отсутствием здесь растительности, а также с нестабильностью прибрежных вод и возможным наличием прибрежных течений. Так, вдоль берега были зафиксированы зоны подъема воды со скоростями $5 \times 10^{-3} \text{ см/с}$ (Экология..., 2010). Средняя для всех глубин величина биомассы зоопланктона достаточно высокая 7.2 г/м^3 , что характеризует водоем как эвтрофный (Андроникова, 1996) или пограничный между мезо- и эвтрофным состоянием (Китаев, 2007).

Согласно Т.М. Мешковой (1952), в Малом Севане среднее значение биомассы в 1937–1938 гг. для июля–августа достигало 0.47 г/м^3 , для июля 1947–1948 гг. — 0.84 г/м^3 . За весь период снижения уровня (1937–1969 гг.) средняя биомасса зоопланктона оставалась в пределах $0.32\text{--}0.70 \text{ г/м}^3$ (Мешкова, 1975), что характерно для олиготрофных вод (Андроникова, 1996). В период повышения уровня воды летом 2007 г. величина биомассы для пелагиали была уже $5.99 \pm 2.67 \text{ г/м}^3$ (Экология..., 2010). В дальнейшем (2011–2014 гг.) биомасса в Малом Севане увеличилась в 2.3 раза, в основном за счет развития *Daphnia magna* (Крылов и др., 2016). Для исследуемого участка Малого Севана в июне 2013 г. приводятся очень широкие пределы изменения биомассы: от 0.5 до 25.6 г/м^3 с максимумом на глубине 30 м и средней величиной $11.9 \pm 4.1 \text{ г/м}^3$. Необходимо отметить, что в “теплом” 2018 г. уже при отсутствии крупной дафнии средняя величина биомассы была еще

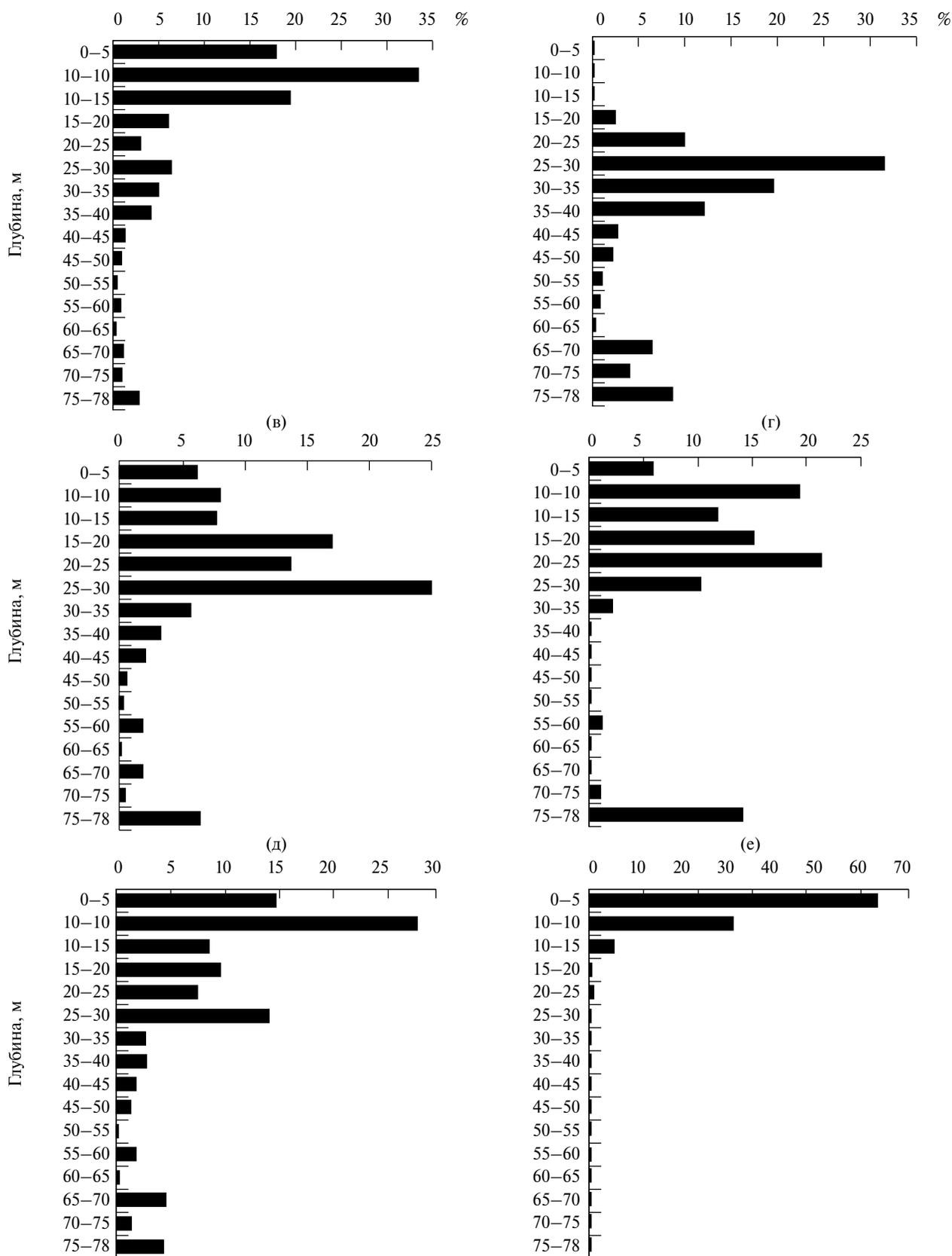


Рис. 4. Вертикальное распределение численности в столбе воды (%) *Keratella quadrata* (а), *Filinia longiseta* (б), *Cyclops strenuus* (в), *C. abyssorum* (г) *Daphnia longispina* (д) и *Diaphanosoma lacustris* (е).

выше и достигала 12.23 ± 4.19 г/м³. Рост биомассы и, соответственно, трофии в 2018 г. может быть не только за счет поступления alloхтонной органики после искусственного повышения уровня воды, но и под влиянием климата и повышения температуры воды, что показано (Крылов и др., 2021) по зависимости развития фитопланктона от поверхностной температуры.

Таким образом, значения биомассы, начиная с 2007 г., растут и в настоящее время характеризуют озеро как пограничное между мезотрофным и эвтрофным состоянием (Андроникова, 1996). Некоторое снижение биомассы при отсутствии видов-индикаторов повышенной трофии в настоящее время указывает на относительную стабилизацию процессов переработки экзогенной органики после искусственного повышения уровня воды.

В 2022 г. по относительной биомассе на всех станциях и горизонтах доминировали веслоногие ракообразные, их доля в планктоне достигала 73.1%, на втором месте были ветвистоусые раки — 26.8%, коловратки имели незначительную долю в общей биомассе — лишь 0.06% (табл. 5). Закономерных изменений биомассы с глубиной не наблюдали, только доля коловраток немного возрастала к самым глубоким станциям. Доминантный комплекс бедный, представлен только

тремя видами и формами: копепоидитными стадиями развития диаптомусов — 57%, *Daphnia longispina* — 26, копепоидитными стадиями циклопов — 10, на долю всех остальных видов приходится ~8% общей биомассы.

Ничтожно малую долю коловраток в биомассе (0.3–0.6%) отмечали до начала спуска воды (Мешкова, 1975) и лишь небольшое повышение (до 2.2%) в последние годы спуска воды. Летом 2007 г. (повышение уровня воды) для пелагиали были характерны также небольшие значения относительной биомассы коловраток $0.1 \pm 0.1\%$ (Экология..., 2010). На фоне низких значений в последние годы максимальную относительную биомассу коловраток (1.1%) зарегистрировали в 2018 г. (Крылов и др., 2021).

В вертикальном распределении биомассы (рис. 6) максимум (13.5 г/м³) наблюдали на глубине 5–10 м. В отличие от хода численности, после этой глубины шло постепенное снижение биомассы с небольшим возрастанием (3.4 г/м³) в самых придонных горизонтах. Максимальные значения биомассы в эпилимнионе или начале металимниона обусловлены концентрацией здесь *Daphnia longispina* и копепоидитами диаптомусов (рис. 7).

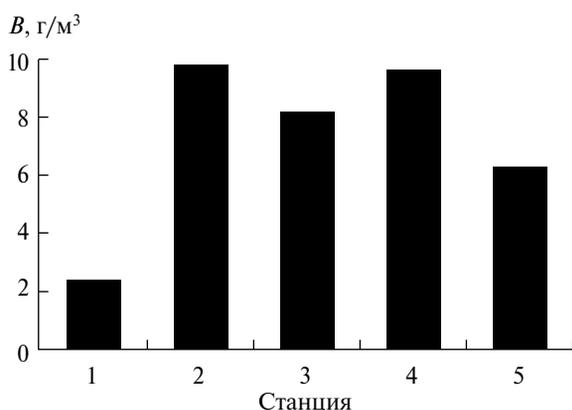


Рис. 5. Средняя биомасса (B , г/м³) в столбе воды на станциях Малого Севана.

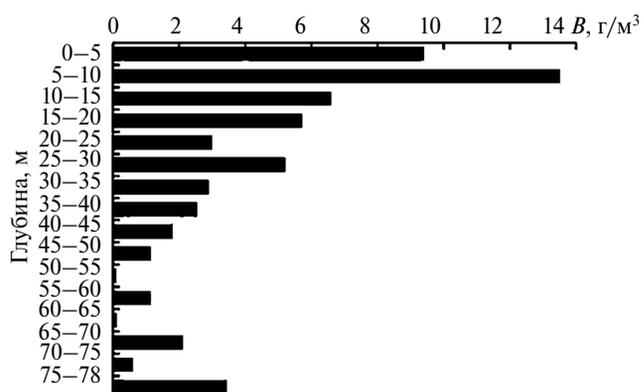


Рис. 6. Вертикальное распределение биомассы (B , г/м³) зоопланктона в Малом Севане.

Таблица 4. Средняя длина тела (L , мм) представителей зоопланктона в Малом Севане

Вид	Самки				Самцы			
	данные авторов		Мешкова, 1952		данные авторов		Мешкова, 1952	
	n	L , мм	n	L , мм	n	L , мм	n	L , мм
<i>Acanthodiptomus denticornis</i>	38	1.610	100	1.613	34	1.429	100	1.456
<i>Arctodiptomus bacilifer</i>	33	1.435	600	1.523	5	1.335	350	1.400
<i>Cyclops abyssorum</i>	42	1.385	—	—	36	1.142	—	—
<i>C. strenuus</i>	109	1.646	700	1.880	—	1.317	—	1.07
<i>Daphnia longispina</i>	523	1.148	1000	1.721	1	1.757	—	—

Примечание. n — количество измеренных особей, “—” — данные отсутствуют.

Таблица 5. Относительная биомасса (% в столбе воды) основных групп и отдельных видов на разных станциях Малого Севана

Вид	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3	Ст. 4	Ст. 5	Среднее
Rotifera	0.064	0.077	0.086	0.045	0.035	0.062
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Cephalodella catellina</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Collotheca</i> sp.	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Conochilus hippocrepis</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
<i>Euchlanis dilatata</i>	0.000	0.000	0.000	0.002	0.000	0.000
<i>Filinia longiseta</i>	0.014	0.019	0.001	0.000	0.000	0.007
<i>Keratella quadrata</i>	0.036	0.046	0.066	0.043	0.035	0.045
<i>Polyarthra</i> sp.	0.005	0.012	0.012	0.001	0.000	0.006
<i>Synchaeta pectinata</i>	0.009	0.000	0.007	0.000	0.000	0.003
<i>Trichotria pocillum</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
Copepoda	70.149	70.464	75.208	62.243	87.512	73.115
<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>	0.386	0.209	0.073	0.197	0.161	0.205
<i>Arctodiaptomus bacilifer</i>	0.071	0.155	0.404	0.055	0.405	0.218
<i>Diaptomus nauplii</i>	0.807	1.114	0.487	0.212	0.299	0.584
<i>Diaptomus copepodit</i>	50.656	49.046	58.672	50.070	76.529	56.995
<i>Cyclops abyssorum</i>	1.788	2.161	1.616	3.585	1.079	2.046
<i>C. strenuus</i>	4.829	4.778	2.435	2.011	3.935	3.598
<i>Diacyclops bicuspidatus</i>	0.096	0.000	0.001	0.000	0.000	0.019
<i>Megacyclops gigas</i>	0.002	0.003	0.000	0.000	0.000	0.001
<i>Cyclops nauplii</i>	0.966	0.736	0.455	0.172	0.125	0.491
<i>Cyclops copepodit</i>	10.547	12.261	11.063	5.940	4.981	8.959
Cladocera	29.788	29.459	24.706	37.711	12.452	26.823
<i>Daphnia longispina</i>	29.012	29.030	24.426	37.234	11.207	26.182
<i>Diaphanosoma lacustris</i>	0.776	0.429	0.280	0.477	1.245	0.641

Примечание. Относительная биомасса групп и доминантов выделена жирным шрифтом.

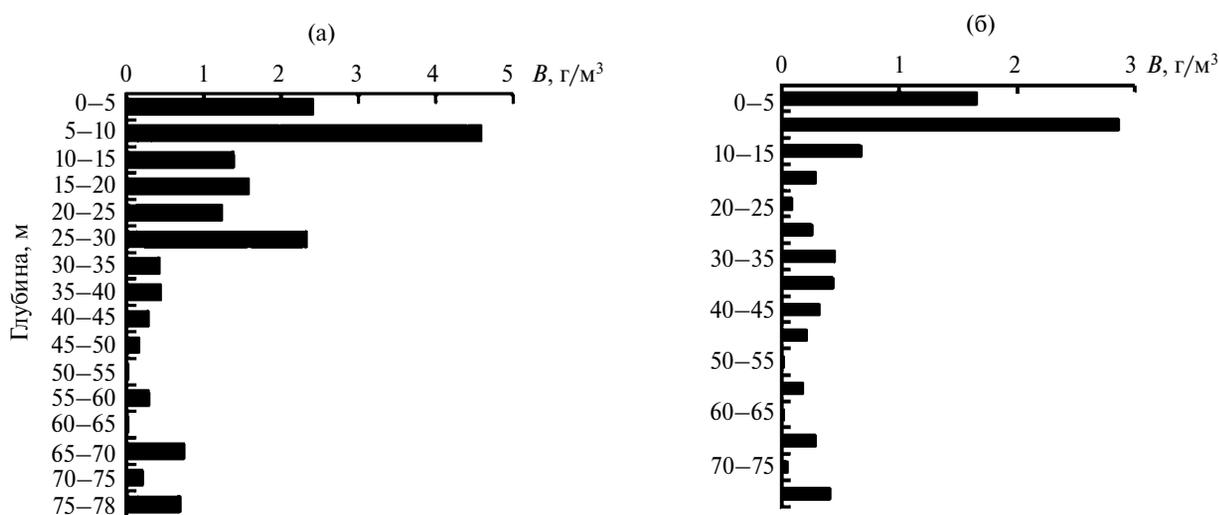


Рис. 7. Вертикальное распределение биомассы (B , г/м³) *Daphnia longispina* (а) и копепоидитов диаптомусов (б) в Малом Севане.

По сравнению с предыдущими исследованиями, максимальная величина биомассы в июле 2013 г. на глубоководной станции также была на глубине 10 м, но формировалась на 93.1% за счет вселившейся *Daphnia magna* при повышении уровня воды (Крылов и др., 2016). После относительной стабилизации уровня воды этот вид постепенно исчез из фауны озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон Малого Севана на современном этапе имеет черты мезотрофного озера, в численности и биомассе сохранилась высокая доля веслоногих ракообразных. В видовом составе в 2022 г. не отмечены виды, характерные для эвтрофных и загрязненных вод, которые были на этапах повышения уровня воды и “псевдоолиготрофикации” (2002–2013 гг.). Это свидетельствует о значительной устойчивости экосистемы озера к воздействиям при изменении уровня воды и в условиях глобального изменения климата.

В разные периоды наблюдений были выявлены значительные различия в количественном развитии зоопланктона, обусловленные изменением уровня воды. В последнее десятилетие при относительно стабильном уровне наблюдали постепенный рост общей численности и биомассы, что свидетельствует об увеличении степени трофии озера. При этом, в отдельные годы отмечены низкая прозрачность воды и высокие значения биомассы зоопланктона, что дает основания относить водоем уже к эвтрофным. Эти изменения могут провоцировать повышение температуры воды и интенсификация процессов продуцирования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований БРФФИ договоры Б21АРМ-006 и Б23МС-001; а также Государственного комитета науки Министерства образования, науки, культуры и спорта Республики Армения ГКН МОНКС РА международного конкурса 21SC-BRFFR-1F028, договор АБ -21-10.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев В.Р. 1988. Изменение видовой принадлежности севанского эндемичного циклопа (Crustacea, Cladocera) // Зоол. журн. Т. LXVII. № 12. С. 1910.
 Андроникова И.Н. 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.

Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169.

Вежновец В.В. 2005. Ракообразные (Cladocera, Soropoda) в водных экосистемах Беларуси. Каталог. Определительные таблицы. Минск: Бел. наука.

Вежновец В.В. 2021. Особенности вертикальной структуры зоопланктона в стратифицированных озерах разной трофности // Изучение водных и наземных экосистем: история и современность: Тез. докл. Междунар. науч. конф., посвященной 150-летию Севастопольской биологической станции — Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского и 45-летию НИС “Профессор Водяницкий”, 13–18 сентября 2021 г., Севастополь, Российская Федерация. Севастополь: ИнБЮМ. С. 231.

Вежновец В.В., Журавлев М.Д. 2022. Вертикальная структура зоопланктона в стратифицированных озерах Беларуси с разной степенью трофии // Биология внутр. вод. № 6. С. 725.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222060195>.

Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.

Крылов А.В., Айрапетян А.О., Герасимов Ю.В., Малин М.И. 2016. Изменение структурных показателей летнего зоопланктона пелагиали озера Севан (Армения) при увеличении численности рыб // Биология внутр. вод. № 1. С. 80.
<https://doi.org/10.7868/S0320965216010095>.

Крылов А.В., Айрапетян А.О., Косолапов Д.Б. и др. 2021. Особенности изменений структуры планктона пелагиали горного озера при увеличении плотности рыб летом и осенью 2021 г. // Зоол. журн. Т. 100. № 2. С. 147.

Крылов А.В., Романенко А.В., Герасимов Ю.В. и др. 2015. Распределение планктона и рыб озера Севан (Армения) при массовом развитии ветвистоусых ракообразных // Биология внутр. вод. № 1. С. 60.
<https://doi.org/10.7868/S032096521501012X>.

Крючкова Н.М. 1989. Трофические взаимоотношения зоо- и фитопланктона. М.: Наука.

Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.

Мешкова Т.М. 1947. Новый вариант циклопа из озера Севан *Cyclops strenuous sevani* var. n. // Изв. АН Армянской ССР. Естественные науки. № 10. С. 19.

Мешкова Т.М. 1952. Зоопланктон озера Севан (биология и продуктивность) // Тр. Севан. гидробиол. ст. Т. 13. С. 5.

Мешкова Т.М. 1975. Закономерности развития зоопланктона в озере Севан (в связи с понижением уровня озера). Ереван: Изд-во АН Армянской ССР.

Монченко В.И. 1974. Челюстноротые циклообразные. Циклопы (Cyclopidae) // Фауна Украины. Киев: Наук. думка. Т. 27. Вып. 3.

- Научные основы сохранения и восстановления природных ресурсов озера Севан. 2022. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮНЦ РАН.
- Озеро Севан. Экологическое состояние в период изменения уровня воды. 2016. Ярославль: Филигрань.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010 г. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Экология озера Севан в период повышения его уровня. Результаты исследований Российско-Армянской биологической экспедиции по гидроэкологическому обследованию озера Севан (Армения) (2005–2009 гг.). 2010. Махачкала: Наука ДНЦ.
- Boyd J.D. 1972. Metalimnetic Oxygen Minimum Lake Ontario // J. Great Lakes Res. V. 6(2). P. 95.

Zooplankton Study of Lake Sevan as an Indicator of Ecosystem Stability in the Context of Global Climate Change

V. V. Vezhnovets^{1,*}, A. V. Kuraev², E. Kh. Gukasyan³, B. K. Gabrielyan³

¹*Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences of Belarus on Bioresources, Minsk, Republic of Belarus*
*e-mail: vezhn47@mail.ru

²*Laboratory of Space Geophysical and Oceanographic Studies, University of Toulouse, Toulouse, France*

³*Scientific Center of Zoology and Hydroecology National Academy of Sciences of Armenia, Yerevan, Armenia*

The state of the zooplankton community of Lake Sevan in present-day climatic conditions at a relatively stable water level has been studied. The taxonomic composition is poor, but retains the features, which are characteristic for this lake even before the beginning of the artificial lowering of water level (1938) in order to be used for energy and irrigation purposes. The lake belongs to mesotrophic in zooplankton development indicators, but in some years there is low transparency and the high values of zooplankton biomass, which is characteristic for eutrophic reservoirs. It is a consequence of an increase in water level and a possible increase in water temperature under climate change.

Keywords: Lake Sevan, zooplankton, abundance, biomass, climate change

УДК 574.52/574.583

ПЛАНКТОННЫЕ СООБЩЕСТВА ВОДОЕМОВ РУДНЫХ МЕСТОРОЖДЕНИЙ: РАЗНООБРАЗИЕ И СТРУКТУРА ГИДРОБИОНТОВ В ГРАДИЕНТЕ ВОДОРОДНОГО ПОКАЗАТЕЛЯ

© 2024 г. Е. Ю. Афонина^{а, *}, Н. А. Ташлыкова^а

^аИнститут природных ресурсов, экологии и криологии Сибирского отделения
Российской академии наук, Чита, Россия

*e-mail: kataf@mail.ru

Поступила в редакцию 13.01.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 30.06.2023 г.

Представлены результаты летних исследований фито- и зоопланктона аквальных систем техногенного происхождения, расположенных на территории Забайкальского края. Отмечено низкое видовое богатство и значительный размах количественных показателей гидробионтов. Показана смена основных структурообразующих таксонов в градиенте рН. Выявлены факторы среды, определяющие состав и структуру планктонных сообществ.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, карьерное озеро, пруд хвостохранилища, факторы среды

DOI: 10.31857/S0320965224010053, EDN: zajfdp

ВВЕДЕНИЕ

Техногенные водоемы, образовавшиеся при заполнении грунтовыми водами, водами поверхностного стока и атмосферными осадками карьеров, котлованов и выемок, сформированных в результате деятельности горнопромышленного комплекса, представляют собой новые гидро-ресурсы геотехнических систем (Castro, Moore, 2000; Filippova, Deryagin, 2005; Blanchette, Lund, 2016; Seelen et al., 2021). Аккумуляция природных вод в котловине, генетически связанной с выработанными месторождениями минерального сырья, позволяет рассматривать карьерные водоемы как вторичные природно-техногенные гидросистемы озерного типа, специфика которых определяется взаимодействием техногенных и естественных факторов (Суховило, Романчук, 2018). Несмотря на различия в условиях образования, контролируемых процессами горнопромышленного техногенеза, водоемы как аквальные системы техногенного происхождения имеют общие черты с природными лимническими системами. В частности, это замедленный водообмен, в результате которого формируется водная масса, отличающаяся по своим характеристикам от питающих вод, а также аккумулируются элементы, поступающие в процессе стока, и материал, возникающий в самом водоеме (Удачин и др., 2009).

Наряду с этим, карьерные водоемы обладают рядом специфических черт: ограниченная площадь водосбора, невыработанность ложа и берегов, малая мощность донных отложений и не сформированные продукционные характеристики (Хомич, 1986).

Морфометрические характеристики техногенных озер отличаются значительным разнообразием и зависят от типа добываемого сырья, технологии разработки месторождения и особенностей горнотехнической рекультивации (Хомич, 1986; Gammons et al., 2009; Soni et al., 2014). Антропогенные водоемы подразделяются на озера “естественного” типа, расположенные в природных понижениях рельефа, и “искусственного” типа, образованные затоплением карьеров и отстойников (Юркевич, 2009). Несмотря на широкое распространение этих новообразованных антропогенных систем, становление, функционирование и перспективы существования их мало исследованы (Derham, 2004; Wołowski et al., 2013; Soni et al., 2014; Ferrari et al., 2015; Blanchette, Lund, 2016; Суховило, Романчук, 2018; Vucic et al., 2019; Mondal et al., 2021). Однако карьерные озера могут применяться как тестовые системы для фундаментальных научных концепций и использоваться как “природные лаборатории” для изучения

экологических процессов (Thomas, John, 2006; Blanchette, Lund, 2020).

Цель работы — оценка видового разнообразия и структуры фито- и зоопланктона различных водопоявлений рудных месторождений в градиенте изменения рН.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Характеристика района и объектов исследований. Гидробиологические исследования проводили в августе 2022 г. на техногенных водоемах горнорудных объектов Жипкошинского и Завитинского месторождений, Балецкого и Дарасунского рудных полей (рис. 1).

Открытую добычу руды в Завитинском бериллий-литиевом месторождении проводили в 1937–1997 гг., в Жипкошинском сурьмяном — в 2006–2018 гг. (Абрамова, 2018). Балецкий золоторудный узел включает Балецкое, Тасеевское, Средне-Голготайское и Андрушкинское месторождения. Эксплуатацию Балецкого месторождения проводили в 1929–1992 гг., прекращена из-за приближения контура карьера к жилой застройке г. Балец; Тасеевского — с 1948 по 1995 гг. В настоящее время идут подготовительные работы по повторному вовлечению в эксплуатацию Тасеевского участка (Замана, Усманов, 2009). Дарасунское рудное поле включает Дарасунское, Теремкинское, Талатуйское золоторудные месторождения. Рудник работает нестабильно, поскольку производство периодически то прекращается, то восстанавливается (Гораш, 2004).

Всего обследовано 16 водных объектов (семь карьерных озер, шесть прудов хвостохранилищ и три мелких водоема), значительно различающихся по морфометрическим и физико-химическим параметрам (Ташлыкова и др., 2023) (табл. 1).

По имеющимся данным (Ташлыкова и др., 2023), самыми глубоководными были карьеры (Бал-10–130 м, Тс-1–72 м, ЗВ-2–33 м). Глубина в прудах варьировала от 1.8 (Тс-3) до 9.8 м (ЗВ-4). В прочих водоемах глубина не превышала 1 м. Температура поверхностных вод была от 2.5 (Анд) до 21.6°C (ЗВ-4). В карьерных озерах зарегистрирована температурная стратификация, придонная температура воды опускалась до 4.0–7.8°C. Высокая прозрачность воды (5–7 м) отмечена в карьерах ЗВ-1, ЗВ-2, Бал-10, Тс-1, низкая — в ЖП-3 и Бал-4 из-за взмучивания мелкодисперсной взвеси.

Для техногенных вод регистрировали широкий диапазон рН (2.8–9.4), Eh (89–584 мВ) и ЕС (146–5520 мкСм/см). В глубоководных карьерах

наблюдали хемоклин. По химическому составу воды преимущественно сульфатные, реже гидрокарбонатно-сульфатные с разным соотношением магния и кальция (Ташлыкова и др., 2023).

Растительный пояс почти не развит. Отдельные куртины макрофитов отмечали в хвостохранилищах Тс-3 (тростник) и ЗВ-3 (рдесты, ряска, уруть).

Сбор и обработка проб. Фитопланктон собирали в пелагиали с помощью батометра Паталаса из двух–трех горизонтов (приповерхностный, горизонт прозрачности и придонный), в литорали — путем зачерпывания воды. Зоопланктон отбирали тотальной сетью Джеди (средняя модель, размер ячеек сита 64 мкм) и процеживанием 100–120 л воды через сеть (размер ячеек 73 мкм) (интегральная проба). Лабораторную обработку зафиксированных в 4%-ном растворе формалина образцов проводили по общепринятым методам (Киселев, 1969; Садчиков, 2003). Биомассу водорослей определяли по объему отдельных клеток или колоний водорослей (Садчиков, 2003), зоопланктона — по уравнениям связи длины тела и сырой массы организмов разной таксономической принадлежности (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979).

Анализ данных. Для определения разнообразия и структуры фито- и зоопланктона использовали следующие индексы: неоднородности или Шеннона–Уивера по численности (H_p), доминирования Симпсона (D) и выравненности Пиелу (e) (Magurran, 1988). Математическую обработку полученных данных проводили с использованием пакета программ Microsoft Excel v. 2010 и STATISTICA v. 10. Для изучения взаимосвязей показателей разнообразия и структурных характеристик (общее число видов, численность (N) и биомасса (B) фито- и зоопланктона) и абиотических факторов среды (глубина H , прозрачность TR , температура воды T , водородный показатель рН, окислительно-восстановительный потенциал ОВП или Eh, макрокомпонентный состав) применяли факторный анализ методом главных компонент (РСА). Абсолютное значение нагрузки >0.7 принимали за существенную связь. При анализе использовали среднеарифметическое значение (\bar{x}) и ошибку средней величины ($S_{\bar{x}}$).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Получена характеристика фито- и зоопланктона в исследованных водоемах, ранжированных по градиенту рН поверхностных вод. Выделено шесть групп водоемов: рН ≤ 3 — очень кислые (Тс-3),

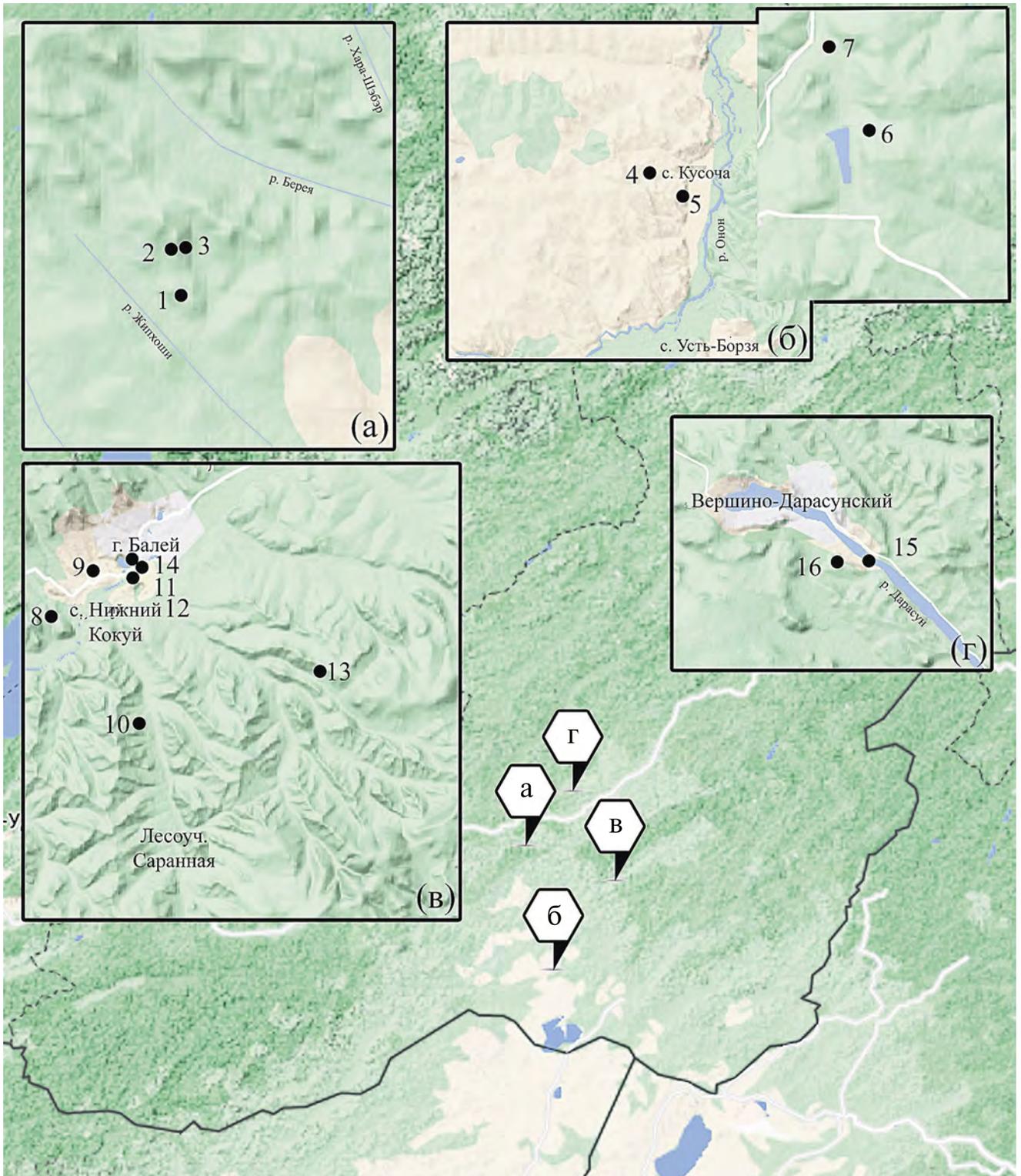


Рис. 1. Карта-схема территории обследования: а — Жипкошинское месторождение, б — Завитинское месторождение, в — Бaleyское рудное поле, г — Дарасунское рудное поле. 1–16 — точки отбора проб (описание в табл. 1).

Таблица 1. Морфометрические и физико-химические параметры техногенных водоемов (по: (Ташлыкова и др., 2023))

Точки отбора проб	Координаты с.ш., в.д.	Глубина, м	Прозрачность, м	Температура, °С	Электропроводность (ЕС), мкСм/см	pH	Еh, мВ
ЖП-1	51°36.115', 115°15.365'	6.5	4.5	19.5 (18.4–5.7)	318 (338–344)	8.4 (8.6–7.7)	279 (388–279)
ЖП-2	51°36.489', 115°15.227'	2.1	2	19.9 (18.1–19.2)	349 (360–368)	8.5 (8.4–8.4)	261 (279–)
ЖП-3	51°36.457', 115°15.278'	0.5	0.15	21	146	7.7	155
ЗВ-1	50°41.127', 115°36.701'	11.3	6	21 (18.2–8)	1814 (1822–2210)	7.3 (7.3–6.8)	281 (231–168)
ЗВ-2	50°40.649', 115°37.069'	33	7	22.5 (21–4)	1470 (1485–1713)	8.3 (8.2–7.4)	210 (121–130)
ЗВ-3	51°41.102', 115°41.374'	1	1	19.5	2715	7.7	243
ЗВ-4	51°42.081', 115°40.881'	9.8	5.4	23.3 (21.6–13.8)	406 (448–494)	8.15 (8.3–7.6)	159 (131–)
Бал-4	51°32.824', 116°34.940'	10.1	0.5	– (13.2–7.8)	– (84–80)	– (9.4–7.2)	– (138–232)
Бал-5	51°33.668', 116°36.897'	1.8	1.8	16.8	1533	7.25	89
Бал-10	51°29.262', 116°39.437'	130	6.5	19.6 (17.6–3.8)	1309 (1360–2040)	8.2 (7.6–6.8)	159 (196–167)
Бал-6	51°34.204', 116°38.504'	0.8	0.8	15.1	475	7.4	165
Тс-1	51°33.491', 116°39.126'	72	5	18.6 (18–4)	3590 (5042–3368)	3.1 (3.3–5.4)	539 (600–104)
Тс-3	51°32.894', 116°38.080'	4.3	3	16.6 (16.7–17.1)	5520 (410–5480)	2.9 (2.9–2.8)	568 (584–179)
Анд	51°30.425', 116°46.977'	0.3	0.3	2.5	327	7.4	198
ВД-1	52°20.529', 115°35.846'	0.5	0.5	18.8	1444	5.85	230
ВД-2	52°20.729', 115°35.239'	0.5	0.5	18.8	2652	6.5	249

Примечание. ЖП-1 — верхний карьер; ЖП-2 — нижний карьер; ЖП-3 — водоем в траншее между карьерами, ЗВ-1 — верхний карьер, ЗВ-2 — нижний карьер, ЗВ-3 — верхнее хвостохранилище; ЗВ-4 — нижнее хвостохранилище; Бал-4 — Новотроицкий карьер; Бал-5 — хвостохранилище ЗИФ-1; Бал-6 — водоем выше отвалов Средне-Голгогайского месторождения; Тс-1 — Тасевский карьер; Тс-3 — хвостохранилище ЗИФ-2; Анд — водоем ниже штольни Андрюшкинского месторождения; Бал-10 — Балейский карьер; ВД-1 — третья секция хвостохранилища; ВД-2 — вторая секция хвостохранилища. Перед скобками приведены данные в прибрежье, в скобках — в центре (в поверхностном — в придонном слое воды), “–” — данные отсутствуют.

pH 3–5 – кислые (Тс-1), pH 5.1–6.5 – слабокислые (ВД-2), pH 6.5–7.5 – нейтральные (ЗВ-1, Бал-5, Бал-6, Анд, ВД-1), pH 7.5–8.5 – слабощелочные (ЖП-3, ЗВ-2, ЗВ-3, ЗВ-4, Бал-10), pH 8.5–9.5 – щелочные (ЖП-1, ЖП-2, Бал-4).

Фитопланктон. Выявлено 74 таксона водорослей рангом ниже рода из 7 отделов: Bacillariophyta (24), Chlorophyta (19), Cyanobacteria (14), Chrysophyta (5), Dinophyta (4), Charophyta (4) и Euglenophyta (4). Число видов изменялось от 2 (в очень кислых и кислых водах) до 27 (в слабощелочных). Во второй секции Дарасунского хвостохранилища водоросли не отмечены (рис. 2). Разнообразие водорослей в литоральной зоне было больше (3–15 таксонов), чем в пелагической (3–9). Представители Bacillariophyta (преимущественно бентосные формы) в кислых водоемах присутствовали единично, в нейтральных водоемах преобладали Bacillariophyta, Dinophyta и Cyanobacteria, в слабощелочных и щелочных — Cyanobacteria, Chlorophyta

и Bacillariophyta. В состав доминирующего комплекса входили: цианобактерии *Gloeocapsa crepidinum* (Thuret) Thuret, 1876, *G. turgida* (Kützing) Hollerbach, 1936, *Aphanothece clathrata* West & G.S. West, 1906, *Dolichospermum solitarium* (Klebahn) Wacklin, L. Hoffmann & Komárek, 2009, *Microcystis pulverea* (H.C. Wood) Forti, 1907; диатомовые *Nitzschia acicularis* (Kützing) W. Smith, 1853, *Nitzschia* sp., *Fragilaria crotonensis* Kitton, 1869, *F. radians* (Kützing) D.M. Williams & Round, 1988, *Lindavia comta* (Kützing) T. Nakov & al., 2015, *Diatoma vulgare* Bory, 1824, *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Ehrenberg, 1838 и другие бентосные формы родов *Navicula*, *Gyrosigma*, *Epithemia*, *Achnanthes*; динофитовые — *Apocalathium aciculiferum* (Lemmermann) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado, 2016 и виды рода *Peridinium*; зеленые *Ankyra ancora* f. *issaevi* (Kisselev) Fott, 1974, *Pseudopediastrum boryanum* (Turpin) E. Hegewald, 2005, *Scenedesmus obtusus* Meyen, 1829, *Oocystis marssonii* Lemmermann, 1898. Вид *Fragilaria crotonensis*, виды рода *Peridinium* и хлорококковые водоросли зарегистрированы при pH 6.5–9.4, цианобактерии — при pH 6.5–8.5 (табл. 2).

Общие значения *N* и *B* изменялись в широких пределах: от 1.65 ± 0.92 до 2986.68 ± 2616.47 тыс. кл./л и от 0.33 ± 0.19 до 494.65 ± 178.86 мг/м³, соответственно. Наименьшую плотность водорослей отмечали при pH <3, наибольшую — при pH 8.5–9.4 (рис. 2).

Значения индекса H_n варьировали от 1.09 ± 1.13 до 1.67 ± 0.75 бит, *D* — от 0.68 ± 0.34 до 0.47 ± 0.30 , *e* — от 0.37 ± 0.32 до 0.71 ± 0.24 . Значения индексов видового разнообразия, полученные для фитопланктона Балейского карьера, указывают на сложность структуры, высокое разнообразие и полидоминантность сообщества. Для остальных водоемов отмечены монодоминантные альгоценозы с низким видовым разнообразием (рис. 2).

Зоопланктон. Видовой состав включал 66 таксонов рангом ниже рода (30 видов и подвидов Rotifera, 20 — Cladocera и 16 — Copepoda). Встречались также ювенильные Cyclopoida, видовую принадлежность которых не определяли. Всего в сильнокислых водоемах обнаружено 2 вида организмов, в кислых — 5, в нейтральных — 20 (при варьировании от 2 до 11 видов), в слабощелочных — 51 (от 4 до 22), в щелочных — 29 (от 7 до 17) (рис. 2). В пробах из Дарасунского хвостохранилища представители зоопланктона не обнаружены. Видовой состав зоопланктона в литорали богаче, чем в пелагиали (2–18 и 1–12 видов соответственно). Коловратка *Keratella quadrata* (O.F. Müller, 1786) обнаружена во всем диапазоне pH (2.8–9.4). Виды *Lecane luna* (O.F. Müller, 1776) и *Bosmina*

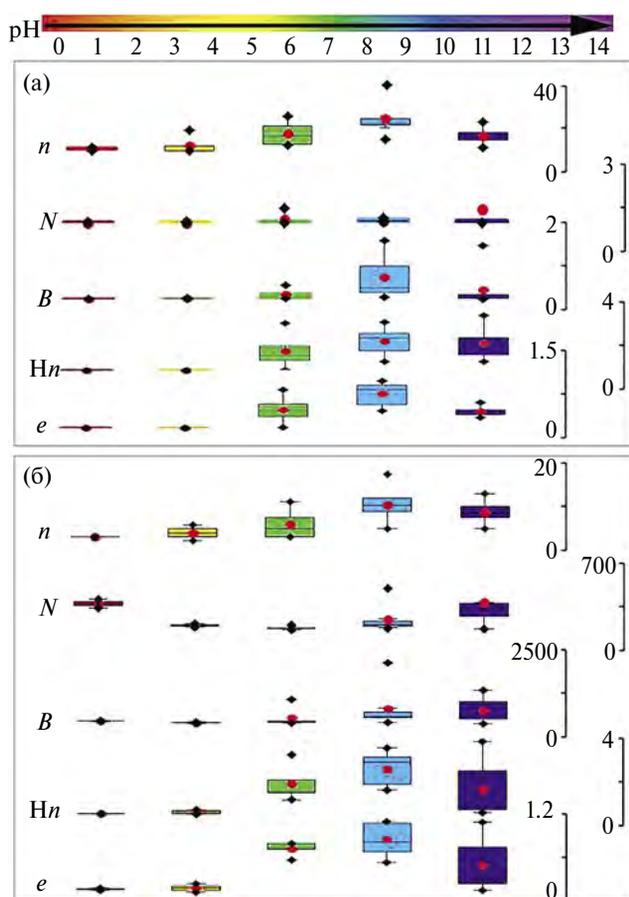


Рис. 2. Диаграмма варибельности индексов разнообразия и структурных показателей фито- (а) и зоопланктона (б) в техногенных водоемах в градиенте pH. *n* — число видов, *N* — численность, *B* — биомасса, H_n — индекс Шеннона–Уивера, *e* — индекс Пиелу.

longirostris (O.F. Müller, 1785) не встречались в очень кислых водах. Виды *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943, *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller, 1776), *Daphnia galeata* Sars, 1864, *Neurodiaptomus incongruens* (Poppe, 1888), *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875, *Microcyclops rubellus* (Lilljeborg, 1901) отсутствовали в очень кислых и кислых водах. *Brachionus sericus* Rousselet, 1907 отмечен только в сильнокислой и кислой среде, Bdelloidea, *Cephalodella* sp., *Polyarthra remata* Skorikov, 1896, *Daphnia magna* Straus, 1820, *Alona quadrangularis* (O.F. Müller, 1776), *Megacyclops viridis* (Jurine, 1920) — в щелочной, *Atheyella nordenskioldii nordenskioldii* (Lilljeborg, 1902) — в нейтральной.

Численность и биомасса зоопланктона варьировали в широких пределах — от 37.20 ± 7.21 тыс. экз./м³ и 42.16 ± 19.21 мг/м³ в кислых водах до 344.42 ± 140.15 тыс. экз./м³ и 602.61 ± 196.56 мг/м³ в щелочных (рис. 2). При крайних значениях pH (2.8–3.3 и 8.4–8.6) в сообществе развивался монодоминантный ротаториоценоз — *Brachionus sericus* (98–100% всей численности) и *Keratella quadrata* (99%), соответственно. Доминирующий комплекс зоопланктона в разных условиях формировали 4–10 таксонов (1–4 в водоеме): *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), *Hexarthra mira* (Hudson, 1871), *Lecane luna*, *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia longispina* s. lat. (O.F. Müller, 1785), *D. curvirostris* Eylmann, 1887, *Coronatella rectangula* (G.O. Sars, 1862), *Flavalona costata* (Sars, 1962), *Acantodiaptomus denticornis* (Wierzejski, 1887), *Neurodiaptomus incongruens*, *Cyclops vicinus*, Cyclopoida, *Atheyella nordenskioldii nordenskioldii*. Основу численности формировал в основном ротаторный комплекс, биомассы — рачковый (табл. 3).

Показатели индексов разнообразия варьировали в широком диапазоне: H_n — от 0.03 ± 0.01 до 2.74 ± 0.28 бит, D_s — от 0.21 ± 0.0 до 0.99 ± 0.0 , e — от 0.04 ± 0.02 до 0.93 ± 0.03 , соответственно. По условному разделению значений индексов водоемы классифицировали от олиго-мезотрофного типа с высоким видовым разнообразием и выравненностью сообщества зоопланктона (водоемы Балецкого месторождения) до характеристик, указывающих на экстремальные экологические условия (водоемы Тасеевского и Жипкошинского месторождений) (рис. 2).

Влияние факторов среды. Анализ главных компонент (РСА) выявил корреляцию между показателями разнообразия и структуры фито- и зоопланктона и численности массовых видов в разных по экологическим условиям водоемах. Выделено

две главные компоненты, определяющие 63.24% вариаций набора данных с собственными значениями >1. Первый фактор (F1: 37.76%) определял гидрохимические показатели. Факторные нагрузки переменных (pH, CO₂, HCO₃⁻) демонстрировали положительную корреляцию с индексами разнообразия фито- и зоопланктона, переменные (Eh, Mg²⁺, Na⁺, TDS) определяли численность коловраток *Brachionus sericus*. Второй фактор (F2: 25.84%) интегрирует информацию о положительной связи физико-химических параметров (H, Cl⁻, F⁻, K⁺, NO₃⁻, NO₂⁻) с числом видов альгофлоры, численностью некоторых водорослей (*Gloeocapsa crepidinum*, *Microcystis pulverea*) и беспозвоночных (*Filinia longiseta* и *Neurodiaptomus incongruens*). Анализ данных показал положительную корреляцию доминирующих видов диатомовых с Si, сине-зеленых — с T, большинства гидробионтов — с P (рис. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Планктонные сообщества обследованных водоемов горнорудной территории характеризуются ограниченным набором видов водорослей (от 1 до 27 таксонов) и беспозвоночных (от 2 до 22) и массовым развитием Bacillariophyta, Chlorophyta, Dinophyta, Cyanobacteria, Rotifera и ювенильных Cyclopoida, что считается отличительной особенностью карьерных озер (Wollmann et al., 2000; Derham, 2004; Tavernini et al., 2009; Романов и др., 2011; Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2016; Marszelewski et al., 2017; Goździejewska et al., 2021; Mondal et al., 2022). Экосистемы этих водоемов относятся к “молодым” и уязвимым с упрощенными и формирующимися экологическими связями (Derham, 2004; Nixdorf et al., 2005; Soni et al., 2014; Blanchette, Lund, 2016). Бедность фито- и зоопланктона обусловлена низким содержанием биогенов (Gammons et al., 2009), ограниченностью водосбора, крутизной берегов, отсутствием мелководий (Blanchette, Lund, 2016), что сдерживает развитие макрофитов как среды обитания для гидробионтов (Scheffer, 1999).

Наши результаты по влиянию факторов среды на развитие гидробионтов подтверждаются аналогичными исследованиями других авторов (El-Bassat, Taylor, 2007; Moser, Weisse, 2011; Ferrari et al., 2015; Pocięcha et al., 2018; Снитко, Снитко, 2019; Vucic et al., 2019; Mondal et al., 2021, 2022), показавшими, что состав и структура планктонных биоценозов в техногенных водоемах определяются совокупностью комплекса абиотических параметров. Происхождение, возраст и текущее использование водоемов также относятся к ключевым факторам, которые обеспечивают направление и темп биологической сукцессии антропогенной экосистемы, и влияют на разнообразие гидробионтов (Tavernini et al., 2009; Goździejewska et al., 2021).

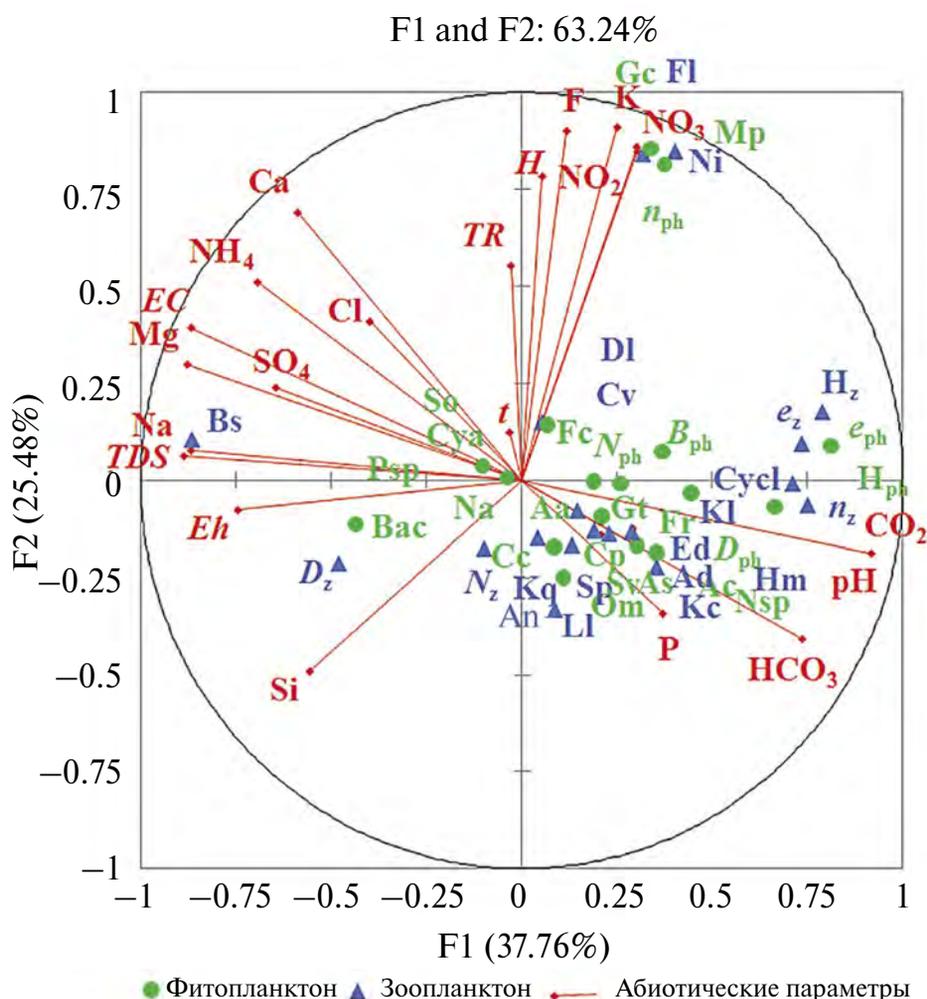


Рис. 3. Распределение физико-химических показателей вод и основных характеристик и массовых таксонов фито- и зоопланктона в пространстве двух компонент. рН — фитопланктон, z — зоопланктон, n — число видов/таксонов, N — численность, B — биомасса, H — индекс Шеннона–Уивера, D — индекс Симпсона, e — индекс Пиелу, H — глубина, TR — прозрачность, T — температура воды, рН — водородный показатель, Eh — окислительно-восстановительный потенциал. Фитопланктон: Aa — *Ankyra ancora*, Ac — *Aphanothece clathrata*, As — *Anabaena* sp., Bac — Bacillariophyta, Cya — Cyanobacteria, Ds — *Dolichospermum solitarium*, Fc — *Fragilaria crotonensis*, Fr — *Fragilaria radians*, Gc — *Gloeocapsa crepidinum*, Gt — *Gloeocapsa turgida*, Mp — *Microcystis pulvereae*, Na — *Nitzschia acicularis*, Nsp — *Nitzschia* sp., Om — *Oocystis marssonii*, Psp — *Peridinium* sp., So — *Scenedesmus obtusius*; зоопланктон: Ad — *Acantodiptomus denticornis*, An — *Attheyella nordenskioldii*, Bs — *Brachionus sericus*, Cv — *Cyclops vicinus*, Cycl — Cyclopoida, Dc — *Daphnia curvirostris*, Dl — *D. longispina*, Ed — *Euchlanis dilatata*, Fl — *Filinia longiseta*, Hm — *Hexarthra mira*, Kc — *Keratella cochlearis*, Kl — *Kellicottia longispina*, Kq — *Keratella quadrata*, Ll — *Lecane luna*, Ni — *Neurodiaptomus incongruens*, Sp — *Synchaeta pectinata*, Sv — *Simocephalus vetulus*.

В водоемах техногенного происхождения активная реакция среды служит наиболее важным фактором, поскольку от рН зависит подвижность металлов и металлоидов (Soni et al., 2014; Снитько, Снитько, 2019), доступность биогенных элементов для первичных продуцентов (Nixdorf et al., 2003) и, соответственно, состав планктона (Wollmann et al., 2000; Marszelewski et al., 2017). Большинство гидробионтов имеет относительно узкий диапазон толерантности к показателю рН,

оптимум которого расположен в пределах от слабокислой до слабощелочной реакции среды (Иванова, Казанцева, 2006). Предыдущими исследованиями (Deneke, 2000; Kalin et al., 2001; Nixdorf et al., 2001; Derham, 2004; Tavernini et al., 2009; Weithoff et al., 2010; Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2018) показано, что при очень кислых условиях в планктоне развиваются фитофлагелляты (*Ochromonas*, *Chlamydomonas*), Rotifera (*Cephalodella hoodi* (Gosse, 1886), *Elosa worallii* Lord, 1891, *Brachionus sericus*,

Bdelloidea) и мелкие Cladocera (*Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1785)), в кислых — *Peridinium*, Cryptophyta, кокковые формы Chlorophyta, мелкие Cyclopoidea и Calanoida, Rotifera, в слабнокислых — Cryptophyta, Chlorophyta, Bacillariophyta, Rotifera (*Kellicottia*, *Keratella*, *Polyarthra*), крупные Crustacea. В нейтральных и слабощелочных водах разнообразие фито- и зоопланктона увеличивается. Наши данные дополняют этот ряд, показывая, что в водоемах при pH >8.5 разнообразие харовых, динофитовых и эвгленовых водорослей и ракообразных снижается и усиливается роль коловраток и зеленых водорослей.

Основу фитопланктона в обследованных водоемах формируют Bacillariophyta, Dinophyta, Chlorophyta и Cyanobacteria. Диатомеи наиболее устойчивы к подкисленным водам (Thomas, John, 2006; Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2018). Представители зеленых и хризофитовых водорослей характеризуются широкой экологической валентностью (Nixdorf et al., 2001) и предпочитают мезотрофные водоемы с повышенной щелочностью (Tavernini et al., 2009). Виды рода *Peridinium*, как представители флагаелл, по данным ряда авторов (Gammons et al., 2009; Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2018), относятся к “пионерам” молодых и подкисленных карьерных озер. Цианобактерии активно развиваются в богатых органикой водоемах (Hindák, Hindáková, 2003; El-Bassat, Taylor, 2007).

В зоопланктоне из коловраток доминируют преимущественно представители *Keratella* и *Brachionus*. *Keratella quadrata* — широко толерантный вид к изменениям ионного состава воды (Калинкина, 2003). Ацидобионт *Brachionus sericus* обитает в сильнокислых водоемах (Deneke, 2000). Коловратки *Euchlanis dilatata*, *Lecana luna*, *Keratella cochlearis* и другие виды *Brachionus* предпочитают эвтрофные и загрязненные воды (El-Bassat, Taylor, 2007; Ejsmont-Karabin, 2012; Mondal et al., 2022); *Hexarthra* и *Polyarthra* — мезотрофные воды с широкой вариабельностью физико-химических показателей среды (Pereira et al., 2002). Среди Cladocera преобладают виды-убиквисты *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus*, обладающие повышенной устойчивостью к воздействию шахтных вод (Leppänen, 2018), *Ch. sphaericus* — эврионный вид и может достигать высокой плотности в кислых водах (Deneke, 2000). Представители рода *Bosmina* адаптированы к водам различного химического состава и хорошо переносят загрязнение (Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2018). Однако в наших водоемах этих и других ветвистоусых (кроме *Daphnia*) отмечали спорадически и редко. Низкую плотность или отсутствие Cladocera связывают либо с прессом хищников (рыб) (Hobaek et al., 2002), либо с “цветением” водорослей (Nakanson, Boulion, 2003; El-Bassat, Taylor, 2007). Однако в обследованных водоемах доминируют рыбы-бентофаги (карась, гольяны) (Горлачева,

2014), и массового развития водорослей не наблюдали. Заметный вклад в численность (5–22%) и биомассу (21–62%) зоопланктона вносили виды рода *Daphnia* (*D. magna* в ЖП-1, ЖП-2, *D. curvirostris* Acanthodiptomus в ЖП-3, *D. galeata* в ЗВ-4, Бал-4, Бал-5, *D. cucullata* Sars, 1862 в ЗВ-4, *D. longispina* в ЗВ-2), предпочитающие нейтральную и/или щелочную среду обитания (Коровчинский и др., 2021).

Низкое видовое разнообразие планктонных сообществ ($H_n \leq 1$) при низких значениях pH отмечено в карьерных озерах Австралии (Derham, 2004; Moser, Weisse, 2011), Бразилии (Ferrari et al., 2015), Польши (Pociecha et al., 2018), Индии (Mondal et al., 2021). Разнообразные и полидоминантные планктоценозы со структурирующими таксонами из Cyanobacteria, Bacillariophyta, Chlorophyta, Cyclopoidea, Cladocera характерны для эвтрофных водоемов с pH 6.8–8.5 (El-Bassat, Taylor, 2007; Sienkiewicz, Gąsiorowski, 2015; Goździeewska et al., 2021).

Для карьерных озер рудных месторождений Юго-Восточного Забайкалья (Шерловогорского олово-полиметаллического, Спокойнинского вольфрамового, Жипкошинского сурьмяного, Малокулундинского и Орловского редкометалльных), отличительная особенность которых — широкий диапазон значений pH среды, установлено, что уровень развития водорослей и беспозвоночных планктона зависит от гидрохимических факторов (общая минерализация вод, микро- и макрокомпонентный состав, органическое вещество и pH). Так, видовое богатство водорослей в неагрессивных и нейтрально-слабощелочных водах (pH 7–8.8) значительно выше, чем в водоемах с низким значением pH. В кислых и слабнокислых условиях (pH 3–6) водоросли и беспозвоночные не встречались. В слабощелочных водоемах (pH 7.5–7.8) Шерловогорского и Орловского горно-обогатительных комбинатов видовое богатство гидробионтов выше по сравнению с другими обследованными водоемами (Афониная и др., 2022).

Снижение и/или прекращение техногенной нагрузки на водоем приводит к формированию более разнообразной альгофлоры (в основном за счет криптофитовых, динофитовых, эвгленовых) вследствие накопления доступных для миксотрофных организмов органических веществ (Кривина, Тарасова, 2018). По мере увеличения возраста озер доминирование переходит к рачковому комплексу (представителям рода *Daphnia*, науплиям и копеподитам Cyclopoidea) (Gołdyn et al., 2006). Более “старые” водоемы характеризуются устойчивой экосистемой, в которой развиваются сообщества с высоким видовым разнообразием (Soni et al., 2014; Marszelewski et al., 2017; Mondal et al., 2022). Так, планктонные сообщества более

“старых” водоемов Балейского месторождения (Бал-4, Бал-6, Бал-10) характеризовались бóльшим биоразнообразием по сравнению с другими.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав альгофлоры исследованных техногенных водоемов слагался из 74 таксонов водорослей, планктофауны — из 66. Фито- и зоопланктон характеризовались широкой вариацией показателей разнообразия и структуры. Планктоценозы наиболее разнообразны в слабощелочных водоемах, обильны — в щелочных. Изменения основных структурообразующих таксонов в градиенте pH в фитопланктоне происходят следующим образом: Bacillariophyta (*Nitzschia* sp.) — Bacillariophyta — Bacillariophyta (*Flagilaria crotonensis*) и Cyanobacteria (*Groecapsa crepidinum*) — Bacillariophyta и Cyanobacteria (*Anabaena*). Состав зоопланктона в этих же условиях изменяется следующим образом: Rotifera (*Brachionus sericus*) — Rotifera (*Keratella quadrata*) и Cyclopoida — Rotifera (*K. quadrata*, *Euchlanis dilatata*) и Crustacea (*Daphnia*, Cyclopoida, Calanoida) — Rotifera (*K. quadrata*). Структурные характеристики фито- и зоопланктона зависят от химического состава воды (pH, окислительно-восстановительный потенциал и концентрации основных катионов (Mg^{2+} , Na^+ , K^+), анионов (HCO_3^- , Cl^-) и биогенных элементов (NO_3^- , NO_2^- , P)), а также физических параметров водоемов (глубины и температуры воды). Таким образом, в Забайкальском крае в аквальных системах техногенного происхождения активная реакция среды служит наиболее важным фактором. Для водоемов подобного типа характерна смена разнообразия гидробионтов в градиенте pH, поскольку большинство организмов имеет оптимум pH в пределах от слабокислой — слабощелочной реакции среды. Снижение и/или прекращение техногенной нагрузки на карьерные озера приводит к формированию устойчивых экосистем с более разнообразной флорой и фауной.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников Института природных ресурсов, экологии и криологии СО РАН за помощь в сборе планктонных проб. Выражаем благодарность Е. Б. Фефиловой (Институт биологии Коми НЦ УрО РАН) в определении вида Naupacticoida.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гранта РФФИ № 22-17-00035 “Экология и эволюция водных экосистем в условиях климатических флуктуаций и техногенной нагрузки”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова В.А. 2018. Гидрохимия карьерных вод Завитинского месторождения редких металлов (Забайкальский край) // Аспирант. Т. 12. № 2. С. 3.
- Афоница Е.Ю., Ташлыкова Н.А., Замана Л.В. и др. 2022. Гидрохимия и гидробиология техногенных водоемов горнопромышленных территорий Юго-Восточного Забайкалья // Аридные экосистемы. Т. 28. № 4(93). С. 189.
- Балушкина Е.Б., Винберг Г.Г. 1979. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169.
- Гораш Ю.Ю. 2004. Развитие золотодобычи на Дарасунском руднике // Горн. инф.-аналит. бюлл. № 11. С. 154.
- Горлачева Е.П. 2014. Питание и трофические взаимоотношения рыб в реке Унда (Забайкальский край) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Изд-во ФНЦ Биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН. Вып. 6. С. 159.
- Замана Л.В., Усманов М.Т. 2009. Эколого-гидрогеохимическая характеристика водных объектов золотопромышленных разработок Балейско-Тасеевского рудного поля (Восточное Забайкалье) // Изв. Сиб. отд. Секции наук о Земле РАЕН. № 1(34). С. 106.
- Иванова М.Б., Казанцева Т.И. 2006. Влияние активной реакции и общей минерализации воды на видовое разнообразие пелагического зоопланктона в озерах (статистический анализ) // Экология. № 4. С. 294.
- Калинкина Н.М. 2003. Экологические факторы формирования толерантности планктонных ракообразных к минеральному загрязнению (на примере водоемов северной Карелии): Автореф. дис.... докт. биол. наук. Петрозаводск. 47 с.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Л.: Наука.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. М.: Тов-во науч. изд. КМК. Е. П.
- Кривина Е.С., Тарасова Н.Г. 2018. Особенности таксономической структуры техногенного водоема в период угасания // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 20. № 2. С. 20.
- Романов Р.Е., Ермолаева Н.Е., Бортникова С.Б. 2011. Оценка влияния тяжелых металлов на планктон в техногенном водоеме // Химия в интересах устойчивого развития. Т. 19. № 3. С. 350.
- Садчиков А.П. 2003. Методы изучения пресноводного фитопланктона. М.: Изд-во Университет и школа.
- Снитко Л.В., Снитко В.П. 2019. Таксономическая структура и экология фитопланктона малых лесных озер в зоне техногенеза сульфидного месторождения (Южный Урал) // Биология внутр. вод. № 4—1. С. 25.
<https://dx.doi.org/10.1134/S032096521904034X1>.

- Суховило Н.Ю., Романчук А.И. 2018. Термодинамические и гидрохимические особенности малых озер и меловых карьерных водоемов Беларуси и Польши // Актуальные вопросы наук о земле в концепции устойчивого развития Беларуси и сопредельных государств: Сб. ст. IV Межд. науч.-практ. конф. Гомель: Гомельский гос. ун-т. Ч. 1. С. 42.
- Ташлыкова Н.А., Афонина Е.Ю., Замана Л.В. и др. 2023. Техногенные водоемы (Забайкальский край): экологические особенности // Успехи совр. естествознания. № 8. С. 66.
<https://dx.doi.org/10.17513/use.38090>
- Удачин В.Н., Аминов П.Г., Лонцакова Г.Ф., Дерягин В.В. 2009. Распределение физико-химических параметров в карьерных озерах Блявинского и Яман-Касинского колчеданных месторождений (Южный Урал) // Вестник ОГУ. № 5. С. 167.
- Хомич С.А. 1986. Карьерные водоемы как лимнические системы // Вестн. Белорус. гос. ун-та. Сер. 2. География. № 1. С. 73.
- Юркевич Н.В. 2009. Геохимия вод и осадков техногенных карьерных озер Салаирского рудного поля: Автореф. дис.... канд. геол.-мин. наук. Новосибирск. 21 с.
- Blanchette M.L., Lund M.A. 2016. Pit lakes are a global legacy of mining: an integrated approach to achieving sustainable ecosystems and value for communities // Current Opinion in EnV. Sustain. V. 23. P. 28.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.cosust.2016.11.012>
- Blanchette M.L., Lund M.A. 2020. Foreword to the special issue on pit lakes: the current state of pit lake science // Mine Water Environ. V. 39. P. 425. <https://doi.org/10.1007/s10230-020-00706-6>
- Castro J.M., Moore J.N. 2000. Pit lakes: their characteristics and the potential for their remediation // Environ. Geol. V. 39(11). P. 1254.
- Deneke R. 2000. Review of rotifers and crustaceans in highly acidic environments of pH values ≤ 3 // Hydrobiologia. V. 433. P. 167.
- Derham T. 2004. Biological communities and water quality in acidic mine lakes. http://www.sese.uwa.edu.au/_data/assets/pdf_file/0011/1637354/Derham_2004.pdf (дата обращения 21.12.2022).
- Ejsmont-Karabin J. 2012. The usefulness of zooplankton as lake ecosystem indicators: Rotifer trophic state index // Pol. J. Ecol. V. 60. P. 339–350.
- El-Bassat R.A., Taylor W.D. 2007. The zooplankton community of Lake Abo Zaabal, a newly-formed mining lake in Cairo, Egypt // Afr. J. Aquat. Sci. V. 32(2). P. 1.
- Ferrari C.R., de Azevedo H., Wisniewski M.J.S. et al. 2015. An overview of an acidic uranium mine pit lake (Caldas, Brazil): Composition of the zooplankton community and limnochemical aspects // Mine Water Environ. V. 34. P. 343.
<https://dx.doi.org/10.1007/s10230-015-0333-9>
- Filippova K.A., Deryagin V.V. 2005. Chemical hydrology of mine pit lakes of the Bakala geotechnic system (Southern Urals) // Water Res. V. 32(4). P. 427.
- Gammons C.H., Harris L.N., Castro J.M. et al. 2009. Creating lakes from open pit mines: processes and considerations — with emphasis on northern environments // Canad. Techn. Report Fish. Aquat. Sci. V. 2826.
- Gołdyn R., Wasielewska E.S., Madura K.K. et al. 2006. Functioning of the gravel pit lake in Owińska (West Poland) in the years 2001–2005 // Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyr. V. 3. P. 45.
- Goździejewska A.M., Koszałka J., Tandyrak R. et al. 2021. Functional responses of zooplankton communities to depth, trophic status, and ion content in mine pit lakes // Hydrobiologia. V. 848. P. 2699.
<https://doi.org/10.1007/s10750-021-04590-1>
- Hakanson L., Boulion V. 2003. Modelling production and biomasses of herbivorous and predatory zooplankton in lakes // Ecol. Modell. V. 161. P. 1.
- Hindák F., Hindáková A. 2003. Diversity of cyanobacteria and algae of urban gravel pit lakes in Bratislava, Slovakia: A survey // Hydrobiologia. V. 506. P. 155.
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008631.82041.c7>
- Hobaek M., Manca M., Andersen T. 2002. Factors influencing species richness in lacustrine zooplankton // Acta Oecol. V. 23. P. 155.
- Kalin M., Cao C., Smith M.P., Olaveson M.M. 2001. Development of the phytoplankton community in a pit-lake in relation to water quality changes // Water Res. V. 35(13). P. 3215.
- Leppänen J.J. 2018. An overview of Cladoceran studies conducted in mine water impacted lakes // Int. Aquat. Res. V. 10. P. 207.
<https://doi.org/10.1007/s40071-018-0204-7>
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Marszelewski W., Dembowska E.A., Napiórkowski P., Solańczyk A. 2017. Understanding abiotic and biotic conditions in post-mining pit lakes for efficient management: a case study (Poland) // Mine Water Environ. V. 36. P. 418.
<http://dx.doi.org/10.1007/s10230-017-0434-8>
- Mondal S., Palit D., Hazra N. 2021. Rotifer diversity in coal mine generated pit lakes of Raniganj Coal Field Area, West Bengal, India // LimnoFish. V. 7(2). P. 115.
<https://dx.doi.org/10.17216/LimnoFish.777321>
- Mondal S., Palit D., Hazra N. 2022. Study on composition and spatiotemporal variation of zooplankton community in coal mine generated pit lakes, West Bengal, India // Tropical Ecol. <https://doi.org/10.1007/s42965-022-00274-6>
- Moser M., Weisse T. 2011. The most acidified Austrian lake in comparison to a neutralized mining lake // Limnologia. V. 41. P. 303.
- Nixdorf B., Fyson A., Krumbeck H. 2001. Review: plant life in extremely acidic waters // Environ. Experim. Botany. V. 46. P. 203.
- Nixdorf B., Lessmann D., Deneke R. 2005. Mining lakes in a disturbed landscape: Application of the EC Water Framework Directive and future management strategies // Ecol. Engin. V. 24. P. 67.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2004.12.008>

- Nixdorf B., Lessmann D., Steinberg C.E.W.* 2003. The importance of chemical buffering for pelagic and benthic colonization in acidic waters // *Water, Air and Soil Pollut.* V. 3. P. 27.
- Pereira R., Soares A., Ribeiro R., Calves F.* 2002. Assessing the trophic state of Linhos Lake: a first step towards ecological rehabilitation // *Environ. Manag.* V. 64. P. 285–297. <https://doi.org/10.1006/jema.2001.0521>
- Pociecha A., Bielańska-Grajner I., Szarek-Gwiazda E.E. et al.* 2018. Rotifer diversity in the acidic pyrite mine pit lakes in the Sudety Mountains (Poland) // *Mine Water Environ.* V. 37. P. 518. <https://doi.org/10.1007/s10230-017-0492-y>
- Ruttner-Kolisko A.* 1977. Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* Bd 8. S. 71.
- Seelen L.M.S., Teurlinx S., Bruinsma J. et al.* 2021. The value of novel ecosystems: Disclosing the ecological quality of quarry lakes // *Sci. Total Environ.* V. 769. P. 144294. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144294>
- Scheffer M.* 1999. The effect of aquatic vegetation on turbidity; how important are the filter feeders? // *Hydrobiologia.* V. 408(409). P. 307.
- Sienkiewicz E., Gąsiorowski M.* 2016. The evolution of a mining lake — From acidity to natural neutralization // *Sci. Total Environ.* V. 557–558. P. 343–354. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.088>
- Sienkiewicz E., Gąsiorowski M.* 2018. The influence of acid mine drainage on the phyto- and zooplankton communities in a clay pit lake in the Łuk Mużakowa Geopark (Western Poland) // *Fundam. Appl. Limnol.* V. 191/2. P. 143. <https://doi.org/10.1127/fal/2018/1079>
- Soni A.K., Mishra B., Singh S.* 2014. Pit lakes as an end use of mining: A review // *J. Mining Environ.* V. 5(2). P. 99.
- Tavernini S., Nizzoli D., Rossetti G., Viaroli P.* 2009. Trophic state and seasonal dynamics of phytoplankton communities in two sand-pit lakes at different successional stages // *J. Limnol.* V. 68(2). P. 217. <https://doi.org/10.3274/JL09-68-2-06>
- Thomas E.J., John J.* 2006. Diatoms and macroinvertebrates as biomonitors of mine-lakes in Collie, Western Australia // *J. Royal Soc. West. Austr.* V. 89. P. 109.
- Weithoff G., Moser M., Kamjunke N. et al.* 2010. Lake morphometry and wind exposure may shape the plankton community structure in acidic mining lakes // *Limnologia.* V. 40. P. 161.
- Wołowski K., Uzarowicz Ł., Łukaszek M., Pawlik-Skorońska B.* 2013. Diversity of algal communities in acid mine drainages of different physico-chemical properties // *Nova Hedwigia.* V. 97. № 1–2. P. 117. <http://dx.doi.org/10.1127/0029-5035/2013/0105>
- Wollmann K., Deneke R., Nixdorf B., Packroff G.* 2000. Dynamics of planktonic food webs in three mining lakes across a pH gradient (pH 2–4) // *Hydrobiologia.* V. 433. P. 3.
- Vucic J.M., Rachel S., Gray D.K. et al.* 2019. Young gravel-pit lakes along Canada's Dempster Highway: How do they compare with natural lakes? // *Arct. Antarct. Alp. Res.* V. 51(1). P. 25. <https://dx.doi.org/10.1080/15230430.2019.1565854>

Planktonic Communities in Reservoirs of the Ore Deposits along the pH Gradient (Zabaykalsky Krai)

E. Yu. Afonina^{1,*}, N. A. Tashlykova¹

¹*Institute of Natural Resources, Ecology and Cryology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Chita, Russia*
*e-mail: kataf@mail.ru

The results of summer studies of phyto- and zooplankton in aquatic systems of the technogenic origin are presented. There are low species richness and a significant range of the quantitative indicators of aquatic organisms. The change of the main structure-forming taxa in the pH gradient is shown. Environmental factors that determine the composition and structure of plankton communities have been identified.

Keywords: pit lake, tailing pond, environmental factors, phytoplankton, zooplankton

УДК 582.251

НОВЫЙ ВИД *Mallomonas limbata* sp. nov. (Synurales, Chrysophyceae) ИЗ ВОДОЕМОВ ВЬЕТНАМА

© 2024 г. Т. В. Сафронова^{a,*}, Е. С. Гусев^b, Нгуен Тхи Лан^c

^aБотанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук,
Санкт-Петербург, Россия

^bИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук,
Москва, Россия

^cПриморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического
научно-исследовательского и технологического центра, Нячанг, Вьетнам

* e-mail: safronova.tania@mail.ru

Поступила в редакцию 13.07.2023 г.

После доработки 26.07.2023 г.

Принята к публикации 29.08.2023 г.

Приведено описание нового для науки вида *Mallomonas limbata* sp. nov. Чешуйки *M. limbata* были обнаружены в 26 водоемах в 9 провинциях Вьетнама. Таксон описан на основе морфологии кремнеземных чешуек, изученных с использованием трансмиссионного электронного микроскопа (ТЭМ) и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Вид относится к секции *Planae* и имеет сходную морфологию с видами из комплекса *Mallomonas matvienkoeae*. Новый вид характеризуется яйцевидной формой чешуек, суженных в дистальной части, развитым вторичным кремнеземным слоем, занимающим до 4/5 поверхности чешуйки, ретикуляцией с округлыми ячейками и многочисленными папиллами на поверхности. Приведены данные о распространении и условиях обитания нового вида.

Ключевые слова: Synurales, *Mallomonas*, новый вид, морфологическое строение, СЭМ, ТЭМ, Вьетнам

DOI: 10.31857/S0320965224010068 **EDN:** zaidas

Золотистые водоросли — широко распространенная группа водорослей, включающая ~1200 описанных видов (Kristiansen, Škaloud, 2017). Среди золотистых водорослей преобладают монады, неподвижные формы встречаются реже. Отмечены одноклеточные и колониальные формы. Клетки большинства хризифитовых покрыты уплотненным слоем цитоплазмы или перипластом, однако многие виды имеют экстрацеллюлярные структуры. Клетки водорослей порядка Synurales покрыты кремнеземными чешуйками, часто снабженными щетинками, отростками и гребнями. Чешуйки играют роль опорных элементов, поддерживают форму клетки и защищают ее от воздействий внешней среды. Чешуйки обычно плотно расположены и образуют панцирь. Форма и расположение кремнеземных чешуек видоспецифичны и имеют диагности-

ческое значение (Kristiansen, 2005; Skaloud et al., 2013).

К роду *Mallomonas* Perty (1852: 170), включающему >200 таксонов, относятся одноклеточные планктонные организмы (Siver, 1991). Виды этого рода широко распространены в различных пресноводных местообитаниях от полярных регионов до тропиков (Kristiansen 2001, 2002; Kristiansen, Preisig, 2007), многие виды относятся к эндемикам (Kristiansen, Lind, 2005; Kristiansen 2008). Согласно последним филогенетическим исследованиям (Siver et al., 2015; Čertnerová et al., 2019), род *Mallomonas* делится на две основные линии, характеризующиеся наличием или отсутствием V-образного ребра в орнаментации чешуйки. Виды без V-ребра сгруппированы в секцию *Planae* Momeu et Péterfi (Momeu, Péterfi, 1979), имеют более простую орнаментацию чешуек, и, как следствие, меньше потенциальных диагностических признаков для разграничения видов. Недавно проведенные молекулярно-генетические исследования комплекса видов *M. matvienkoeae* (Jo et al., 2011, 2013) выявили, что разнообразие видов в этой группе

Сокращения: СЭМ — сканирующая электронная микроскопия (SEM — scanning electron microscopy), ТЭМ — трансмиссионная электронная микроскопия (TEM — transmission electron microscopy).

велико. По результатам исследований авторы описали несколько новых видов рода *Mallomonas* этого комплекса. Для разграничения таксонов они использовали следующие признаки: перфорация базальной пластинки чешуйки, строение вторичного кремнеземного слоя, орнаментация, образованная папиллами, и строение щетинок. Молекулярно-генетические данные подтвердили важность этих структур для разграничения таксонов на уровне вида (Jo et al., 2013). Позднее из тропических местообитаний были описаны еще три вида из комплекса *M. matvienkoae* (Гусев, 2015; Gusev et al., 2019, 2021). Недавние подробные исследования чешуйчатых хризифитовых в различных районах Вьетнама выя-

вили богатую флору рода *Mallomonas* (Doan et al., 2021; Gusev et al., 2022a, 2023). В частности, были обнаружены некоторые ранее неизвестные таксоны из секции *Planae* (Gusev, Nguyen, 2011; Gusev, 2013; Gusev et al., 2017, 2019, 2020, 2021, 2022b; Gusev, Martynenko, 2022). Изучение новых регионов Вьетнама позволило выделить еще один новый вид из этой секции, который описан в данной работе.

Новый вид обнаружен в девяти провинциях Вьетнама. Пробы для настоящего исследования были отобраны в 26 водоемах (табл. 1, рис. 1).

Два водоема на о-ве Фукуок, водохранилище Куанг Чунг и два пруда для аквакультуры на острове Кон Сон изучены в 2015 г., водохранилище Эа Кноп в провинции Дак Лак — в 2010 г., оз. Бау Ба и болото в провинции Бинь Динь и четыре водоема в провинции Фу Йен — в 2018 г., четыре водоема в провинции Нинь Бинь, три водных объекта в провинции Тхань Хоа, три водоема в провинции Куанг Чи и пять водоемов в провинции Тхья Тхиен Хюэ — в 2019 г. (табл. 1). Более подробные данные о географическом положении и климатических особенностях регионов можно найти в работах (Gusev et al., 2021, 2022b; Gusev, Martynenko, 2022). Сбор проб осуществлен в рамках международной программы “Эколан 3.2” Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

Количественные пробы фитопланктона собирали в поверхностном слое водоемов сачком из мельничного газа с размером ячеек 20 мкм. Пробы фиксировали раствором Люголя. Для изучения водорослей при помощи ТЭМ и СЭМ пробы концентрировали и отмывали в дистиллированной воде. При изучении водорослей на ТЭМ осадок помещали на сетки, покрытые формваровой пленкой (EMS FF200-Cu-50, Electron Microscopy Sciences) и исследовали на микроскопе JEM-1011. Для исследований с помощью СЭМ образцы высушивали на алюминиевых столиках, покрывали золотом в течение 10 мин с помощью устройства для нанесения покрытий JEE-4X (JEOL). Образцы изучали с помощью микроскопа JEOL 6510 LV. Удельную электропроводность, pH и температуру измеряли с помощью прибора Hanna HI 9828 (Hanna Instruments, Inc., США).

В результате исследований водоемов девяти провинций Вьетнама был обнаружен новый для науки вид рода *Mallomonas*. Ниже приведено его формальное описание.

Mallomonas limbata Safronova & Gusev sp. nov. (рис. 2).

Scales ovoid, $4.0\text{--}5.1 \times 2.4\text{--}3.2 \mu\text{m}$, narrowed distally. A posterior rim encircled about one half of the scale perimeter in the posterior part. The anterior part of the scale is surrounded by a narrow hyaline belt on

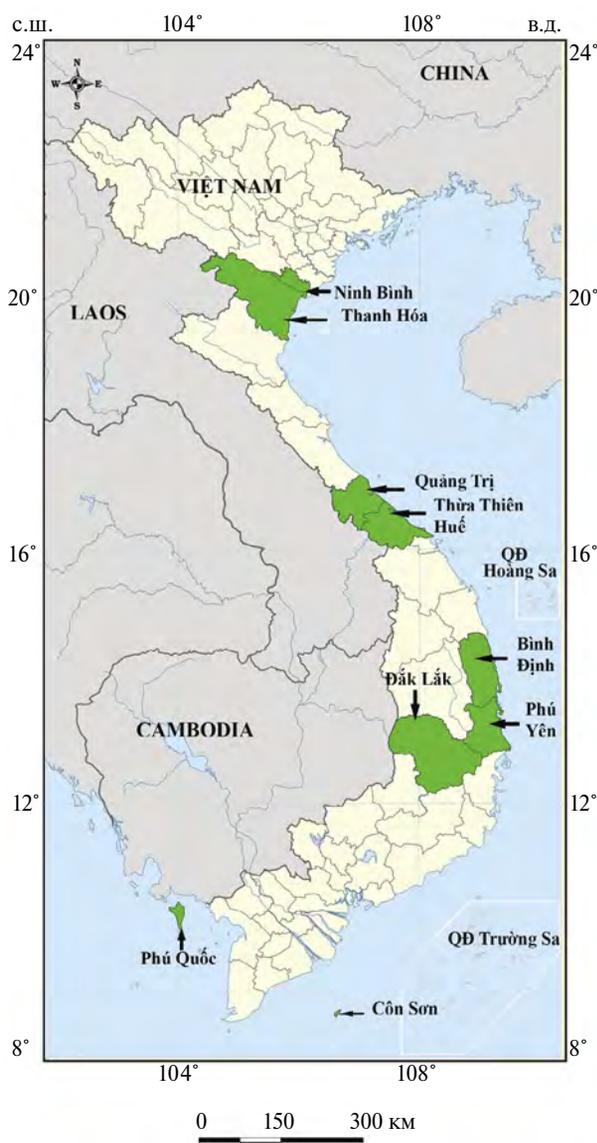


Рис. 1. Карта-схема изученных провинций Вьетнама. Стрелками отмечены исследованные провинции.

Таблица 1. Основные параметры исследованных водных объектов

№ пробы	Водный объект	Координаты		pH	Cond	T	Chl <i>a</i>
		с.ш.	в.д.				
о. Фу Куок							
пров. Кьен Зянг							
1	Пруд 1	10°19.856'	103°51.538'	5.95	117	33	86
2	Пруд 2	10°19.834'	103°51.537'	6.3	186	32	87
о. Кон Шон							
пров. Ба Риа-Вунг Тау							
3	Водохранилище Куанг Чунг	8°41.516'	106°36.364'	—	—	—	—
4	Пруд с аквакультурой 1	8°41.558'	106°36.332'	—	—	—	—
5	Пруд с аквакультурой 2	8°41.550'	106°36.323'	—	—	—	—
пров. Дак Лак							
6	Водохранилище Эа Кноп	12°48.405'	108°31.616'	6.1	119	29	76
пров. Бинь Динь							
7	оз. Бау Ба	14°29.331'	109°01.455'	6.3	91	36	13
8	Болото	13°55.576'	109°04.821'	6.6	382	30	8
пров. Фу Йен							
9	р. Эа Бар	12°59.202'	108°47.064'	6.6	248	32	77
10	Водохранилище б/н	12°56.723'	108°48.693'	6.4	22	35	18
11	Водохранилище Ба Во	13°05.618'	108°58.062'	8.6	293	33	64
12	Болото около Хо Хао Сон	12°53.857'	109°23.069'	6.4	119	30	10
пров. Нинь Бинь							
13	Водоем б/н 1 на рисовом поле, коммуна Гия Ван, район Гия Вьен	20°21.704'	105°52.918'	7.1	333	33	16
14	Водоем б/н 2 на рисовом поле, коммуна Гия Ван, район Гия Вьен	20°21.703'	105°52.910'	7.0	335	34	18
15	Водоем б/н 3 на рисовом поле, коммуна Гия Ван, район Гия Вьен	20°21.705'	105°52.917'	6.9	382	34	27
пров. Тхань Хоа							
16	Водоем б/н 1, болотистая местность у небольшой реки, коммуна Куанг Йен, район Куанг Сюонг	19°44.108'	105°44.496'	7.0	263	31	18
17	Водоем б/н 2, коммуна Куанг Йен, район Куанг Сюонг	19°44.173'	105°44.489'	7.4	360	37	111
18	р. Хоанг Зианг	19°43.337'	105°42.762'	7.0	154	31	12
пров. Куанг Чи							
19	р. Бан Хай	17°02.876'	106°56.949'	7.2	62	33	23
20	Озеро б/н в городе Хай Ланг	16°41.949'	107°14.928'	7.2	67	35	49
21	Пруд рядом с г. Хай Ланг	16°41.939'	107°14.921'	6.6	76	35	78
пров. Тхья Тхьен Хюэ							
22	Пруд 1, около оз. Бау Сен	16°34.177'	107°26.608'	5.5	33	30	52
23	Пруд 2 около оз. Бау Сен	16°34.153'	107°26.659'	5.9	74	31	68
24	Водохранилище б/н 1	16°39.695'	107°21.747'	6.9	36	34	147
25	Водохранилище б/н 2	16°39.776'	107°21.906'	5.3	28	33	173
26	Пруд 3	16°37.401'	107°23.190'	6.0	63	33	160

Примечание. pH – водородный показатель; Cond – удельная электропроводность, мкс/см – 1; T – температура, °C; Chl *a* – хлорофилл *a*, мкг/л, “–” – измерения не проводили, б/н – без названия.

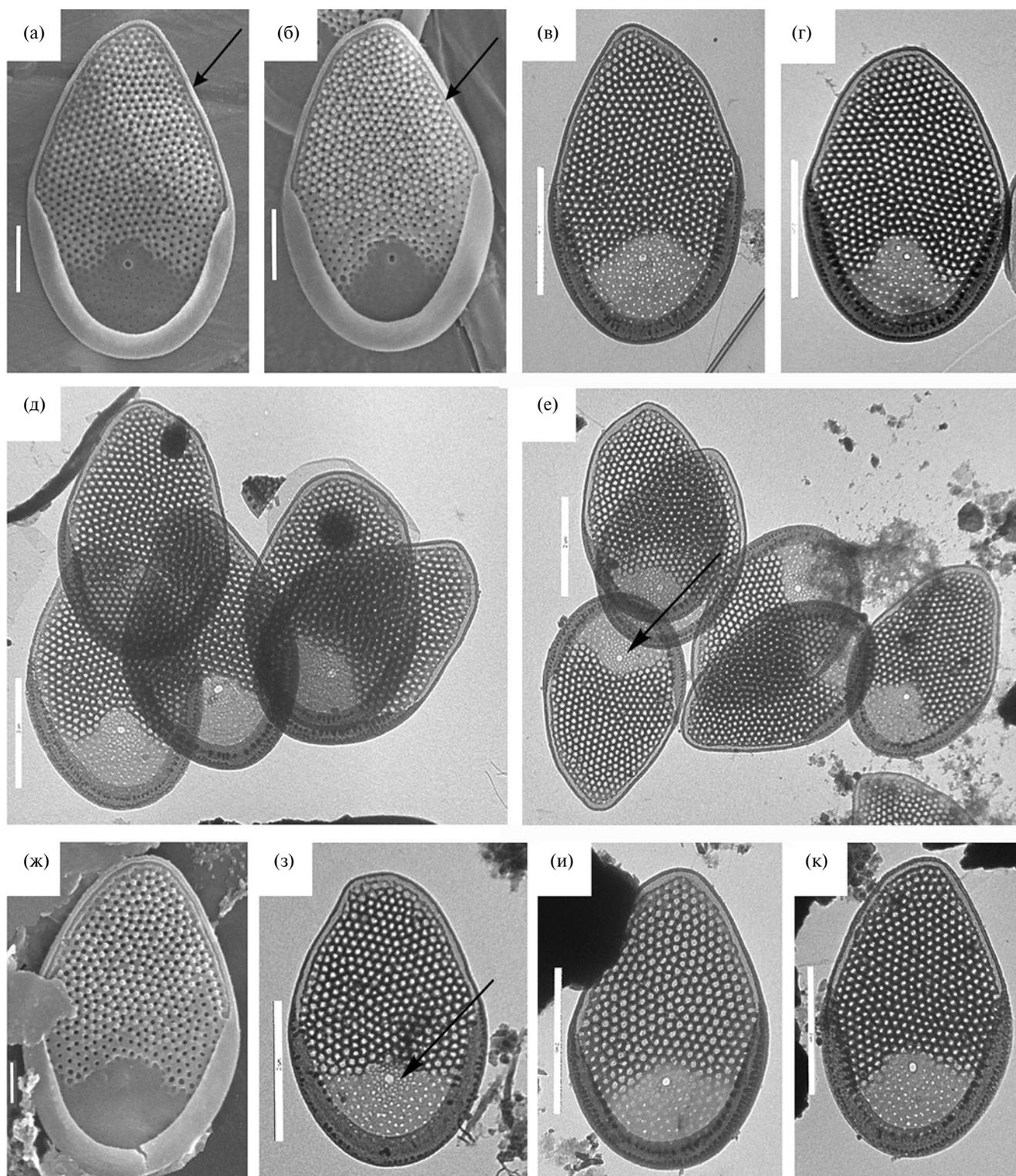


Рис. 2. Изображения чешуек *Mallomonas limbata* sp. nov., иллюстрирующие диагностические признаки, изученные с помощью ТЭМ, СЭМ: а — СЭМ, стрелкой обозначена утолщенная антериальная кромка; б — СЭМ, стрелкой обозначена гиалиновая область вдоль антериальной кромки; в — ТЭМ; г — ТЭМ; д — ТЭМ; е — ТЭМ, стрелкой обозначена центральная пора, окруженная “облаком” мелких пор; ж — СЭМ; з — ТЭМ, стрелкой обозначена центральная пора, окруженная “облаком” мелких пор; и — ТЭМ; к — ТЭМ. Масштабная линейка: а, б — 1 мкм; в-е, з-к — 2 мкм, ж — 0.5 мкм.

the shield along the narrow thickened edge. A thick secondary layer with internal reticulation in form of rounded meshes covers the distal 3/4–4/5 of the scale. This area is covered with papillae that are surround the meshes. One rounded mesh is usually surrounded by 3–4 papillae, rarely 2 or up to 6. One large rimmed pore is situated in the proximal part of the scale lacking the secondary silica layer and is surrounded by a cluster of smaller pores. Evenly spaced small base plate pores cover the whole scale surface, as visible in the TEM. Some or all base plate pores on the proximal part of the scale, which is lacking the secondary layer, are covered with thin silica layer at the surface and do not penetrate the scale, as visible in the SEM.

Cysts and bristles unknown.

H o l o t y p e : Portion of a single gathering of cells on SEM stub No. PQ7 (holotype designated here in Fig. 2a) is deposited at the herbarium of the Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS, Borok (IBIW). Material from unnamed pond in the northwest part of Phú Quốc Island, Kiên Giang Province, Vietnam, collected by E.S. Gusev on the 25th of April, 2015. Рис. 2a is a representative scale from the specimen.

T y p e l o c a l i t y : Pond in the northwest part of Phú Quốc Island, Kiên Giang Province, Vietnam. Latitude/Longitude: 10°19.856' N, 103°51.538' E.

E t y m o l o g y : the species epithet *limbata* means bordered and reflects the presence of a narrow hyaline belt on the shield along the narrow thickened edge.

D i s t r i b u t i o n : In addition to the type locality, this species has been observed in 25 other localities in nine provinces of Vietnam (Табл. 1).

Mallomonas limbata was found at wide ranges of environmental parameters: pH 5.3–8.6 (6.6 ± 0.2), specific conductance 22–382 (167 ± 27) $\mu\text{S}/\text{cm}$, chlorophyll *a* values 8–173 (60 ± 11) $\mu\text{g}/\text{l}$, and temperature 29–37 (33 ± 0.4) °C (Табл. 1).

Новый вид *Mallomonas limbata* sp. nov. относится к секции *Planae*, комплексу видов *M. matvienkoeae*. *Mallomonas limbata* имеет яйцевидные чешуйки 4.0–5.1 мкм длиной и 2.4–3.2 мкм шириной, суженные в дистальной части (рис. 2a–2к). Проксимальный ободок окружает приблизительно половину периметра чешуйки (рис. 2в–2е, 2з–2к (ТЭМ) и рис. 2a, 2б, 2ж (СЭМ)). Дистальную часть базальной пластинки чешуйки (приблизительно от 3/4 до 4/5) покрывает плотный вторичный кремнеземный слой в виде округлых ячеек, образующих сплошную сеть (рис. 2в–2е, рис. 2з–2к (ТЭМ)), и папилл. Папиллы располагаются вокруг ячеек, одну ячейку окружают от двух до шести папилл, чаще три–четыре папиллы (рис. 2a, 2б, 2ж (СЭМ)). Узкая антериаль-

ная кромка чешуек гладкая, утолщенная (рис. 2a, отмечена стрелкой). Вдоль кромки тянется тонкий пояс без вторичного кремнеземного слоя (рис. 2б, отмечено стрелкой). В проксимальной части базальной пластинки без вторичного кремнеземного слоя располагается крупная пора с ободком, окруженная облаком более мелких пор (рис. 2е, 2з, отмечено стрелками). Проксимальная часть чешуйки покрыта порами разного диаметра — мелкими вокруг крупной поры “облаком” и чуть крупнее на остальной площади без вторичного слоя. Эти поры могут быть покрыты тонким слоем кремнезема (тогда их можно считать углублениями с обратной стороны чешуйки, а не порами). В этом случае на изображениях СЭМ этот участок выглядит как ровная пластинка без пор (рис. 2б, 2ж), на изображениях ТЭМ такие “поры” затемнены (рис. 2и).

Чешуйки *Mallomonas limbata* sp. nov. находятся в диапазоне размеров *M. pseudomatvienkoeae* Jo, Shin, Kim, Siver et Andersen (3–5 × 2–3 мкм), с которым этот морфотип сходен по ornamentации вторичного кремнеземного слоя. Однако *M. limbata* четко отличается яйцевидной формой чешуек с более узкой дистальной частью от широкоовальной и обратнойцевидной форм чешуйки у *M. pseudomatvienkoeae* (Jo et al., 2013). Также, для *M. pseudomatvienkoeae* характерна ретикуляция с более крупными и малочисленными ячейками, различными по размеру и нерегулярно рассеянными на центральном поле, у *M. limbata* ретикуляция с округлыми ячейками сходных размеров, более–менее равномерно расположенными на центральном поле. Центральное поле *M. limbata* покрыто многочисленными папиллами, у *M. pseudomatvienkoeae* они отсутствуют. Еще одно отличие *M. limbata* от *M. pseudomatvienkoeae* заключается в строении проксимальной части чешуек в области, где расположена окаймленная пора. У *M. limbata* окаймленная пора окружена “облаком” мелких пор, на остальной части присутствуют более крупные поры, видимые в том числе и на СЭМ, хотя в ряде случаев эта область покрыта тонким кремнеземным слоем, закрывающим большую часть пор. У *M. pseudomatvienkoeae*, согласно описанию и изображениям типового экземпляра, эта область чешуйки не содержит пор (Jo et al., 2013). Следует отметить, что изображения ТЭМ отсутствуют при первоописании *M. pseudomatvienkoeae*. Однако сравнение, основанное на структурах, изученных только с помощью СЭМ, позволяет четко различить эти два вида по указанным выше признакам.

По морфологическому строению чешуек у *M. limbata* имеется ряд сходных признаков

с *M. paragrandsis* Gusev, *M. sorohexareticulata* Jo, Shin, Kim, Siver et Andersen, *M. hexareticulata*. Jo, Shin, Kim, Siver et Andersen. Новый вид и перечисленные таксоны отличаются от остальных таксонов группы *M. matvienkoeae* овальной, овально-яйцевидной или яйцевидной формой чешуек с широкой проксимальной и зауженной дистальной частью. Проксимальная часть чешуек этих видов ограничена ободком и не имеет вторичного кремнеземного слоя, дистальная часть чешуек всех перечисленных таксонов покрыта вторичным кремнеземным слоем. Поры, расположенные на базальной пластинке, присутствуют у всех этих видов, однако размер пор, их форма и количество специфичны для каждого отдельного представителя.

По сравнению с обозначенными выше видами, чешуйки *M. limbata* правильной яйцевидной или широкояйцевидной формы с явным и постепенным сужением к дистальному концу. У *M. paragrandsis*, *M. sorohexareticulata* и *M. hexareticulata* чешуйки имеют иную, овальную, форму с более широкой проксимальной половиной и более узкой дистальной с широкоовальным закруглением на концах (Гусев, 2015; Jo et al., 2013).

При сравнении нового вида с *M. paragrandsis* и *M. sorohexareticulata* следует отметить, что эти таксоны имеют схожее строение вторичного кремнеземного слоя в виде округлых ячеек, с порой в центре, образующих сплошную сеть, и папиллы на поверхности. Чешуйки *M. limbata* несколько меньше ($4.0\text{--}5.1 \times 2.4\text{--}3.2$ мкм), чем у *M. paragrandsis* ($4.8\text{--}6.0 \times 2.7\text{--}4.0$ мкм) и *M. sorohexareticulata* ($5\text{--}6.3 \times 2\text{--}4$ мкм), хотя их размеры частично перекрываются. У этих таксонов в проксимальной части базальной пластинки чешуйки имеет центральная крупная пора, окруженная ободком. Основные различия между видами заключаются в следующем. У чешуек *M. paragrandsis* и *M. sorohexareticulata* вторичный кремнеземный слой занимает $\sim 1/2$ площади чешуйки, у *M. limbata* — $\geq 3/4$. Кроме того, размер пор на чешуйках *M. paragrandsis* и *M. sorohexareticulata* различен в дистальной (они более крупные) и проксимальной (более мелкие) областях, у *M. limbata* поры базальной пластинки мелкие и не различаются по размеру. В проксимальной части без вторичного кремнеземного слоя у *M. paragrandsis* и *M. sorohexareticulata* поры базальной пластинки более крупные и многочисленные, по сравнению с таковыми у *M. limbata*. На чешуйках *M. sorohexareticulata* такие крупные поры покрывают большую часть чешуйки. Центральная окаймленная пора в дистальной части также более крупная у чешуек *M. paragrandsis* ($0.15\text{--}0.2$ мкм) и *M. sorohexareticulata* ($0.12\text{--}0.17$ мкм), чем у чешуек *M. limbata* ($0.04\text{--}0.11$ мкм).

Чешуйки *M. limbata* имеют сходство с *M. hexareticulata* в размерах ($4.0\text{--}4.9 \times 2.4\text{--}3.0$ мкм против $2.0\text{--}5.0 \times 2.0\text{--}3.0$ мкм) и большой площадью покрытия чешуйки вторичным кремнеземным слоем. У *M. hexareticulata* он покрывает до $2/3$ площади, у *M. limbata* до $4/5$, т.е. у нового вида отмечается большая степень развития вторичного кремнеземного слоя. Есть различия и в форме ячеек ретикуляции — у *M. hexareticulata* ячейки гексагональные (шестиугольные) разного размера — от 0.04 до 0.13 мкм в диаметре, у *M. limbata* ячейки округлые, сходных размеров — от 0.056 до 0.098 мкм в диаметре. У *M. limbata* вся область распространения вторичного кремнеземного слоя покрыта равномерно расположенными папиллами, а на чешуйках *M. hexareticulata* папиллы отсутствуют. В проксимальной части без вторичного кремнеземного слоя на чешуйках *M. hexareticulata* расположена большая овальная или неправильной формы окаймленная пора в центре, окруженная “облаком” мелких пор. У *M. limbata* в этой области расположена округлая окаймленная пора меньшего размера. В этой части чешуйки у *M. hexareticulata* рассеяны довольно крупные поры неправильной формы, на остальной площади базальной пластинки редко рассеяны поры значительно меньшего размера. У *M. limbata* поры базальной пластинки одинакового размера на всей площади базальной пластинки.

Виды *M. paragrandsis*, *M. sorohexareticulata* и *M. hexareticulata*, как и *M. limbata*, известны только из субтропических и тропических районов и найдены пока только в Азиатском регионе.

Другие виды и внутривидовые таксоны из комплекса *M. matvienkoeae*, — *M. matvienkoeae* Asmund et Kristiansen, *M. loricata* Gusev, Shkurina et Kulikovskiy, *M. lamii* Gusev, Kulizin, Guseva, Shkurina et Kulikovskiy, *M. matvienkoeae* Asmund et Kristiansen var. *grandis* Dürrschmidt et Cronberg и *M. matvienkoeae* Asmund et Kristiansen var. *siveri* Wujek et Saha — существенно отличаются от нового вида размерами, формой и ультраструктурными признаками чешуек (Asmund, Kristiansen, 1986; Dürrschmidt, Cronberg, 1989; Wujek, Saha, 1996; Gusev et al., 2019, 2021).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вид *M. limbata* имеет достаточно широкое распространение во Вьетнаме, что предполагает его возможные находки и в других странах Юго-Восточной Азии. Следует отметить важность документирования всех найденных морфотипов группы. В литературе по изучению тропиков под названием *M. matvienkoeae* приведены разные таксоны, описанные в последнее время как другие виды. Например, в работе (Neustupa, Rezacova,

2007) приведен *M. loricata*, в (Wei et al., 2014) — *M. sorohexareticulata*, в работе (Hansen, 1996) — *M. paragrandidis*. Таким образом, требуется продолжение исследования этого комплекса в тропиках. Следует отметить, что для различения таксонов комплекса *M. matvienkoae* крайне важными диагностическими признаками служат размер и форма чешуек, степень перфорированности базальной пластинки, форма, размеры пор и строение вторичного кремнеземного слоя. Также необходимо учитывать, что в некоторых случаях поры базальной пластинки могут быть покрыты тонким кремнеземным слоем, что делает их “невидимыми” на СЭМ, однако эти углубления хорошо видны на изображениях ТЭМ. В то же время, на изображениях ТЭМ часто плохо заметны папиллы, располагающиеся в углах ячеек ретикуляции. Поэтому изучение чешуек данной группы следует проводить с помощью и ТЭМ, и СЭМ.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны вьетнамским и российским коллегам, администрации и персоналу Тропического центра за помощь в организации и выполнении экспедиционных работ, доктору Лам Нгуен Нгок за помощь в сборе материала на острове Кон Шон, а также персоналу Центра коллективного пользования электронной микроскопии Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за помощь при работе с электронными микроскопами.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Обработка и анализ материала, работы со сканирующим и трансмиссионным микроскопами проведены при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 20–14–00211). Анализ параметров среды проведен в рамках госзадания БИН РАН (№ 121021600184-6). Экспедиция проводилась при финансовой поддержке Совместного Вьетнамско–российского научно-исследовательского центра тропических наук и технологий (проект Ecolan 3.2).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Gusev E.S. 2015. Новый вид рода *Mallomonas* Perty (Synurales, Chrysophyceae) из водоемов Вьетнама // Альгология. Т. 25(4). С. 428. <http://dx.doi.org/10.15407/alg25.04.428>
- Asmund B., Kristiansen J. 1986. The genus *Mallomonas* (Chrysophyceae). A taxonomic survey based on the ultrastructure of silica scales and bristles // Opera Bot. V. 85. P. 5.
- Čertnerová D., Čertner M., Škaloud P. 2019. Molecular phylogeny and evolution of phenotype in silica-scaled chrysophyte genus *Mallomonas* // J. Phycol. V. 55(4). P. 912. <http://doi.org/10.1111/jpy.12882>
- Doan-Nhu H., Thi-Tinh T., Gusev E., Kulikovskiy M. et al. 2021. Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes in a tropical mountain reservoir // Inland Water Biol. V. 14(5). P. 490. <http://doi.org/10.1134/S1995082921050060>
- Dürschmidt M., Cronberg G. 1989. Contribution to the knowledge of tropical Chrysophytes: Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae from Sri Lanka // Algal. Stud. V. 54. P. 15.
- Gusev E.S. 2013. Studies on synurophycean algae from mangrove wetlands (Vietnam) // Nova Hedwig. Beiheft 142. P. 87.
- Gusev E., Martynenko N. 2022. Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes in Central Vietnam // Water. V. 14(1). P. 65. <https://doi.org/10.3390/w14010065>
- Gusev E.S., Nguyen T.H.T. 2011. Silica-Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae and Synurophyceae) from Vietnam (Khanh Hoa and Quang Nam provinces) // Nova Hedwigia. V. 93(1–2). P. 191. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0093-0191>
- Gusev E., Shkurina N., Kulikovskiy M. 2021. *Mallomonas loricata* sP. nov. (Synurales, Chrysophyceae), a new tropical species from section Planae // Phytotaxa. V. 500(3). P. 225. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.500.3.6>
- Gusev E.S., Siver P.A., Shin W. 2017. *Mallomonas broncharitiana* Compère revisited: Two new species described from Asia // Cryptogam. Algal. V. 38(1). P. 3. <https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss1.2017.3>
- Gusev E., Kulizhin P., Guseva E., Shkurina N. et al. 2019. *Mallomonas lamii* sP. nov. (Synurales, Chrysophyceae), a New Species Bearing Large Scales Described from the Tropics // Phytotaxa. V. 423(4). P. 266. <https://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.273.1.6>
- Gusev E.S., Guseva E.E., Dien T.D., Kulikovskiy M.S. 2022a. Flora of Silica-Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae) of two provinces in Southern Viet Nam // Inland Water Biol. V. 15(3). P. 205. <https://doi.org/10.1134/S1995082922030063>
- Gusev E., Martynenko N., Kapustin D., Doan-Nhu H. et al. 2022b. Diversity of silica-scaled chrysophytes of two tropical islands: Phu Quoc and Con Son (Viet Nam) // Life. V. 12(10). № 1611. P. 1. <https://doi.org/10.3390/life12101611>
- Gusev E., Martynenko N., Shkurina N.T. et al. 2023 An Annotated checklist of Algae from the order Synurales (Chrysophyceae) of Viet Nam // Diversity. V. 15(2). № 183. P. 1. <https://doi.org/10.3390/d15020183>
- Hansen P. 1996. Silica-scaled Chrysophyceae and Synurophyceae from Madagascar // Arch. Protistenkd. V. 147(2). P. 145.
- Jo B.Y., Shin W., Boo S.M. et al. 2011. Studies on ultrastructure and three-gene phylogeny of the genus *Mallomonas* (Synurophyceae) // J. Phycol. V. 47(2). P. 415.

- <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2010.00953.x>
- Jo B.Y., Shin W., Kim H.S. et al. 2013. Phylogeny of the genus *Mallomonas* (Synurophyceae) and descriptions of five new species on the basis of morphological evidence // *Phycologia*. V. 52(3). P. 266. <https://doi.org/10.2216/12-107.1>
- Kristiansen J. 2001. Biogeography of silica-scaled chrysophytes // *Nova Hedwigia Beih.* V. 122. P. 23.
- Kristiansen J. 2002. Cosmopolitan chrysophytes // *Syst. Geog. Plants* V. 70 P. 291–300.
- Kristiansen J. 2005. Golden algae: a biology of chrysophytes. Koenigstein: Koeltz Scientific Books.
- Kristiansen J. 2008. Dispersal and biogeography of silica-scaled chrysophytes // *Biodiversity Conserv.* V. 17. P. 419. <https://doi.org/10.1007/s10531-007-9259-2>
- Kristiansen J., Lind J.F. 2005. Endemicity in silica-scaled chrysophytes // *Nova Hedwigia Beih.* V. 128. P. 65.
- Kristiansen J., Preisig H.R. 2007. Chrysophyta and Haptophyte algae. Part 2: Synurophyceae // *Süßwasserflora von Mitteleuropa. Freshwater flora of Central Europe.* V. 1/2. Berlin: Spektrum Akademischer.
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. Handbook of the Protists. Springer: Cham. P. 331. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_43
- Momeu L., Péterfi L.S. 1979. Taxonomy of *Mallomonas* based on the fine structure of the scales and bristles // *Contribuții Botanice Cluj-Napoca* V. 19. P. 13.
- Neustupa J., Rezáčová M. 2007. The genus *Mallomonas* (Mallomonadales, Synurophyceae) in Several Southeast Asian Urban Water Bodies — The Biogeographical Implications // *Nova Hedwigia*. V. 84(1–2). P. 249.
- Perty J.A.M. 1852. Zur Kenntniss kleinster Lebensformen nach Bau, Funktionen, Systematik, mit Specialverzeichniss der in der Schweiz Beobachteten. Bern: Jent et Reinert.
- Škaloud P., Kristiansen J.; Škaloudová M. 2013. Developments in The Taxonomy of Silica-Scaled Chrysophytes — From Morphological and Ultrastructural to Molecular Approaches // *Nord. J. Bot.* V. 31. P. 385.
- Siver, P.A. 1991. The Biology of *Mallomonas*: Morphology, Taxonomy and Ecology. Dordrecht: Kluwer Academic.
- Siver P.A., Jo B.Y., Kim J.I. et al. 2015. Assessing the evolutionary history of the class Synurophyceae (Heterokonta) using molecular, morphometric, and paleobiological approaches // *Amer. J. Bot.* V. 102(6). P. 921. <https://doi.org/10.3732/ajb.1500004>
- Wei Y.X., Yuan X.P., Kristiansen J. 2014. Silica-Scaled Chrysophytes from Hainan, Guangdong Provinces and Hong Kong Special Administrative Region // *China. Nord. J. Bot.* V. 32(6). P. 881.
- Wujek D.E., Saha L.C. 1996. Scale-Bearing Chrysophytes (Chrysophyceae and Synurophyceae) from India. II // *Nova Hedwigia. Beih.* V. 112. P. 367.

Description of a New Species *Mallomonas limbata* sp. nov. (Synurales, Chrysophyceae) from Water Bodies of Vietnam

T. V. Safronova^{1,*}, E. S. Gusev², L. Nguyen Thi³

¹Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St.-Petersburg, Russia

²Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³Coastal Branch of Joint Vietnam-Russia Tropical Science and Technology Research Center, Nha Trang, Vietnam

*e-mail: safronova.tania@mail.ru

A new species *Mallomonas limbata* sp. nov. is described from Vietnam. The description is based on silica-scale morphology studied by means TEM and SEM. The species belongs to the section *Planae* and has a similar morphology with species from the *Mallomonas matvienkoae* complex. New species has ovoid scales, narrowed distally, a developed secondary siliceous layer with internal reticulation having rounded meshes, occupying up to 4/5 of the scale surface, with numerous papillae on the surface. Scales of *M. limbata* were found at twenty-six localities in nine provinces of Vietnam. The distributions and habitat conditions of the new species are summarized.

Keywords: Synurales, *Mallomonas*, new species, morphological structure of scales, SEM, TEM, Vietnam

УДК 574.5

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В оз. БАЙКАЛ В ПЕРИОД ПОЗДНЕГО ЛЕТА. II. БИОМАССА

© 2024 г. Л. С. Крашук^{а,*}, Е. А. Зилов^а, О.О. Русановская^а, С. В. Шимараева^а

^аНаучно-исследовательский институт биологии Иркутского государственного университета,
Иркутск, Россия

*e-mail: krashchuk@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2023 г.

После доработки 30.08.2023 г.

Принята к публикации 01.09.2023 г.

Приведены результаты изучения биомассы фитопланктона в разных районах оз. Байкал по данным пятнадцати экспедиций, проводившихся в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. Проанализированы пространственное распределение и межгодовая динамика биомассы фитопланктона в пелагиали озера. Показано, что общая биомасса фитопланктона в период позднего лета невысока. Ее среднее многолетнее значение для всей открытой части озера достигает 169 ± 5 мг/м³. В Южной котловине оз. Байкал биомасса фитопланктона распределена относительно равномерно, в средней и северной котловинах более высокая — у восточного берега. Не выявлено значительных различий по биомассе позднелетнего фитопланктона в южной и средней котловинах озера. В северной котловине средняя многолетняя биомасса фитопланктона достоверно ниже, чем в двух других котловинах. В многолетней динамике не установлено достоверного повышения биомассы позднелетнего фитопланктона ни в одном из районов озера. Связь общей биомассы фитопланктона с температурой воды слабая.

Ключевые слова: фитопланктон, биомасса, многолетняя динамика, Байкал

DOI: 10.31857/S0320965224010071 EDN: zahgri

ВВЕДЕНИЕ

Байкал — одно из величайших озер мира с наибольшим объемом массы пресной воды. Пелагиаль оз. Байкал занимает ~93% акватории, поэтому именно в ней >90% всего потока энергии и круговорота вещества, обеспечивающих жизнь населения озера, что роднит организацию экосистемы с таковой Мирового Океана (Байкаловедение, 2012). Будучи первичным продуцентом органического вещества, фитопланктон служит энергетической и материальной базой всех форм жизни и лежит в основе процесса биологического продуцирования в озере. Длительные многолетние исследования фитопланктона важны для объективной оценки состояния озера.

Фитопланктон оз. Байкал достаточно хорошо изучен. В течение года он, как и фитопланктон подавляющего большинства димиктических озер умеренных широт, массово развивается дважды в сезонны стратификации подо льдом и в период позднего лета (Яснитский, 1930; Кожов, 1955, 1962). В многолетних исследованиях установлены видовой состав, сезонная и межгодовая изменчивость численности и биомассы фитопланктона на постоянных станциях в Южном Байкале (Яснитский, 1930; Антипова и Кожов, 1953; Яснитский и Скабичевский,

1957; Кожова, 1956, 1959; Антипова, 1963, 1974; Кожова и Загоренко, 1982; Kozhova, 1987; Kozhova, Izmest'yeva, 1998; Измest'ьева и др., 2006; Shimaraeva et al., 2010; Izmest'eva et al., 2011; Зилов и др., 2016). Однако особенности пространственного распределения фитопланктона по всей акватории озера выявлены, главным образом, для весеннего периода года (Поповская, 1977, 1978, 1987а, 1987б, 1991; PoroVskaya, 2000, Поповская и др., 2015). Сведения о качественном и количественном развитии фитопланктона во всех трех котловинах (южной, средней и северной) озера в другие сезоны года, в том числе — во время его массового развития, немногочисленны (Кожова, Шастина, 1985; Кобанова и др., 2006; Belykh et al., 2007; Бондаренко 2022, Бондаренко и др., 2022). В предыдущей статье (Крашук и др., 2020) авторы обсуждали особенности изменчивости численности фитопланктона по всей акватории оз. Байкал в позднелетний период.

Цель настоящей работы — дать анализ пространственного распределения и межгодовой изменчивости общей биомассы фитопланктона во всех котловинах оз. Байкал в период позднего лета с 1994 по 2013 гг. В последующих публикациях планируется рассмотреть изменчивость структуры фитопланктона в пелагиали озера.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сотрудники Научно-исследовательского института биологии Иркутского государственного университета проводят многолетние исследования фитопланктона оз. Байкал, которые включают регулярные круглогодичные наблюдения за планктоном на стационарной станции “Точка № 1” в районе пос. Большие Коты и периодические съемки по всей акватории озера в период позднего лета. Схема отбора проб по всему озеру разработана М.М. Кожовым в 1948 г. и откорректирована О.М. Кожовой в 1994 г. Она включает 20 стандартных разрезов и 69 станций в южной, средней и северной котловинах озера.

Материал для настоящей работы получен в 15 экспедициях, проходивших в конце августа—сентябре 1994—1998, 2000—2006, 2009, 2012 и 2013 гг. Работы проводили на научно-исследовательском судне “Профессор М.М. Кожов” на стандартных разрезах, охватывающих все озеро. Станции располагались на середине разреза и на расстоянии 1.5–2 км от берега (рис. 1). Следует отметить, что станции в 1.5–2 км от берега также пелагические и глубоководные, расположены по направлению

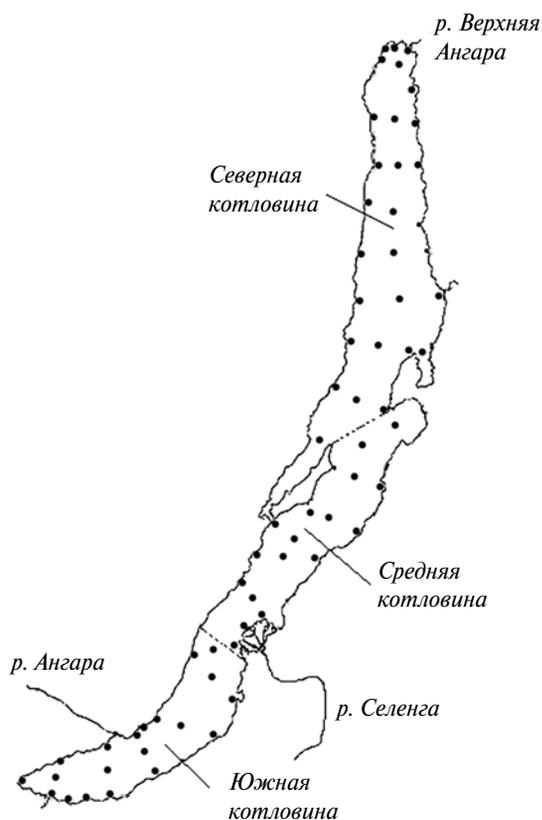


Рис. 1. Карта-схема расположения станций по акватории оз. Байкал. Пунктирными линиями обозначены границы котловин. • — станция.

от центра к западному и восточному берегам. Для удобства районирования они обозначены как “станции у западного берега (побережья)” и “станции у восточного берега (побережья)”.

Пробы фитопланктона отбирали батометром Молчанова из поверхностного слоя воды и на глубине 10 м, фиксировали раствором Утермеля и обрабатывали счетным методом (Кожова, Мельник, 1978). Для идентификации водорослей и оценки их численности использовали методы световой микроскопии. Биомассу подсчитывали с учетом объемов клеток отдельных видов, принимая удельный вес водорослей равным единице. Объемы клеток вычисляли по известным для данного водоема размерам клеток и по приравнению их к определенным геометрическим фигурам. Всего собрано ~1900 проб. Их обрабатывали сотрудники института Н.А. Заусаева, Т.И. Романенко, Г.С. Святенко, С.В. Александрова, Г.И. Кобанова. Одновременно с отбором проб фитопланктона измеряли температуру воды встроенным в батометр ртутным термометром.

Впадина озера разделена на три хорошо разграниченные друг от друга части: южную, среднюю и северную. Южная часть, начинаясь от южной оконечности озера, простирается до дельты р. Селенга. Максимальная глубина южной впадины >1400 м. Средняя впадина озера наиболее глубокая, ограничена с юга Селенгинско-Бугудельской подводной возвышенностью, с севера — подводным Академическим хребтом. Максимальные глубины средней впадины достигают >1600 м. К северу от Академического хребта расположена северная часть впадины с глубинами ≤890 м, она простирается до северной оконечности озера. Байкальская впадина ассиметрична — склоны восточного сектора относительно пологие, западного — очень крутые (Кожов, 1972).

Для каждой станции рассчитаны средние значения температуры воды и биомассы фитопланктона в слое 0–10 м. Во всех котловинах озера выделено по три района — середина пелагиали, у западного и у восточного берегов. Для каждого района также рассчитаны средние значения биомассы фитопланктона по всем входящим в район станциям.

Достоверность различий между средними значениями выборок оценивали с помощью *t*-критерия на 5%-ном уровне значимости (Закс, 1976). Для проверки временного ряда на наличие тренда использовали знаковый критерий Кокса и Стюарта и фазочастотный критерий Валлиса и Мура (Закс, 1976).

Поповская Г.И. (1977) по уровню развития весеннего фитопланктона годы исследований разделила на три градации: высокопродуктивные (биомасса фитопланктона в продуцирующем слое >1000 мг/м³), среднепродуктивные (500–1000 мг/м³) и мало-

продуктивные ($<500 \text{ мг/м}^3$). Поскольку биомасса фитопланктона в позднелетний период невысока и обычно не достигает значений, характерных для весеннего периода года, применение градации лет по уровню развития весеннего фитопланктона, предложенной Г.И. Поповской, не позволило бы достаточно точно оценивать межгодовую изменчивость биомассы в позднелетний период. Нами предложена градация продуктивности вод оз. Байкал по биомассе фитопланктона для позднелетнего периода.

Для идентификации биомассы фитопланктона в озере в позднелетний период разных лет применяли такой же подход, как при анализе численности. Водные массы в период позднего лета отнесены к высокопродуктивным, если средняя годовая биомасса фитопланктона значимо выше ($p \leq 0.05$) средней многолетней для данного района, малопродуктивным — значимо ниже ($p \leq 0.05$) средней многолетней, среднепродуктивным — достоверно не отличается ($p > 0.05$) от средней многолетней. Выделенные градации вод в каждый год наблюдения оценили в единицах биомассы. Средняя биомасса для каждой градации колебалась в разных котловинах озера в сравнимых пределах (табл. 1). Ориентируясь на средние значения, можно представить градацию вод по биомассе фитопланктона в слое воды 0–10 м в позднелетний период в следующем виде: наиболее продуктивные — >250 , среднепродуктивные — от 130 до 250, малопродуктивные — $<130 \text{ мг/м}^3$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В период позднего лета биомасса фитопланктона в слое 0–10 м на отдельных станциях колеблется от 4 до 1026 мг/м^3 . Среднее значение для всей акватории озера за 15 лет достигает $169 \pm 5 \text{ мг/м}^3$ (коэффициент вариации C_v 84%). Пространственное распределение биомассы фитопланктона в разных котловинах различно. В Южном Байкале оно наиболее равномерное. По средним многолетним данным (табл. 2), биомасса фитопланктона у западного берега немного выше, чем в пелагиали и у восточного берега, статистически эти различия незначимы.

В распределении фитопланктона в южной котловине встречаются различные варианты.

Наиболее типично распределение с максимумом биомассы у западного берега, у восточного берега биомасса может быть такой же, как в пелагиали (в 1995, 1997, 2000 гг.), либо ниже (в 2001, 2009), либо выше (в 2012 г.), чем в пелагиали. Достаточно часто биомасса фитопланктона максимальна в пелагиали (в 1996, 1998, 2002, 2003 и 2006 гг.) и убывает к берегам. Реже наибольшие значения наблюдаются у восточного берега (в 2005, 2013 гг.), либо водоросли распределяются по акватории котловины равномерно (в 1994 и 2004 гг.).

В Среднем Байкале повышенной биомассой фитопланктона выделяется район у восточного берега, включающий обширное Селенгинское мелководье, образованное при впадении самого крупного притока оз. Байкал — р. Селенга. Средняя многолетняя биомасса в 1.2–1.3 раза убывает от восточного берега к середине пелагиали и западному берегу (табл. 2), при этом различие средних при сравнении прибрежных районов достоверно. Подобное распределение водорослей в средней котловине — типичное, отмечается наиболее часто (1995–1998, 2002, 2005, 2012 и 2013 гг.). Возможно также убывание биомассы от берегов к середине пелагиали, при этом у восточного берега биомасса выше, чем у западного (в 1994 и 2003 гг.). Редко максимальные значения биомассы регистрируют в пелагиали (2000, 2001 и 2009 гг.) или у западного берега (в 2004 и 2006 гг.).

В Северном Байкале средняя многолетняя биомасса максимальна у восточного берега и в 1.2 раза уменьшается к середине пелагиали и к западному берегу. Различия средних значений у восточного берега и в центре пелагиали, а также у восточного и западного берегов достоверны. Середина пелагиали и западный прибрежный район по средней биомассе фитопланктона наименее продуктивны не только в северной котловине, но и во всем озере.

Пространственное распределение фитопланктона по акватории северной котловины в годы исследований различается. Наиболее часто биомасса убывает от восточного к западному берегу (в 1995, 1997, 2001, 2003, 2006 и 2013 гг.), реже (в 1996, 2000, 2002 и 2009 гг.) от берегов к центру пелагиали, при этом у восточного берега она выше, чем у западного. Максимум биомассы ре-

Таблица 1. Средняя биомасса фитопланктона (мг/м^3) в слое 0–10 м в водах разной продуктивности отдельных котловин оз. Байкал в период позднего лета

Продуктивность вод	Район		
	Южный Байкал	Средний Байкал	Северный Байкал
Высокопродуктивные	273–619	208–539	204–512
Среднепродуктивные	133–270	111–332	108–223
Малопродуктивные	46–154	51–152	59–125

Таблица 2. Биомасса фитопланктона в слое 0–10 м в разных районах оз. Байкал в 1994–1998, 2000–2006, 2009, 2012 и 2013 гг.

Показатель	Район			
	середина пелагиали	у западного берега	у восточного берега	вся котловина
Южная котловина				
Число проб	176	176	210	562
Средняя биомасса, мг/м ³	191 ± 18	196 ± 18	185 ± 15	191 ± 10
Min–max	23–1026	23–960	25–790	23–1026
C _v , %	91	84	82	85
Средняя котловина				
Число проб	176	146	240	562
Средняя биомасса, мг/м ³	172 ± 15	151 ± 12	198 ± 15	177 ± 9
Min–max	21–952	22–481	26–875	21–952
C _v , %	84	67	81	80
Северная котловина				
Число проб	238	294	244	776
Средняя биомасса, мг/м ³	137 ± 11	137 ± 9	168 ± 12	147 ± 7
Min–max	22–567	4–585	19–746	4–746
C _v , %	81	78	82	81
Все озеро				
Число проб	590	616	694	1900
Средняя биомасса, мг/м ³	163 ± 8	157 ± 7	183 ± 8	169 ± 5
Min–max	21–1026	4–960	19–875	4–1026
C _v , %	88	81	82	84

Примечание. C_v — коэффициент вариации.

гистрировали и у западного берега (1994, 1998, 2004 и 2012 гг.), в единичном случае (2005 г.) — в центре пелагиали.

Таким образом, пространственное распределение биомассы фитопланктона в Южном Байкале относительно равномерное, в Среднем и Северном Байкале повышенная биомасса фитопланктона характерна для районов восточного берега.

Сравнение котловин озера показывает, что средняя многолетняя биомасса фитопланктона в Южном Байкале (191 мг/м³) выше, чем в Среднем Байкале (177), но эти различия недостоверны. В период наших исследований Южный и Средний Байкал по биомассе фитопланктона не различались. Обе котловины были более продуктивны, чем северная котловина. В Северном Байкале средняя многолетняя биомасса фитопланктона (147 мг/м³) достоверно ниже, чем в Южном (в 1.3 раза) и Среднем Байкале (в 1.2 раза).

Межгодовые изменения биомассы фитопланктона в разных районах оз. Байкал (рис. 2) имеют как черты сходства, так и различия. В Южном и Среднем Байкале эти изменения в общих чертах похожи как в разных районах котловин, так и между котловинами. Диапазон изменений биомассы этих котловин чаще всего различен, в разных районах северной котловины различия в межгодовой динамике более заметны.

В южной котловине высокая продуктивность фитопланктона отмечена в 1996 и 1998 гг. в пелагиали, в 1998, 2005 и 2009 гг. — у западного берега, в 1996, 1998, 2005 и 2013 гг. — у восточного берега. Самое интенсивное развитие фитопланктона было в 1998 г., когда средняя биомасса достигала 619 ± 130 мг/м³ в середине пелагиали, 536 ± 125 у западного берега и 450 ± 25 мг/м³ у восточного берега.

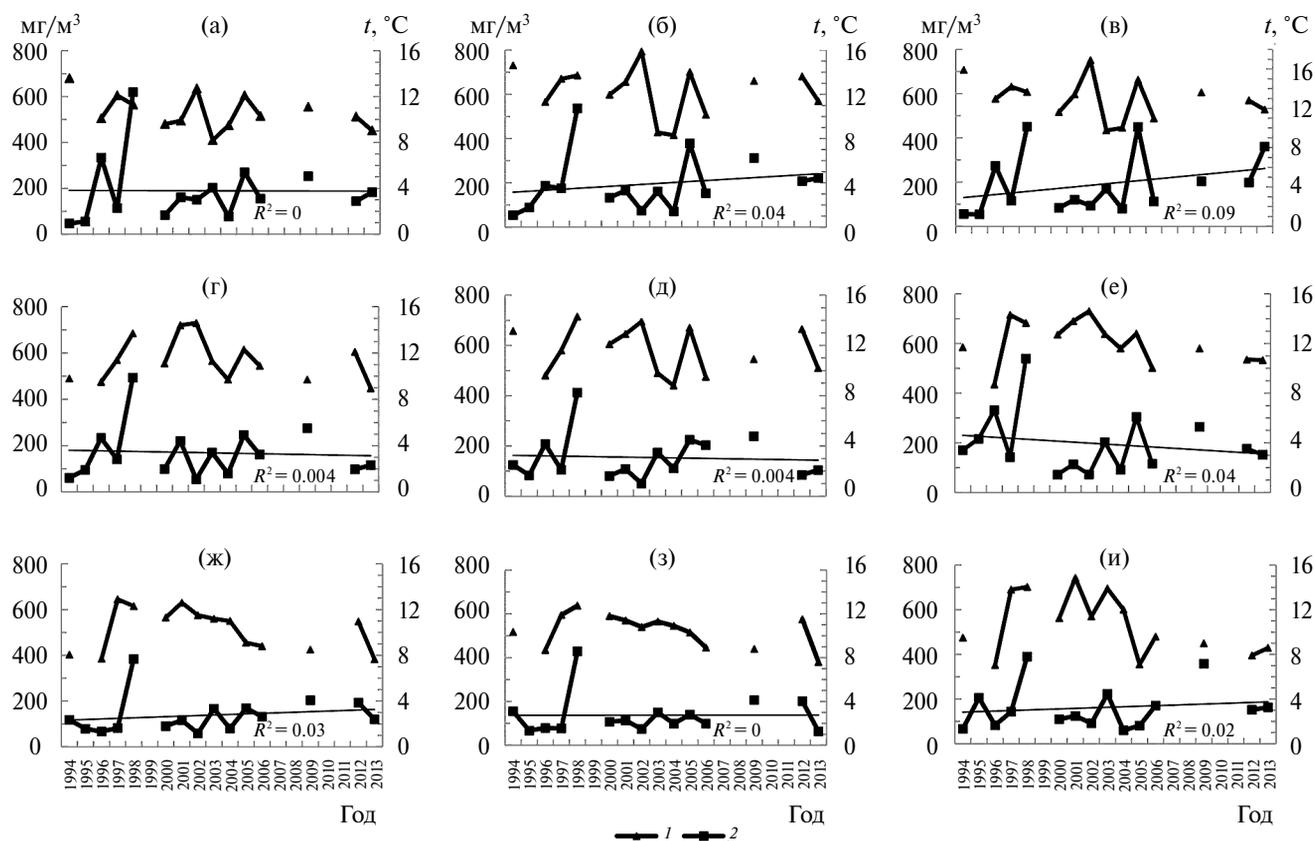


Рис. 2. Межгодовая динамика температуры воды (1) и общей биомассы фитопланктона (2) в слое воды 0–10 м в Южном Байкале: в пелагиали (а), у западного (б) и восточного (в) берегов; в Среднем Байкале: в пелагиали (г), у западного (д) и восточного (е) берегов; в Северном Байкале: в пелагиали (ж), у западного (з) и восточного (и) берегов в период позднего лета. (R^2 – достоверность аппроксимации).

Низкую продуктивность чаще наблюдали у восточного берега южной котловины. Воды этого района характеризовались как малопродуктивные в 1994, 1995, 1997, 2000–2002, 2004 и 2006 гг. Центральная часть пелагиали имела низкую продуктивность в 1994, 1995, 1997, 2000, 2004, 2006 гг., районы у западного берега отнесены к малопродуктивным только в 1994, 1995, 2002, 2004. В остальные годы все районы южной котловины были среднепродуктивными. Таким образом, в Южном Байкале в центре пелагиали и у западного берега общая биомасса фитопланктона в половине лет наблюдений соответствует среднему уровню продуктивности, у восточного берега — низкому уровню.

Все районы средней котловины были наиболее продуктивными в 1998 г. и 2009 г., а также в 1996 г. у западного берега и в 2005 г. в пелагиали и у восточного берега. Самая высокая средняя биомасса фитопланктона, как и в южной котловине, зарегистрирована в 1998 г. Она достигала 539 ± 66 у восточного берега, 494 ± 110 в середине пелагиали, 412 ± 42 мг/м³ у западного берега. Низкая продуктивность вод в двух районах средней котлови-

ны отмечена чаще, чем средняя продуктивность. Воды характеризовались как малопродуктивные в пелагиали в 1994, 1995, 2000, 2002, 2004, 2012, 2013 гг. и у западного берега в 1994, 1995, 1997, 2000–2002, 2012, 2013 гг. В остальные годы эти районы были среднепродуктивными. У восточного берега и в Селенгинском мелководье одинаково часто регистрировали как низкий, так и средний уровень продуктивности фитопланктона, но низкая биомасса в этом районе отмечена только в 2000-е гг. (2000, 2001, 2002, 2004, 2006, 2013). Таким образом, в средней котловине в центре пелагиали и у западного берега общая биомасса фитопланктона в половине случаев соответствовала низкому уровню, у восточного берега до двухтысячных годов — среднему уровню продуктивности, с двухтысячного года — низкому уровню.

В северной котловине озера наиболее высокую продуктивность вод наблюдали в 1998 и 2009 гг. Максимальная средняя биомасса фитопланктона, зафиксированная в 1998 г., изменялась от 428 ± 23 у западного берега до 384 ± 34 мг/м³ в середине пелагиали и 390 ± 19 мг/м³ у восточного берега. Она

была в 1.2–1.6 раза ниже, чем в южной и средней котловинах, за исключением района у западного берега, где средняя биомасса фитопланктона в северной и средней котловинах одинакова.

Низкую продуктивность северной котловины отмечали чаще в прибрежных районах: в 1995–1997, 2001, 2002, 2004, 2006, 2013 гг. — у западного берега, в 1994, 1996, 2000–2002, 2004, 2005 гг. — у восточного берега. В остальные годы эти районы были среднепродуктивными. Середина пелагиали характеризовалась как малопродуктивная в 1995–1997, 2000, 2002, 2004 гг., как среднепродуктивная — в 1994, 2001, 2003, 2005, 2006, 2012, 2013 гг. Таким образом, в Северном Байкале в центре пелагиали общая биомасса фитопланктона в половине случаев соответствовала среднему уровню продуктивности, у берегов — низкому уровню.

В период с 1994 по 2013 гг. во всех трех котловинах оз. Байкал низкую и среднюю биомассу фитопланктона регистрировали намного чаще, чем высокую. Воды озера характеризовались или как мало-, или как среднепродуктивные. Одинаковый уровень развития фитопланктона одновременно во всех котловинах оз. Байкал встречался редко. В рассматриваемый период по всей акватории озера высокая биомасса фитопланктона отмечена только в 1998 г., средняя — только в 2003 г., низкая — ни разу.

В многолетней динамике фитопланктона с 1994 г. по 2013 г. ни в одном из районов озера не обнаружены отчетливые тренды повышения средней биомассы. Тенденция к повышению биомассы прослеживается у берегов Южного Байкала, однако проверка с использованием критерия Кокса и Стюарта (Закс, 1976) показывает, что она статистически незначима.

Не выявлено зависимости биомассы фитопланктона от температуры воды. В большинстве районов озера коэффициенты корреляции (r) между этими параметрами ниже 0.30 и только у западного берега Северного Байкала установлено умеренное влияние температуры на биомассу фитопланктона ($r = 0.45$, $p < 0.05$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Биомасса позднелетнего фитопланктона оз. Байкал невелика, за 15 лет исследований она была в среднем 169 ± 5 мг/м³ и в 2–4 раза ниже таковой весной. По данным сотрудников Лимнологического института СО РАН среднегодовая биомасса весеннего фитопланктона в 1964–1990 гг. достигала 736, в 2007–2011 гг. — 718 мг/м³ (Поповская и др., 2015), максимальная биомасса обычно была 2000, иногда 4000 мг/м³ (Popovskaya et al., 2006). В период наших исследований поздним летом на отдельных станциях биомасса не превышала 1000 мг/м³ и только единожды достигала

этого значения в Южном Байкале. Следует отметить, что в количественном отношении позднелетний фитопланктон довольно обилен и по численности не уступает весеннему (Крашук и др., 2020). Невысокие значения общей биомассы связаны с тем, что в позднелетний период возрастает количество водорослей с мелкими клетками и сокращается количество крупноклеточных форм.

Фитопланктон по акватории оз. Байкал распределяется неравномерно. Главным фактором его пространственной изменчивости выступают термические условия, которые в свою очередь на общем фоне климатических межгодовых колебаний определяются гидрологическими и синоптическими условиями. Комплекс теплолюбивых видов распространяется за пределы мелководий за счет постоянных и ветровых течений, в том числе сгонно-нагонных перемещений водных масс. Гомогенному распределению фитопланктона препятствуют различия в сроках прогрева озера (особенно в меридиональном направлении) и его гидродинамическая подвижность, обуславливающая контакт литоральных и пелагических зон, а также прибрежно-соровой зоны и открытого оз. Байкал (Кожова, 1991).

В период наших исследований пространственная неоднородность фитопланктона прослеживалась и для численности, и для биомассы. Пространственная изменчивость биомассы менее значительна, чем численности. По данным для всего оз. Байкал коэффициент вариации биомассы ($C_v = 84\%$) ниже, чем коэффициент вариации численности ($C_v = 99$). Полного совпадения пространственного распределения биомассы и численности фитопланктона в разные годы не обнаружено, но средние значения этих показателей изменяются одинаково во всех котловинах. Отдельные районы открытого оз. Байкал характеризуются более высокими показателями и численности, и биомассы. К ним относятся районы у восточного берега Среднего и Северного Байкала, где средние численность и биомасса достоверно (в 1.2–1.5 раза) выше, чем у западного берега. В Южном Байкале, напротив, численность и биомасса у западного берега незначительно выше, чем у восточного, но разница средних значений достоверна для численности и недостоверна для биомассы. Более обильное развитие водорослей у восточного берега озера в значительной мере обусловлено обширными мелководьями, сорами, заливами и поступлением вод самого крупного притока озера — р. Селенга (Вотинцев и др., 1975). Средняя температура воды у восточного берега на 0.3–0.7°C выше, чем у западного. В весенний период восточное побережье озера по численности и биомассе водорослей богаче западного во всех котловинах (Поповская, 1977). В позднелетний период эта закономерность подтверждается данными и по численности, и по биомассе

фитопланктона в Среднем и Северном Байкале. В разных районах Южного Байкала достоверных различий биомассы фитопланктона не выявлено, однако численность у западного берега достоверно выше, чем у восточного. Это обстоятельство может быть связано с более высокой рекреационной нагрузкой на западное побережье Южного Байкала. При этом биомасса водорослей более стабильна, чем их численность. Запоздывание отклика биомассы водорослей на усиление антропогенной нагрузки отмечено в Рыбинском вдхр., где стабилизации биомассы способствует увеличение числа мелкоклеточных водорослей и сокращение числа крупноклеточных (Корнева, 1993).

Сравнение котловин озера показывает, что биомасса фитопланктона в Южном и Среднем Байкале не различалась, и обе котловины были более продуктивны, чем северная. Средняя многолетняя биомасса в Северном Байкале достоверно ниже, чем в Южном и Среднем Байкале. В позднелетний период различия биомассы фитопланктона в разных котловинах озера не столь значительны, как весной, когда Южный и Средний Байкал по биомассе в три раза богаче, чем Северный (Поповская, 1991).

В некоторые годы различия биомассы фитопланктона в котловинах озера не прослеживались. Так, поздним летом 2009 г. в Южном и Среднем Байкале биомасса была одинаковой и в 1.7–2.3 раза ниже, чем в весенний период в этих же котловинах (табл. 3). В Северном Байкале максимальная биомасса фитопланктона оказалась выше, чем в Южном и Среднем Байкале, и почти в пять раз превышала весеннюю биомассу в этой котловине. Средние значения позднелетней биомассы в 2009 г. были одинаковы во всех трех котловинах. Наибольшие значения биомассы (741 мг/м³) зарегистрированы у восточного берега Северного Байкала у м. Хакусы. В этом районе и ранее (в 1967, 1968, 1973–1976 гг.) отмечали максимальную встречаемость и максимальную численность водорослей (Кожова, Шастина, 1985). Таким образом, в 2009 г. в весенний период Северный Байкал был традиционно беднее фитопланктоном, чем Южный и Средний, а поздним летом он не уступал по биомассе фитопланктона двум другим котловинам.

Высокую биомассу фитопланктона на протяжении 15 лет наших наблюдений регистрировали редко. В Южном Байкале ее отмечали только дважды в центральной части, трижды — у западного берега и четыре раза — у восточного. В центре пелагиали и у западного берега общая биомасса фитопланктона в половине случаев соответствовала среднему уровню продуктивности, у восточного берега — низкому уровню. Воды всех районов Среднего Байкала отнесены к высокопродуктивным только в трех случаях. В центре пелагиали и у западного берега общая биомасса фитопланктона в половине случаев соответствовала низкому уровню продуктивности, у восточного берега до 2000 г. — среднему уровню, позже — низкому. В Северном Байкале воды всех районов характеризовались как высокопродуктивные дважды. В центре пелагиали общая биомасса фитопланктона в половине случаев соответствовала среднему уровню продуктивности, а у берегов — низкому уровню.

В итоге, за весь период наблюдения 11–13 лет характеризовались как мало- или среднепродуктивные и только два–четыре года — как высокопродуктивные. “Урожайные” годы наблюдали в 1990-е и 2000-е гг. Полного совпадения продуктивности вод, оцененной по биомассе и по численности фитопланктона, нет. Продуктивность по биомассе может быть выше и ниже, чем по численности.

В настоящее время обсуждаются две проблемы состояния оз. Байкал — влияние климатических изменений, в частности повышения температуры воды, на биоту озера и эвтрофикация вод в отдельных районах литоральной зоны озера в результате интенсификации антропогенного влияния (Тимошкин и др., 2014а, 2014б; Izmet'eva et al., 2016; Бондаренко, 2022; Малашенков и др., 2022). На основе палеоолимологических исследований, анализа долговременных рядов наблюдений, в экспериментах с мезокосмами убедительно показано, что изменения пресноводных экосистем (в том числе показателей фитопланктона) в результате глобального потепления и эвтрофирования фактически идентичны. Они, в частности, проявляются в росте биомассы фитопланктона (Jeppesen et al., 2010, 2014; Касаткина и др., 2021). Фитопланктон озер и прудов северных регионов Аляски, Канады, Гренландии и Скандинавии реагирует на поступление фосфора и на климатические изменения

Таблица 3. Общая биомасса фитопланктона (мг/м³) в разных районах оз. Байкал в 2009 г.

Район	Конец мая — начало июня (по: Поповская и др., 2015)	Конец августа — сентябрь (данные авторов)
Южный Байкал	220–950	129–411 (256)
Средний Байкал	255–753	141–443 (259)
Северный Байкал	10–151	120–741 (256)

Примечание. В скобках — средние значения биомассы.

ростом первичной продукции и биомассы (Rautio et al., 2011; Lehnherg et al., 2018). Для водохранилищ р. Волга также показано изменение трофического статуса под действием потепления климата и эвтрофирования (Сахарова, Корнева, 2018; Mineeva, 2022). В свое время произошла “смена парадигмы” лимнологии. До этого было принято, что каждая лимноэкосистема индивидуально отвечает на конкретные свои условия существования. Было предположено, что есть всеобщий однонаправленный тренд показателей, обусловленный глобальными изменениями условий среды (изменения климата и загрязнение) (Gerten, 2008; Livingstone, 2008). Именно тогда и была провозглашена почти обязательность роста биомассы фитопланктона (Winder, Sommer, 2012).

По результатам наблюдений в байкальских экспедициях с 1977 г. по 2003 г. выявлено повышение температуры воды у поверхности в августе–сентябре в среднем на 2,0°C по всей акватории озера, но значимое только в средней и северной котловинах озера. Содержание хлорофилла *a* на протяжении 27 лет увеличилось на 46%, однако его повышение было значимым только в южной котловине (Izmest'eva et al., 2016). По нашим данным, в период с 1994 по 2013 гг. не выявлено статистически значимых трендов повышения биомассы фитопланктона ни в одном из районов озера, хотя в Южном Байкале у обоих берегов отмечена тенденция к повышению ее среднегодовых значений. Зависимость общей биомассы фитопланктона от температуры воды также не выявлена. В рассматриваемый период не установлено устойчивое достоверное повышение численности и биомассы фитопланктона в пелагиали оз. Байкал.

Это согласуется с наблюдаемыми на обширном статистическом материале несоответствиями ожидаемым проявлениям воздействия роста температуры воды на параметры лимноэкосистем (Winslow et al., 2018), нелинейностям ответа экосистем озер на рост температуры воды и концентраций биогенных элементов (Merz et al., 2023; Rose et al., 2023), иногда заставляющим лимнологов искать другие факторы (до астрономических), способные воздействовать на гидробиоценозы (Kasatkina et al., 2023). По нашему мнению, наблюдаемая для фитопланктона оз. Байкал картина вполне объяснима в рамках высказанной на основе анализа фитопланктона двух десятков озер средних широт (24–58° с. ш.) гипотезы — для олиготрофных экосистем биомасса фитопланктона определяется в первую очередь биоразнообразием сообщества, в более продуктивных и теплых водоемах именно приток биогенов диктует рост биомассы (Chang et al., 2022).

Таким образом, нет оснований утверждать, что в открытых глубоководных районах озера

в период позднего лета происходит эвтрофирование вод, по крайней мере, до 2014 г. Хотя тенденция к увеличению численности и биомассы фитопланктона прослеживается в пелагических районах Южного Байкала, прилегающих к берегам. Желательно возобновить проведение байкальских экспедиций в настоящее время с целью оценки состояния планктона в пелагиали озера.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В позднелетний период 1994–2013 гг. во всех исследованных районах оз. Байкал средняя многолетняя биомасса фитопланктона невысока — 169 ± 5 мг/м³. Пространственное распределение биомассы фитопланктона в Южном Байкале относительно равномерное. В этой котловине средняя биомасса у западного берега немного выше, чем у восточного, но разница средних недостоверна. В Среднем и Северном Байкале повышенной биомассой фитопланктона характеризуются районы у восточного берега, где средняя биомасса достоверно выше, чем у западного берега. В период наших исследований Южный и Средний Байкал по биомассе фитопланктона не различались. Обе котловины более продуктивны, чем северная котловина. В Северном Байкале средняя многолетняя биомасса фитопланктона достоверно ниже, чем в Южном и Среднем Байкале. В межгодовой динамике биомассы фитопланктона в пелагиали оз. Байкал на протяжении двух десятилетий не выявлено однонаправленных изменений и не обнаружено значимого повышения биомассы позднелетнего фитопланктона. Среднегодовая биомасса фитопланктона колеблется вокруг среднемноголетнего уровня. Количественные характеристики фитопланктона позволяют оценить его состояние как стабильное без достоверных признаков эвтрофирования вод, однако угроза эвтрофирования пелагиали у берегов Южного Байкала существует.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Настоящая работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (FZZE-2023-0005) и Фонда поддержки прикладных экологических разработок и исследований “Озеро Байкал”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антипова Н.Л. 1963. Сезонные и годовые изменения фитопланктона в озере Байкал // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. Т. 2(22). Ч. 2. С. 12.
- Антипова Н.Л. 1974. Межгодовые изменения в фитопланктоне Байкала в районе Больших Котов за период 1960–1970 гг. // Продуктивность Байкала и антропогенные изменения его природы. Иркутск: Изд-во БГНИИ при ИГУ. С. 75.

- Антипова Н.Л., Кожов М.М.* 1953. Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал // Тр. Иркутск. гос. ун-та. Сер. биол. Т. 7. Вып. 1, 2. С. 63.
- Байкаловедение. 2012. Новосибирск: Наука.
- Бондаренко Н.А.* 2022. Пространственно-временной анализ развития нанопланктонных динофитовых в оз. Байкал // Биология внутр. вод. № 3. С. 247.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222030020>.
- Бондаренко Н. А., Русанов И. И., Черницына С. М.* и др. 2022. Структура и продукционный потенциал летнего фитопланктона озера Байкал // Водн. ресурсы. Т. 49. № 1. С. 66.
<https://doi.org/10.31857/S0321059622010059>.
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И.* 1975. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск: Наука.
- Закс Л.* 1976. Статистическое оценивание. М.: Статистика.
- Зилов Е.А., Кращук Л.С., Онучин К.А. и др.* 2016. История организации мониторинга и современное состояние планктона озера Байкал // Актуальные вопросы деятельности академических естественно-научных музеев: Матер. III Всерос. науч.-практ. конф. (25–28 сентября 2016 г., пос. Листвянка, Иркутская область). Иркутск: Изд-во ин-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН. С. 32.
- Изместьева Л.Р., Мур М.В., Хэмптон С.Э., Зилов Е.А.* 2006. Сезонная динамика массовых родов фитопланктона в озере Байкал // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 8. № 3. С. 191.
- Касаткина Е.А., Шумилов О.И., Макаров Д.В., Денисов Д. Б.* 2021. Диатомовый сдвиг в озерах Арктики: реакция на глобальное потепление или изменение спектральных характеристик излучения солнца? // Изв. РАН. Серия физическая. Т. 85. № 3. С. 353.
<https://doi.org/10.31857/S036767652103011X>.
- Кобанова Г.И., Изместьева Л.Р., Кращук Л.С.* 2006. Фитопланктон Байкала в период позднего лета // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 8. № 1. С. 197.
- Кожов М.М.* 1955. Сезонные и годовые изменения в планктоне озера Байкал // Тр. Всесоюз. Гидробиол. об-ва. Т. 6. С. 133.
- Кожов М.М.* 1962. Биология озера Байкал М.: Изд-во АН СССР.
- Кожов М.М.* 1972. Очерки по байкаловедению. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во.
- Кожова О.М.* 1956. Фитопланктон озера Байкал: Автореф. дис. ... на соискание ученой степени кандидата биол. наук. Иркутск. 20 с.
- Кожова О.М.* 1959. О подледном “цветении” фитопланктона в озере Байкал // Ботан. журн. Т. 44. № 7. С. 1001.
- Кожова О.М.* 1991. Гидробиологический мониторинг Байкала. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.
- Кожова О.М., Загоренко Г.Ф.* 1982. О состоянии фитопланктона Байкала // Вод. ресурсы. № 4. С. 149.
- Кожова О.М., Мельник Н.Г.* 1978. Инструкция по обработке проб планктона счетным методом. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та.
- Кожова О.М., Шастина Н.А.* 1985. Исследование пространственного распределения фитопланктона в озере Байкал методом экологического картирования // Совершенствование регионального мониторинга состояния озера Байкал. Л.: Гидрометеоздат. С. 199.
- Корнева Л.Г.* 1993. Фитопланктон Рыбинского водохранилища: состав, особенности распределения, последствия эвтрофирования // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеоздат. С. 50.
- Кращук Л.С., Шимараева С.В., Зилов Е.А.* 2020. Пространственно-временные изменения фитопланктона в оз. Байкал в период позднего лета. I. Температура воды и численность фитопланктона // Биология внутр. вод. № 1. С. 27.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220010106>.
- Малашенков Д.В., Мошарова И.В., Ильинский В.В., Мошаров С.А.* 2022. Функциональная классификация фитопланктона и микробиологические параметры для оценки состояния прибрежных вод Южного Байкала // Биология внутр. вод. № 1. С. 3.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222010089>.
- Поповская Г.И.* 1977. Динамика фитопланктона пелагиали (1964–1974) // Биологическая продуктивность пелагиали Байкала и ее изменчивость. Новосибирск: Наука. С. 5.
- Поповская Г.И.* 1978. Фитопланктон // Проблемы Байкала. Новосибирск: Наука. С. 158.
- Поповская Г.И.* 1987а. История изучения и основные результаты исследований фитопланктона // Путь познания Байкала. Новосибирск: Наука. С. 199.
- Поповская Г.И.* 1987б. Фитопланктон глубочайшего озера мира // Тр. АН СССР. Зоол. ин-т. Л. Т. 172. С. 107.
- Поповская Г.И.* 1991. Фитопланктон Байкала и его многолетние изменения (1958–1990 гг.): Дис. ... на соискание ученой степени доктора биол. наук. Новосибирск. 32 с.
- Поповская Г.И., Усольцева М.В., Домышева В.М. и др.* 2015. Весенний фитопланктон пелагиали озера Байкал в 2007–2011 годы // География и природные ресурсы. № 3. С. 74.
- Сахарова Е.Г., Корнева Л.Г.* 2018. Фитопланктон литорали и пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с разным температурным и уровнем режимов // Биология внутр. вод. № 1. С. 11.
<https://doi.org/10.7868/S0320965218010023>.
- Тимошкин О.А., Бондаренко Н.А., Волкова Е.А. и др.* 2014а. Массовое развитие зеленых нитчатых водорослей родов *Spirogira* и *Stigeoclonium* (Chlorophyta) // Гидробиол. журн. Т. 50. № 5. С. 15.
- Тимошкин О.А., Мальник В.В., Сакирко М.В., Будекер К.* 2014б. Экологический кризис на озере Байкал: Ученые ставят диагноз // Наука из первых рук. Т. 5. № 59. С. 75.

- Яснитский В.Н.* 1930. Результаты наблюдений над планктоном Байкала в работах Биологической станции за 1926–1928 гг. // Изв. Биолого-географического научно-исследовательского ин-та при Иркутском ун-те. Т. 4. Вып. 4. С. 191.
- Яснитский В.Н., Скабичевский А.П.* 1957. Фитопланктон Байкала // Тр. Байкальск. лимнол. станции. Т. 15. С. 212.
- Belykh O.I., Pomazkina G.V., Tikhonova I.V., Tomberg I.V.* 2007. Characteristics of Lake Baikal summer phytoplankton and autotrophic picoplankton // Int. J. Algae. V. 9. Iss. 3. P. 247.
- Chang C.-W., Miki T., Ye H. et al.* 2022. Causal networks of phytoplankton diversity and biomass are modulated by environmental context // Nature Communications. V. 13 (1). 1140. P. 12.
<https://doi.org/10.1038/s41467-022-28761-3>
- Gerten D.* 2008. Climatic change, aquatic science, multiple shifts in paradigms // Int. Rev. Hydrobiol. V. 93. P. 397.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200711043>
- Izmest'eva L.R., Moore M.V., Hampton S.E. et al.* 2016. Lake-wide physical and biological trends associated with warming in lake Baikal // J. Great Lakes Res. V. 42. P. 6.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2015.11.006>
- Izmest'eva L.R., Silow E.A., Litchman E.* 2011. Long-Term dynamics of Lake Baikal pelagic phytoplankton under climate change // Inland Water Biol. V. 4. № 3. P. 301.
<https://doi.org/10.1134/S1995082911030102>
- Jeppesen E., Moss B., Bennion H. et al.* 2010. Interaction of climate change and eutrophication // Climate change impacts on freshwater ecosystems. Chichester: Blackwell Publ. P. 119.
- Jeppesen E., Meerhoff M., Davidson T.A. et al.* 2014. Climate change impacts on lakes: an integrated ecological perspective based on a multi-faceted approach, with special focus on shallow lakes // J. Limnol. V. 73 (s1). P. 88.
<https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.844>
- Kasatkina E.A., Shumilov O.I., Denisov D.B., Makarov D.V.* 2023. Recent shift in diatom record from Lake Rabbvatnet: response to global warming or solar variability? // Acta Botanica Brasilica. V. 37. e20220269. P. 10.
<https://doi.org/10.1590/1677-941X-ABB-2022-0269>
- Kozhova O.M.* 1987. Phytoplankton of Lake Baikal: structural and functional characteristics // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. V. 25. P. 19.
- Kozhova O.M., Izmest'yeva L.R.* 1998. Lake Baikal: Biodiversity and Evolution. Leiden: Backhuys Publishers. P. 447.
- Lehnherr I., St. Louis V.L., Sharp M. et al.* 2018. The world's largest high arctic lake responds rapidly to climate warming // Nat. Commun. V. 19. P. 1290.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-03685-z> www.nature.com/naturecommunications
- Livingstone D.M.* 2008. A change of climate provokes a change of paradigm: taking leave of two tacit assumptions about physical lake forcing // Int. rev. Hydrobiol. V. 93. P. 404.
<https://doi.org/10.1002/iroh.200811061>
- Merz E., Saberski E., Gilarranz L.J. et al.* 2023. Disruption of ecological networks in lakes by climate change and nutrient fluctuations // Nature Climate Change. V. 13. P. 389.
<https://doi.org/10.1038/s41558-023-01615-6>
- Mineeva N.* 2022. Chlorophyll and its role in freshwater ecosystem on the example of the Volga River reservoirs // Chlorophylls. London: Intech Open.
<http://dx.doi.org/10.5772/intechopen.105424>
- Popovskaya G.I.* 2000. Ecological monitoring of phytoplankton in Lake Baikal // Aquat. Ecosystem Health and Man. V. 3. P. 215.
- Popovskaya G.I., Likhoshway Ye.V., Genkal S.I., Firsova A.D.* 2006. The role of endemic diatom algae in the phytoplankton of Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 568(S). P. 87.
- Rautio M., Dufresne F., Laurion I. et al.* 2011. Shallow freshwater ecosystems of the circumpolar Arctic // Ecoscience. V. 18. № 3. P. 204.
<https://doi.org/10.2980/18-3-3463>
- Rose K.C., Bierwagen B., Bridgham S.D. et al.* 2023. Indicators of the effects of climate change on freshwater ecosystems // Climatic Change. V. 176. № 23. P. 20.
<https://doi.org/10.1007/s10584-022-03457-1> et al.
- Shimaraeva S., Izmestyeva L., Silow E.* 2010. Long-term dynamics of under-ice community of Baikal phytoplankton and climate change // 13th World Lake Conference Papers. Shiga: ILEC. P. 4.
http://wldb.ilec.or.jp/data/ilec/WLC13_Papers/others/13.pdf
- Winder M., Sommer U.* 2012. Phytoplankton response to a changing climate // Hydrobiologia. V. 698. P. 5.
<https://doi.org/10.1007/s10750-012-1149-2>
- Winslow L.A., Leach T.H., Rose K.C.* 2018. Global lake response to the recent warming hiatus // Environ. Res. Lett. V. 13. № 054005.
<https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab9d7>

Spatio-temporal Changes in the Phytoplankton in Lake Baikal during Late Summer. II. Biomass

L. S. Krashchuk^{1,*}, E. A. Silov¹, O.O. Rusanovskaya¹, S. V. Shimaraeva¹

¹Research Institute of Biology of Irkutsk State University, Irkutsk, Russia

**e-mail: Krashchuk@gmail.com*

The results of phytoplankton biomass study in different regions of the Lake Baikal according to data of 15 expeditions from 1994 to 2013 are presented in the paper. Spatial distribution and interannual dynamics of biomass of phytoplankton in all three throughs of the lake are analyzed. The general biomass of phytoplankton during late Summer is not high. The multiyear average phytoplankton biomass equals $169 \pm 5 \text{ mg/m}^3$ for open waters of the lake. It is distributed relatively uniformly around the Southern Baikal. Higher multiyear average values are along Eastern shore in the Middle and Northern Baikal. The late summer phytoplankton biomass in Southern and Middle throughs does not differ. Average multiyear biomass of phytoplankton of Northern through is accurately lower than one for two other throughs. There is no increase of biomass for any region of the lake demonstrated. The relations of general biomass of phytoplankton with water temperatures are very slight.

Keywords: phytoplankton, biomass long-term dynamics, Baikal

ОСОБЕННОСТИ ПОДЛЕДНОГО РАЗВИТИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВЕРНЫХ ОЗЕРАХ

© 2024 г. А. Н. Шаров^{а,*}, Н. А. Березина^б, А. А. Максимов^б, О. Б. Максимова^с

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, Россия

^бЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^сСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: sharov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 02.11.2022 г.

После доработки 16.06.2023 г.

Принята к публикации 20.06.2023 г.

Рассмотрена структура фитопланктона в подледный период в северных олиготрофных озерах (оз. Кривое и оз. Круглое) и оценен его уровень развития при сходе льда. В зимний период (2019–2021 гг.) в фитопланктоне отмечены цианобактерии, диатомовые и криптофитовые водоросли. Весеннее увеличение фитопланктона в оз. Кривое было за счет развития динофитовых *Peridinium aciculiferum*, в оз. Круглое – диатомовых *Aulacoseira subarctica*. Биомасса варьировала от 0.003 до 0.083 мг/л зимой и до 0.65 мг/л весной. Весенний пик (апрель–май) фитопланктона связан с развитием динофитовых водорослей и превышает летние значения. Средняя концентрация Хл *a* в планктоне достигала 0.3–0.4 мкг/л. В криофлоре присутствовали вмерзшие в лед водоросли в неактивном состоянии (0.003–0.04 мг/л). Массовое развитие фитопланктона подо льдом вносит важный вклад в продуктивность северных озер.

Ключевые слова: ледовая альгофлора, фитопланктон, криофлора, доминанты, биомасса, хлорофилл

DOI: DOI: 10.31857/S0320965224010085 **EDN:** zafcpw

ВВЕДЕНИЕ

В последние два десятилетия во многих исследованиях все больше внимания уделялось изменению климата, особенно потеплению, как основной движущей силе повышения доступности питательных веществ для продуцентов и увеличения продуктивности водоемов (Paerl, Huisman, 2009; Hamilton et al., 2016). Олиготрофные и мезотрофные озера, которые преобладают в северных регионах России, в том числе субарктическом, наиболее уязвимы к действию этого фактора. Потепление климата в этом регионе привело к уменьшению периода зимнего ледостава на озерах и увеличению продолжительности “биологического лета”, т.е. наиболее продуктивного периода для развития фитопланктона и биоты (Sharov et al., 2014; Maximov, 2021). Вместе с этим увеличился и приток в озера питательных веществ в составе гумусовых соединений из водосбора (Kalinkina et al., 2020). Понижение освещенности и увеличение количества питательных веществ, связанных с растворенной органикой,

например, азота, фосфора и железа, — типичные черты озер при гумификации (Senar et al., 2021).

Потепление климата и гумификация в северных регионах могут способствовать структурной перестройке сообществ фитопланктона и преобладанию специфических групп, в том числе, видов с миксотрофным типом питания и цианобактерий. Так, в последние годы в фитопланктоне озер Кольского полуострова и северной Карелии отмечено увеличение доли цианобактерий (Sharov, Denisov, 2021; Никулина, 2016).

Сезонная сукцессия фитопланктона северных озер подробно изучена (Duthie, Hart, 1987; Forsström et al., 2005; Никулина, 2016). 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 (Österler, 2017). Это устоявшееся мнение стало причиной того, что среди огромного числа работ, посвященных сезонной динамике развития фитопланктона в замерзающих озерах, лишь немногие включали зимние наблюдения (Petrova,

Сокращения п/; Хл *a* — хлорофилл *a*.

1987; Suarez et al., 2019). Вместе с тем, зимний фитопланктон может быть богат видами. Так, в пробах подледной воды и льда из малых водоемов Карелии определено 97 видов и разновидностей диатомовых водорослей (Генкал, Комулайнен, 2020). Одна из особенностей функционирования фитопланктона северных озер — быстрое нарастание биомассы в период таяния льда (Suarez et al., 2019), поэтому изучение показателей фитопланктона подо льдом и при сходе льда приобретает особую актуальность.

Цель работы — определение структуры и уровня развития фитопланктона подо льдом и в период весенней вспышки при вскрытии северных олиготрофных озер.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили в 2019–2021 гг. на двух модельных озерах Кривое и Круглое, расположенных субарктическом регионе за пределами густонаселенных и промышленных районов. Они служат хорошими моделями для изучения сукцессии ненарушенных сообществ планктона. Изучение экосистемы этих озер начато в 1968–1969 гг. в рамках Международной Биологической

Программы (Winberg et al., 1973). Впоследствии с 2002 г. на озерах организован мониторинг, который проводят ежегодно по настоящее время. До 2019 г. эти озера исследовали в основном в летне-осенний период, спустя несколько недель после схода льда и завершали за несколько недель до его установления.

Изученные озера. Малые озера: глубокое Кривое (66.3435° с.ш., 33.6375° в.д.) и мелкое Круглое (66.3429° с.ш., 33.6119° в.д.) расположены в северной Карелии (Россия) вблизи побережья Кандалакшского залива Белого моря в 30 км к югу от Полярного круга (рис. 1). Глубокое оз. Кривое находится на высоте ~7 м над уровнем моря. В юго-западной части оно через эфемерный ручей соединяется с мелководным оз. Круглое (рис. 1). Оба озера олиготрофные, но мелководное оз. Круглое имеет признаки дистрофии и характеризуется гумифицированной водой (Терентьев, Березина, 2022).

Отбор и анализ проб. Основное внимание исследований было сосредоточено на периоде с октября по июнь. Для анализа фитопланктона и фитопигментов пробы воды отбирали двухлитровым батометром Руттнера на трех станциях (рис. 1) интегрально (из каждого метра по вертикали)

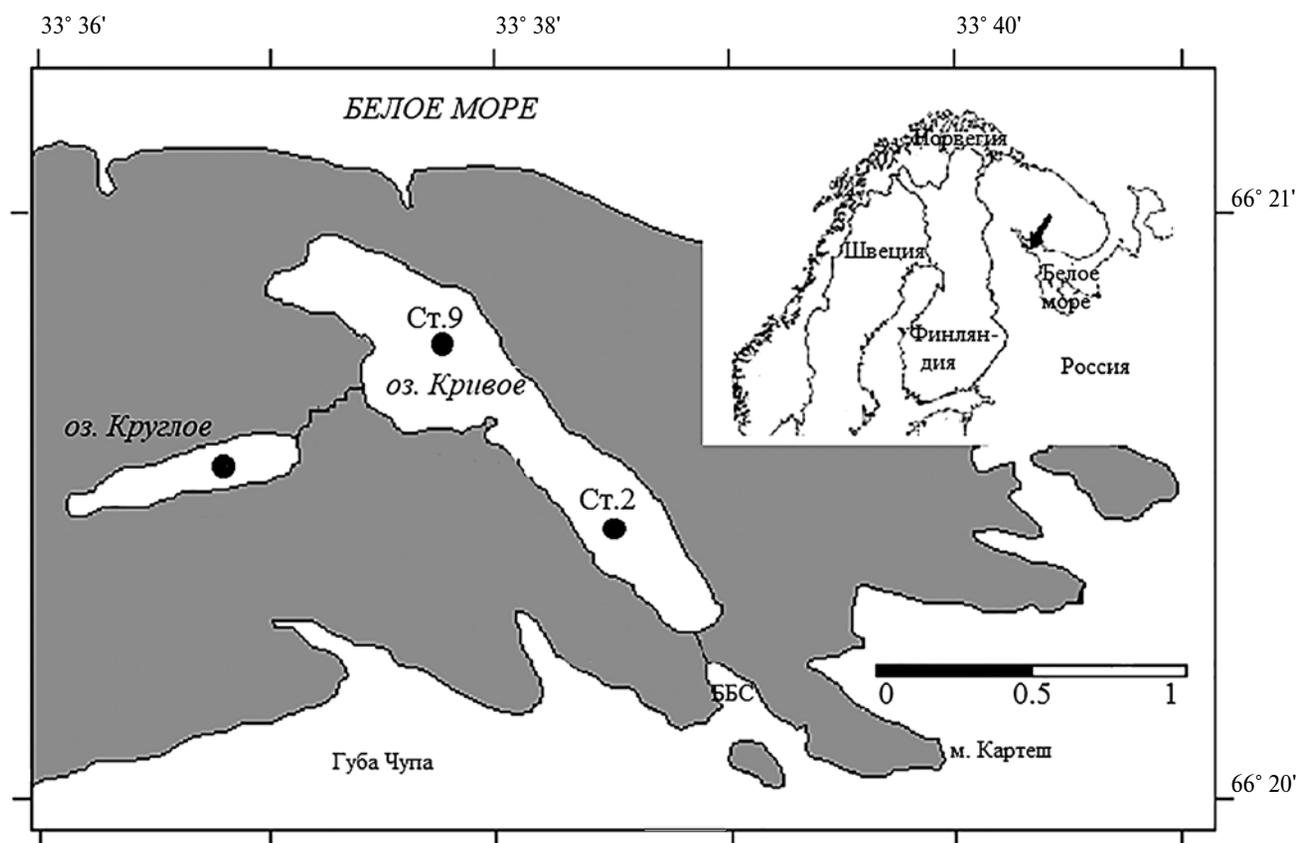


Рис. 1. Карта-схема расположения озер и станций отбора проб.

из слоя 0–5 м в оз. Кривое и 0–3 м — в оз. Круглое. Интегральную пробу воды помещали в ведро, перемешивали; затем из этого объема отбирали 0.5 л для анализа состава фитопланктона и 1–3 л для определения состава фитопигментов. Пробу фитопланктона консервировали несколькими каплями раствора Люголя с добавлением формалина, ледяной уксусной и хромовой кислот, затем отстаивали в течение 10 сут и концентрировали сифоном до объема 10 мл.

Для содержания Хл *a* и других фитопигментов пробы фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 1 мкм. Фитопигменты измеряли спектрофотометрически по стандартной методике (UNESCO, 1966).

Для изучения криофлоры выпиливали блоки льда размером 20×20 см и отделяли нижний (кристаллический) и верхний (белый) слой с таким расчетом, чтобы объем пробы достигал ~2 л. Нижний слой был толщиной 30–40 см, а верхний — 50–60 см. После таяния льда при температуре 10°C пробы фиксировали и обрабатывали, как и планктонные.

Определение видов и подсчет клеток проводили в камере Нажотта объемом 0.02 мл под увеличением 4×20 и ×600 оптического микроскопа Биоптик В-200 (Биомед, Санкт-Петербург, Россия). Биомассу рассчитывали по объему клеток, принимая, что 10⁹ мкм³ соответствует 1 мг влажной биомассы фитопланктона (Hillebrand et al., 1999). Доминантами считали виды, которые достигали 5% общей численности и 10% общей биомассы (Okhapkin et al., 2022).

Температуру воды и освещенность измеряли каждые 2 ч с помощью регистраторов температуры/освещенности НОВО Pendant (Onset Computer Corporation, США), установленных на глубине 0.5 м от поверхности воды или нижней границы льда. При переводе единиц освещенности принимали, что 1 люкс соответствует 1.464·10⁻³ ватт/м².

Рассчитывали среднее значение и стандартное отклонение. Для выявления взаимосвязей между переменными применяли ранговую корреляцию Спирмена. Значимые различия между двумя группами переменных принимали при *p* < 0.05. Использовали статистическую программу STATISTICA 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В табл. 1 приведены основные физико-химические характеристики озер. Безледный период на оз. Кривое длится с середины мая—начала июня до ноября, в остальное время оно покрыто льдом толщиной до 0.8 м. Лед на оз. Круглое образуется в конце октября, на 10–20 сут раньше, чем на оз. Кривое. Температура воды в зимний период опускалась до 0.8°C в оз. Круглое и до 0.3°C в оз. Кривое. Осеннее охлаждение происходит медленнее в оз. Кривое, чем в оз. Круглое. В последнем минимальные температуры воды отмечали уже в ноябре. Весенний прогрев воды оз. Круглое начинается в начале апреля, на ~ 10–20 суток раньше, чем в оз. Кривое. Гомотермия (4–5°C) бывает весной после схода льда (начало июня) и в сентябре–октябре.

Таблица 1. Основные физико-химические параметры исследованных озер

Показатель	оз. Кривое	оз. Круглое
Площадь, км ²	0.5	0.1
Средняя (максимальная) глубина, м	12 (32)	2 (4)
Прозрачность воды, м	4–8	0.9–1.8
Цветность воды, Pt-Co	25–30	150–160
Минерализация, мг/л	72–88	27–50
Ca ²⁺	5.8–7.4	2.4–3.9
HCO ₃ ⁻	28.6–31.2	11.6–25.5
O ₂ поверхность	8.6–12.1	7.8–11.2
O ₂ дно, мг/л	0–12.0	0–14.2
pH	6.6–7.7	5.9–6.7
Гуминовые кислоты, мг/л*	0.028	0.15–0.21
C _{общ} , мг/л*	6.4	22.6
N _{общ} , мкг/л*	1860–4110	1620–4430
P _{общ} , мкг/л*	14–74	18–162
Fe, мкг/л*	4–280	76–500

* По: (De Hoyos, 1998).

Освещенность на глубине 1 м в зимний период в обоих озерах была близка к нулю. Низкие значения, когда свет лимитирует развитие фитопланктона (<1.6 ватт/м²), зарегистрированы с середины октября до начала апреля. Максимальное количество света подо льдом в оз. Кривое достигало 8 ватт/м², в оз. Круглое — 4 ватт/м². Зимой в придонных слоях воды присутствовала гипоксия.

В подледном фитопланктоне обоих озер в зимний период доминировали цианобактерии (10–25%), диатомовые (10–15%) и криптофитовые (10–40%) водоросли (табл. 2). Биомасса варьировала от 0.003 до 0.083 мг/л зимой и возрастала весной до 0.65 мг/л.

Весной биомасса фитопланктона в оз. Кривое увеличивалась за счет развития динофитовых *Peridinium aciculiferum* Lemmerm. (рис. 2, рис. 3), в оз. Круглое — диатомовых *Aulacoseira subarctica* (O.Müll.) E.Y.Naw., рост которых начинался непосредственно перед сходом льда. В оз. Кривое подо льдом (30 марта 2020 г.) в массе отмечены цианобактерии *Coelosphaerium kuetzingianum* Nägeli и *Phormidium irriguum* (Kütz. ex Gomont) Anagn. & Komárek. Колонии этих цианобактерий формировали крупные (до 7 мм) комочки светло-коричневого цвета.

Зимой (декабрь–февраль) средняя концентрация хлорофилла (Хл) *a* в фитопланктоне оз. Кривое была 0.43 мкг/л (табл. 2). Доля вспомогательных пигментов сравнительно невысока, достигая 30% для Хл *b* и 68% — Хл *c* относительно Хл *a*. Соотношение каротиноидов и Хл *a* было 1.45. Содержание Хл *a* в подледной воде было наибольшим

в начале апреля (2.74 мкг/л). После схода льда Хл *a* многократно возрос — с 0.29 до 4.10 мкг/л.

В оз. Круглое в зимне-весенний период концентрация Хл *a* в среднем составляла 0.3 мкг/л. Содержание вспомогательных пигментов относительно Хл *a* было высоким: 100% для Хл *b* и 287% для Хл *c*, при этом соотношение каротиноидов и Хл *a* достигало 4.06.

Состав водорослей льда сходен с их составом в подледной воде. Биомасса криофлоры оз. Кривое на порядок выше в нижнем слое льда (0.04 мг/л), по сравнению с верхним (0.003 мг/л). В оз. Круглое биомасса криофлоры была 0.01 мг/л в нижнем слое льда, и в 10 раз меньше в верхнем слое. Цианобактерии *Phormidium* sp. и зеленые водоросли *Botryococcus braunii* доминировали в обоих озерах, в оз. Круглое к ним присоединились диатомовые *Asterionella formosa* и жгутиковые *Katablepharis ovalis*.

Содержание Хл *a* в нижнем слое льда было в два раза выше, чем в верхнем слое 0.05–0.67 мкг/л и 0.01–0.26 мкг/л соответственно. Соотношение содержания каротиноидов и Хл *a* в криофлоре достигало в белом льду 4.0 мкг/л, в кристаллическом — 2.8 мкг/л. Концентрация Хл *a* в нижних слоях льда (~0.3 мкг/л) почти совпадала с его содержанием в озерной воде в декабре в период формирования ледового покрова.

Корреляции общей биомассы фитопланктона и его основных групп с содержанием фитопигментов, уровнем освещенности и температурой воды приведены в табл. 3. Биомасса фитопланктона в оз. Круглое и все фитопигменты положительно связаны с температурой и освещенностью.

Таблица 2. Доминирующие виды, средняя биомасса (В, мг/л) и содержание хлорофилла *a* (Хл *a*, мкг/л) фитопланктона озер в различные сезоны исследования 2019–2021 гг.

оз. Кривое			оз. Круглое		
Доминанты	В, мг/л	Хл <i>a</i> , мкг/л	Доминанты	В, мг/л	Хл <i>a</i> , мкг/л
Зима (декабрь–февраль)					
<i>Phormidium</i> , <i>Cryptomonas</i>	0.078 ± 0.018	0.43 ± 0.05	<i>Komma caudata</i> , <i>Cryptomonas</i>	0.0015 ± 0.0003	0.29 ± 0.03
Весна (март–май)					
<i>Peridinium aciculiferum</i> , <i>Gymnodinium</i> , <i>Phormidium</i> sp., <i>Komma caudata</i> (Geitler) Hill, <i>Cryptomonas</i> spp.	0.23 ± 0.074	1.18 ± 0.25	<i>Komma caudata</i> , <i>Katablepharis ovalis</i> Skuja, <i>Botryococcus braunii</i> Kützing, <i>Aulacoseira subarctica</i>	0.027 ± 0.026	0.55 ± 0.06
Лето (июнь–август)					
<i>Asterionella formosa</i> Hassall, <i>Peridinium</i> sp., <i>Phormidium</i> sp., <i>Cryptomonas</i> spp., <i>Dolichospermum</i> sp.	0.156 ± 0.026	1.57 ± 0.15	<i>Dinobryon divergens</i> (O.E.Imhof), <i>Botryococcus braunii</i> , <i>Cryptomonas</i> spp., <i>Aulacoseira subarctica</i>	0.118 ± 0.039	2.30 ± 0.36
Осень (сентябрь–ноябрь)					
<i>Dolichospermum</i> sp., <i>Phormidium</i> sp., <i>Cryptomonas</i> spp., <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>Botryococcus braunii</i>	0.099 ± 0.038	1.77 ± 0.26	<i>Cryptomonas</i> spp., <i>Aulacoseira subarctica</i> , <i>Botryococcus braunii</i> , <i>Dolichospermum</i> sp.	0.051 ± 0.007	2.13 ± 0.45

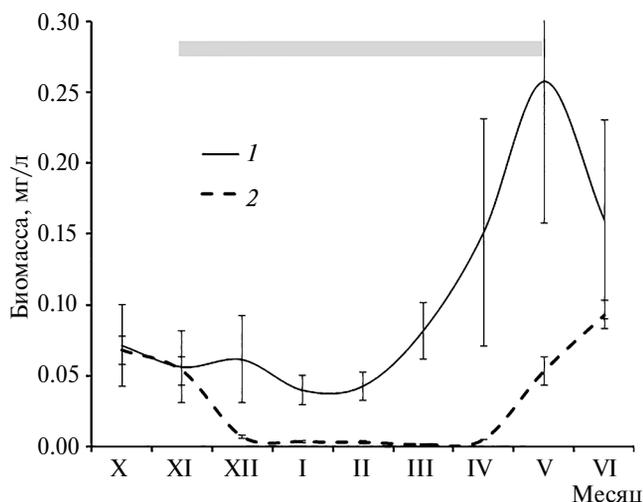


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона с октября по июнь в оз. Кривое (1) и оз. Круглое (2). Серым цветом обозначен период ледостава. Приведены средние данные 2019–2021 гг.

Биомасса отдельных групп в этом озере не коррелировала с какими-либо показателями. В оз. Кривое биомассы криптофитовых водорослей обратно пропорционально связаны с освещенностью и биомассой цианобактерий и диатомовых ($R = -0.59$). При этом биомассы цианобактерий обратно пропорциональны температуре, освещенности и содержанию Хл *a* и каротиноидов. Биомассы золотистых положительно связаны с температурой и Хл *b* (табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенное исследование выявило, что весенний фитопланктон сформирован в основном несколькими видами жгутиковых форм криптофитовых, золотистых и динофитовых водорослей. По своей величине эти биомассы превышают летние величины (табл. 2). Сходный состав и весенний (после таяния льда) максимум фитопланктона отмечали и в прежние годы (Никулина, 2016), однако из-за недоучета фитопланктона в апреле–начале мая (подо льдом) сделан ошибочный вывод, что весенний максимум развития водорослей планктона (0.14–0.29 мг/л (Никулина, 2016)), как правило, ниже летнего. Полученные новые данные по подледному весеннему периоду в оз. Кривое выявили в несколько раз более высокие величины (0.65 мг/л) биомасс фитопланктона, что позволяет считать весенний подледный период важнейшим в формировании общей продуктивности озера, именно в это время наблюдается максимальное развитие водорослей (рис. 2).

Цианобактерии *Phormidium* sp. и зеленые водоросли *Botryococcus braunii* на этапе зимней сукцес-

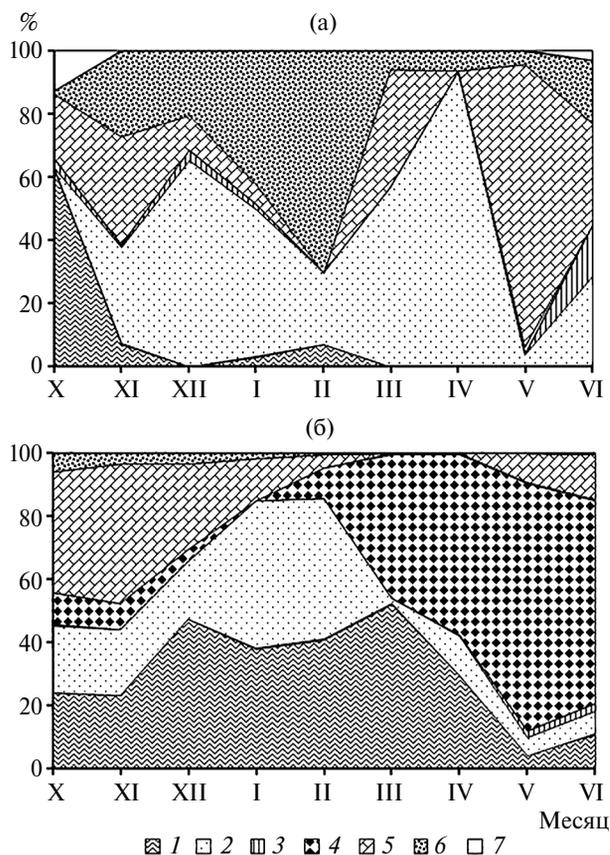


Рис. 3. Структура биомассы фитопланктона оз. Кривое (а) и оз. Круглое (б). 1 – Cyanobacteria, 2 – Cryptophyta, 3 – Chrysophyta, 4 – Dinophyta, 5 – Bacillariophyta, 6 – Chlorophyta, 7 – Charophyta.

сии определяют структуру планктона в обоих озерах. Ранней весной на смену зимним доминантам приходили динофитовые *Peridinium aciculiferum* в оз. Кривое и диатомовые *Aulacoseira subarctica* в оз. Круглое. Диатомовые водоросли *A. baicalensis* (дать автора вида), *A. islandica* (дать автора вида), *Stephanodiscus meyeri* (дать автора вида) и *Synedra* sp. могут вносить важный вклад в биомассу весеннего фитопланктона во многих олиготрофных водоемах, например, в оз. Байкал, Ладожское, Онежское и других (Petrova, 1987; Popovskaya et al., 2015; Sharov, Denisov, 2021). Однако, в оз. Кривое диатомовые были слабо развиты ($\leq 10\%$ по биомассе). Бедность разнообразия диатомовых и их низкие биомассы — характерная черта изученных озер, они обратно пропорционально связаны с количеством динофитовых.

В конце весны–начале лета (июнь) в обилии развивались золотистые водоросли (*Dinobryon* и *Uroglena*). Гидрологические условия изученных озер (низкое содержание минеральных солей, pH и олиготрофный статус) благоприятны для роста и размножения золотистых водорослей (De Hoyos

et al., 1998). Биомасса золотистых положительно коррелировала с температурой воды ($R = 0.56$), что подтверждает их важную роль в биомассе фитопланктона по мере роста температуры весной.

Сходная сукцессия и доминирование такого же комплекса видов — характерная черта других субарктических озер (Eloranta et al., 1995). Например, в озерах финской Лапландии основу фитопланктона часто представляли золотистые *Uroglena* sp., *Chrysococcus* spp., *Dinobryon* spp. и диатомовые *Cyclotella* spp. (Forsström et al., 2005).

Считается, что активность подледного фитопланктона в континентальных водоемах невысока из-за низкой освещенности (Österler, 2017). Освещенность лимитирует фитопланктон при температуре воды 5°C и $<0.9\text{--}0.2$ моль фотонов/($\text{м}^2 \cdot \text{сут}$) (Reynolds, 2006) или $7.0\text{--}1.6$ Вт/ м^2 соответственно. Доминирование цианобактерий в темное вре-

мя (зимой) связано с их способностью адаптироваться к низкой освещенности. Это происходит благодаря наличию особых пигментов — фикобилипротеинов (Oliver, Ganf, 2000). Крптофитовые и динофитовые водоросли, которые также доминировали в подледном фитопланктоне, получают преимущество перед автотрофами при низкой освещенности в силу способности к миксотрофии.

Освещенность в подледный период была низкой в изученных озерах, что связано с наличием снега на льду. При отсутствии снега свет проникает до глубины >30 м, и стимулирует развитие фитопланктона оз. Байкал (Popovskaya et al., 2015) и водорослевых матов на дне озер Антарктиды (Sharov et al., 2015).

В изученных озерах и в большинстве водоемов Карелии подледный фитопланктон в видовом отношении был богаче сообществ льда (Генкал,

Таблица 3. Ранговая корреляция Спирмена

Показатель	Биомасса основных групп фитопланктона							Общая биомасса
	Cyanophyta	Cryptophyta	Chrysophyta	Dynophyta	Bacillariophyta	Chlorophyta	Charophyta	
оз. Круглое								
Хл <i>a</i>	0.51	−0.34	0.13	−0.42	0.37	0.11	−0.40	0.85
Хл <i>b</i>	0.29	−0.54	−0.04	−0.29	0.63	−0.17	−0.13	0.74
Хл <i>c</i>	0.11	−0.41	−0.05	−0.02	0.61	−0.11	−0.28	0.65
каротины	0.36	−0.36	−0.06	−0.30	0.53	−0.08	−0.42	0.81
к/а	−0.46	0.26	−0.41	0.45	−0.15	−0.25	0.39	−0.80
<i>T</i> , °C	0.41	−0.37	0.38	−0.47	0.35	−0.05	−0.08	0.72
Свет	0.24	−0.33	0.16	−0.30	0.32	−0.11	−0.26	0.61
оз. Кривое, ст. 1								
Хл <i>a</i>	−0.51	−0.14	0.49	0.10	0.45	−0.06	0.17	0.13
Хл <i>b</i>	−0.45	−0.08	0.52	0.04	0.42	0.12	0.40	−0.23
Хл <i>c</i>	−0.28	0.15	0.45	−0.09	0.17	0.10	0.22	−0.10
каротины	−0.60	−0.19	0.50	0.24	0.33	−0.10	0.23	0.10
к/а	0.24	0.16	−0.42	0.07	−0.52	−0.04	0.01	−0.20
<i>T</i> , °C	−0.40	−0.41	0.56	0.13	0.43	−0.22	0.19	0.03
Свет	−0.37	−0.50	0.33	0.26	0.18	−0.31	0.03	0.12
оз. Кривое, ст. 2								
Хл <i>a</i>	−0.93	0.45	0.23	0.23	0.35	0.28	−0.02	0.01
Хл <i>b</i>	−0.59	0.05	0.17	0.22	0.13	0.20	−0.01	0.05
Хл <i>c</i>	−0.36	0.10	0.15	−0.15	0.27	0.41	0.12	−0.05
каротины	−0.75	0.31	0.19	0.33	−0.01	0.05	−0.15	0.17
к/а	0.91	−0.49	−0.21	−0.33	−0.36	−0.23	0.19	−0.15
<i>T</i> , °C	−0.78	0.30	0.50	0.40	0.07	−0.02	−0.15	0.18
Свет	−0.83	0.32	0.53	0.52	−0.03	−0.11	−0.26	0.27

Примечание. к/а — пигментный индекс (отношение концентрации каротиноидов к концентрации Хл *a*). Жирным шрифтом отмечены корреляции, значимые при $p < 0.05$.

Комулайнен, 2020). Пресноводный лед существует значительно более короткое время, чем морской, а система пор и каналов возникает только весной при его таянии (Salonen et al., 2009), поэтому зимой в плотном льду присутствуют только вмерзшие в него водоросли в неактивном состоянии. Они сохраняют жизнеспособность и возвращаются к активной жизни при таянии льда (Afonina et al., 2017). В отдельных случаях водоросли во льду сохраняют высокую активность (Bondarenko et al., 2012) и их обилие в нижнем слое льда может быть даже выше, чем в подледной воде (Баженова, Коржова, 2014). Обилие ледовых водорослей определяется совокупностью факторов, основные из которых — условия освещенности, зависящие от толщины льда и снежного покрова (Riedel et al., 2008), концентрация биогенных элементов (Smith et al., 1997), морфология нижней поверхности льда (Mundy et al., 2007).

Увеличение доли вспомогательных пигментов в фитопланктоне и концентрации каротиноидов (значения пигментного индекса $k/a > 1$) свидетельствует о структурно-функциональных перестройках в фитопланктоне и снижении его функциональной активности при неблагоприятном воздействии факторов окружающей среды, как естественных, так и техногенных (Минеева, 2004). Фитопланктон в указанный период исследования имел низкую фотосинтетическую активность. Наиболее высокое отношение концентрации каротиноидов к концентрации Хл a (1.7–19.4) отмечено во льду, особенно в его верхних слоях, что свидетельствует об отсутствии фотосинтетической активности водорослей.

Освещенность, температура и уровень содержания фитопигментов определяют продуктивность системы, но в изученный период они не лимитируют динамику тех или иных групп водорослей в этих озерах, кроме цианобактерий. Цианобактерии обратно пропорционально связаны с температурой и освещенностью. По-видимому, они более адаптированы к условиям истощения пищевых ресурсов (поскольку способны фиксировать азот) и в осенний, и в зимний период (пример — оз. Кривое) и получают преимущество в это время.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют о несущественном различии в составе зимних доминирующих видов и динамике биомассы фитопланктона между светлым глубоководным и гумифицированным мелководным озером. В гумифицированном оз. Круглое подледное развитие фитопланктона было слабее, чем в оз. Кривое. В обоих озерах динамика фитопланктона характеризуется ранневесенним пиком, который может превышать летний пик и вносить вклад в форми-

рование общей продуктивности северных озер. Этот период должен учитываться при изучении сукцессии планктона озер. В оз. Кривое с неокрашенной гумусом водой количественное развитие фитопланктона в конце подледного периода было сравнимо или выше, чем в период открытой воды.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 19-04-01000 и при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках государственных заданий № 122031100274-7 и 124032100076-2.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баженова О.П., Коржова Л.В. 2014. Кривофитон озера Калач (Омская область) // Сиб. экол. журн. Т. 21. № 1. С. 61.
- Генкал С.И., Комулайнен С.Ф. 2020. Диатомовые водоросли льда и подледной воды некоторых озер Карелии // Ботан. журн. Т. 105. № 2. С. 159. <https://doi.org/10.31857/S0006813621050033>
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Никулина В.Н. 2016. Многолетние изменения фитопланктона в водоеме, не подверженном антропогенному воздействию (озеро Кривое, Северная Карелия) // Тр. Зоол. ин-та РАН. Т. 320. № 3. С. 336.
- Afonina E.Yu., Tashlikova N.A., Tsybekmitova G.Ts., Obyazov V.A. 2017. Algae and invertebrates in freshwater ice (Zabaikalsky krai) // Kriosfera Zemli. V. 21(5). P. 60. [https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5\(60-68\)](https://doi.org/10.21782/EC1560-7496-2017-5(60-68))
- Bondarenko N.A., Belykh O.I., Golobokova L.P. et al. 2012. Stratified distribution of nutrients and extremophile biota within freshwater ice covering the surface of Lake Baikal // J. Microbiol. V. 50. P. 8. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-1251-1>
- De Hoyos C., Aldasoro J.J., Toro M., Comín F.A. 1998. Specific composition and ecology of chrysophyte flagellates in Lake Sanabria (NW Spain) // Phytoplankton and Trophic Gradients. Developments in Hydrobiology. V. 129. Dordrecht: Springer. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9_25
- Duthie H., Hart C.J. 1987. The phytoplankton of the subarctic Canadian Great Lakes // Archiv für Hydrobiologie. Beiheft Ergebnisseder Limnologie. V. 25. № 1. P. 9.
- Eloranta P., Sandgren C.D., Smol J.P., Kristiansen J. 1995. Biogeography of chrysophytes in Finnish lakes. Chrysophyte algae. Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge UniV. Press. P. 214.
- Forsström L., Sorvari S., Korhola A. et al. 2005. Seasonality of phytoplankton in subarctic Lake Saanajärvi in NW Finnish Lapland // Polar Biol. V. 28. P. 846. <https://doi.org/10.1007/s00300-005-0008-2>

- Hamilton, D.P., Salmaso, N., Paerl, H.W.* 2016. Mitigating harmful cyanobacterial blooms: strategies for control of nitrogen and phosphorus loads // *Aquat. Ecol.* V. 50. P. 351–366.
<https://doi.org/10.1007/s10452-016-9594-z>
- Hillebrand H., Dürselen C.-D., Kirschtel D. et al.* 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae // *J. Phycology.* V. 35. P. 403.
<https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x>
- Kalinkina N.M., Tekanova E.V., Ryzhakov A.V.* 2020. Brownification and its consequences for the ecosystems of Lake Onego and Vygozerskoe reservoir under influence of climatic and anthropogenic factors // *Limnology and Freshwater Biol.* № 4. P. 667.
<https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-667>
- Maximov A.A.* 2021. Population dynamics of the glacial relict amphipods in a subarctic lake: role of density-dependent and density-independent factors // *Ecology and Evolution.* № 11. P. 15905.
<https://doi.org/10.1002/ece3.8260>
- Mundy C.J., Barber D.G., Michel C. et al.* 2007. Linking ice structure and microscale variability of algal biomass in Arctic first-year sea ice using an in situ photographic technique // *Polar Biol.* V. 30. P. 1099.
<https://doi.org/10.1007/s00300-007-0267-1>
- Okhapkin, A., Sharagina, E., Kulizin, P., Startseva, N., Vodeneeva, E., 2022.* Phytoplankton community structure in highly-mineralized small gypsum karst lake (Russia). *Microorganisms* № 10, P. 386.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms10020386>
- Oliver R., Ganf G.* 2000. *Freshwater Blooms // The Ecology of Cyanobacteria: Their Diversity in Time and Space.* The Netherlands: Kluwer Acad. Publ. P. 149.
- Öterler B.* 2017. Winter Phytoplankton Composition Occurring in a Temporarily Ice-Covered Lake: a Case Study // *P. J. Environ. Stud.* V. 26. № 6. P. 2677.
<https://doi.org/10.15244/pjoes/74015>
- Paerl H.W., Huisman J.* 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms // *Environmental Microbiology Reports.* № 1. P. 27.
<https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>
- Petrova N.* 1987. The phytoplankton of Ladoga and Onega lakes and its recent successional changes // *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* V. 25. P. 11.
- Popovskaya G.I., Usol'tseva M.V., Domysheva V.M. et al.* 2015. The spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal during 2007–2011 // *Geography and Natural Resources.* V. 36. № 3. P. 253.
- Reynolds C.S.* 2006. *The ecology of phytoplankton.* Cambridge: Cambridge UniV. Press.
- Riedel A., Michel C., Gosselin M., LeBlanc B.* 2008. Winter-spring dynamics in sea-ice carbon cycling in the coastal Arctic Ocean // *J. Mar. Syst.* V. 74. P. 918.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.01.003>
- Salonen K., Leppäranta M., Viljanen M., Gulati R.D.* 2009. Perspectives in winter limnology: closing the annual cycle of freezing lakes // *Aquat. Ecol.* V. 43. P. 609.
<https://doi.org/10.1007/s10452-009-9278-z>
- Senar O.E., Creed I.F., Trick C.G.* 2021. Lake browning may fuel phytoplankton biomass and trigger shifts in phytoplankton communities in temperate lakes // *Aquat. Sci.* V. 83. № 21.
<https://doi.org/10.1007/s00027-021-00780-0>
- Sharov A., Denisov D.* 2021. *Algae of Lakes in the European North of Russia // Lake Water: Properties and Uses (Case Studies of Hydrochemistry and Hydrobiology of Lakes in Northwest Russia).* New York: Nova Science Publ. P. 153.
- Sharov A.N., Berezina N.A., Nazarova L.E. et al.* 2014. Links between biota and climate-related variables in the Baltic region using Lake Onega as an example // *Oceanologia.* V. 56. № 2. P. 291.
- Sharov A.N., Berezina N.A., Tolstikov A.V.* 2015. Life under ice in the perennial ice-covered Lake Glubokoe in Summer (East Antarctica) // *Lakes and Reservoirs: Research and Management.* V. 20. P. 120.
- Smith R.E.H., Gosselin M., Taguchi S.* 1997. The influence of major inorganic nutrients on the growth and physiology of high arctic ice algae // *J. Mar. Systems.* V. 11(2). P. 63.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00028-0](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00028-0)
- Suarez E.L., Tiffay M.-C., Kalinkina N. et al.* 2019. Diurnal variation in the convection-driven vertical distribution of phytoplankton under ice and after ice-off in the large Lake Onego (Russia) // *Inland Waters.* V. 9. № 2. P. 193.
<https://doi.org/10.1080/20442041.2018.1559582>
- Terentjev P.M., Berezina N.A.* 2022. Ecological and Morphological Characteristics and Feeding of Perch (*Perca fluviatilis*) in the Autumn–Winter Period in Dystrophic and Oligotrophic Lakes of Northern Karelia (Russia) // *Inland Water Biol.* V. 15(6). P. 915–928.
<https://doi.org/10.1134/S1995082922060177>
- UNESCO. 1966. Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR — UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments (pP. 9–18). Paris: UNESCO.
- Winberg G.G., Alimov A.F., Boullion V.V. et al.* 1973. Biological productivity of two subarctic lakes // *Freshwater Biol.* V. 3(2). P. 177.

Features of the under Ice Development of Phytoplankton in Northern Lakes

A. N. Sharov^{1*}, N. A. Berezina², A. A. Maximov², O. B. Maximova³

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

²*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

³*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Saint Petersburg branch, Saint Petersburg, Russia*

**e-mail: sharov@ibiw.ru*

The structure of phytoplankton during the under ice period in northern oligotrophic lakes (Lake Krivoe and Lake Krugloe) is considered and its level of development during ice melt is assessed. In winter (2019–2021), cyanobacteria, diatoms and cryptophyte algae were noted in phytoplankton. The phytoplankton spring increase in Lake Krivoe was due to the development of the dinophyte *Peridinium aciculiferum*, and in Lake Krugloe - the diatom *Aulacoseira subarctica*. Biomass varied from 0.003 to 0.083 mg/L in winter and up to 0.65 mg/L in spring. The spring peak (April–May) of phytoplankton is associated with the development of dinophyte algae and exceeds summer values. The average Chl a concentration in plankton reached 0.3–0.4 µg/L. The cryoflora contained algae frozen into the ice in an inactive state (0.003–0.04 mg/L). The development of phytoplankton under the ice makes an important contribution to the productivity of northern lakes.

Keywords: ice algal flora, phytoplankton, cryoflora, dominants, biomass, chlorophyll

УДК 574.583

ОСОБЕННОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ПО ДЛИНЕ р. УРАЛ В УСЛОВИЯХ ЭВТРОФИРОВАНИЯ

© 2024 г. А. В. Гончаров^{а,*}, Е. Г. Сахарова^б, Н. Л. Фролова^а, В. О. Полянин^с

^аМосковский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^сИнститут водных проблем Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: tata15333@mail.ru

Поступила в редакцию 28.01.2023 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 07.06.2023 г.

Впервые изучено изменение показателей фитопланктона по длине р. Урал от г. Верхнеуральск до г. Оренбург (на участке >1000 км). Выявлено мощное эвтрофирующее воздействие г. Магнитогорск на реку на протяжении >150 км. Биомасса фитопланктона на данном участке сильно возрастает, составляя в среднем ~15 мг/л (при доминировании цианобактерий *Microcystis aeruginosa* (Kützing) Kützing, показатель видового разнообразия (индекс Шеннона), наоборот, снижается до экстремально низкого значения 0.25. Это свидетельствует о существенном угнетении планктонного сообщества и ухудшении качества воды. В р. Урал выше данного участка (от г. Верхнеуральск до Магнитогорского водохранилища), а также ниже его (от г. Орск до г. Оренбург) биомасса составляет 1.6–1.7 мг/л, индекс Шеннона – 3.3–3.5 (в среднем для каждого участка), т.е. условия существования планктона на верхнем и нижнем участках благоприятны. При этом участки различаются по составу водорослей: на верхнем участке доминируют диатомовые, на нижнем – преимущественно зеленые. Возможно, это связано с географическими факторами: на севере р. Урал протекает в лесостепной зоне, к югу переходит в степную.

Ключевые слова: цветение воды, цианобактерии, загрязнение реки, Магнитогорское водохранилище, видовое разнообразие, индекс Шеннона, сапробность

DOI: 10.31857/S0320965224010094 EDN: zacjwc

ВВЕДЕНИЕ

Урал — одна из наиболее крупных рек Европы, по протяженности — третья после рек Волга и Дунай. Однако по своей водности она находится примерно на сороковом месте. Физико-географические условия формирования стока таковы, что средний годовой расход воды в р. Урал почти в 20 раз меньше, чем в р. Волга (Вода..., 2000). Кроме того, сток реки распределен крайне неравномерно — 70–80% его приходится на весенний период (Магрицкий и др., 2018). Это создает проблемы для экономики и проживающего здесь населения (Eremkina et al., 2022).

Верховья р. Урал расположены в лесостепной зоне, основная часть — в степной, т.е. в районах с разными природно-климатическими условиями (Чибилев, 2008). На реке расположены крупные города — Магнитогорск, Орск, Оренбург. Имеются крупнейшие предприятия горнодобывающей и перерабатывающей промышленности. Поэтому можно ожидать, что сравнительно маловодная

река в условиях сильного техногенного воздействия может сильно загрязняться. Значительное влияние на фитопланктон могут оказать и достаточно крупные водохранилища — Верхнеуральское, Магнитогорское, Ириклинское.

Гидробиологическому изучению р. Урал уделяли мало внимания (Гареев, Фатхутдинова, 2017). Если по р. Волга совершаются ежегодные экспедиции Института биологии внутренних вод РАН (Минеева и др., 2016; Минеева и др., 2022), то по р. Урал имеются лишь отдельные работы, где в разные периоды времени рассмотрен планктон некоторых участков: Орск–Оренбург–Илек (Гидробиология ..., 1971; Алехина и др., 2019), в районе Ириклинского водохранилища (Соловьев, 2003; Джаяни, 2020).

Цель работы — исследовать состояние фитопланктона по длине р. Урал от г. Верхнеуральск до г. Оренбург (>1000 км) в условиях антропогенного воздействия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в межень 16–24 августа 2022 г. в пределах российской части бассейна р. Урал (рис. 1, табл. 1). Ширина реки в местах сбора изменялась от 15–20 м в районе г. Верхнеуральск до 100 м ниже г. Оренбург (у пос. Шуваловка). Скорость течения — от 0.1 м/с до 0.6 м/с (в среднем 0.3 м/с). Донные отложения, преимущественно, гравийно-галечно-песчаные. Обследование проводили при одинаковых гидрометеорологических условиях, характеризующихся теплой погодой и отсутствием осадков. Температура воды была в пределах 19–25°C (в разное время суток); ниже Ириклинского водохранилища — 15°C (влияние донного водоспуска).

Участки обследования выбирали выше и ниже основных источников антропогенного воздействия. Пробы воды для определения фитопланктона отбирали батометром из поверхностного горизонта (0.3 м) в одной точке (для каждой станции) посередине реки, фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты.

Фитопланктон концентрировали прямой фильтрацией под слабым давлением последовательно через мембранные фильтры “Влади-пор” с диаметром пор 5 и 1.2 мкм. Далее пробы сгущали до объема 5 мл и повторно фиксировали. Водоросли подсчитывали в камере Нажотта, биомассу фитопланктона определяли с помощью счетно-объемного метода (Методика..., 1975). Для получения линейных размеров измеряли клетки каждого встреченного организма. Видовое разнообразие фитопланктона оценивали с помощью индексов Шеннона и Пиелу (Одум, 1986), сапробность — по Пантле и Букку в модификации Сла-



Рис. 1. Схема расположения пунктов обследования (1-14) р. Урал в августе 2022 г.

дечека (Sladecsek, 1973). Отнесение видов к зонам сапробности проводили по Р. Веглу (Wegll, 1983).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Состав и количественные характеристики фитопланктона. В составе фитопланктона р. Урал выявлено 150 видов и форм водорослей. Наибольшим видовым богатством характеризовался отдел зеленых водорослей (*Chlorophyta*) — 79 видов, 36 видов относилось к отделу диатомовых водорослей (*Bacillariophyta*), 16 — цианобактерий (*Cyanophyta*), шесть — золотистых (*Chrysophyta*), пять — криптофитовых (*Cryptophyta*), по три вида — к отделам эвгленовых (*Euglenophyta*) и динофитовых (*Dinophyta*), два — желто-зеленых (*Xantophyta*) водорослей.

Таблица 1. Расположение пунктов обследования р. Урал в августе 2022 г.

Станция	Местонахождение	Координаты: с.ш., в.д.
1	Выше г. Верхнеуральск	53.88978455, 59.18213798
2	Выше пос. Кожанов	53.798839995, 59.119796005
3	Верхнеуральское вдхр.	53.592291995, 59.14991198
4	Выше моста к пос. Верхнекизильское	53.536177962, 59.077050995
5	Магнитогорское вдхр.	53.327256940, 59.049577995
6	1.5 км ниже Магнитогорского вдхр.	53.310446967, 59.089695011
7	пос. Янгельский	53.128301973, 58.993038005
8	Ниже пос. Пролетарка	52.763030984, 58.912224005
9	Выше пос. Урал	52.276300984, 58.904526984
10	Ниже Ириклинского вдхр.	51.632637962, 58.609624016
11	Выше г. Орск	51.344527951, 58.748571005
12	Ниже г. Орск	51.239299962, 57.342448016
13	Выше г. Оренбург	51.718526038, 55.288837016
14	Ниже г. Оренбург (ниже пос. Шуваловка)	51.729849984, 54.649127005

Наиболее выраженное развитие микроводорослей зарегистрировано в верхнем бьефе Магнитогорского вдхр. (особенно в его приплотинной части) и на участке протяженностью ~150 км ниже по течению реки (рис. 2), где биомасса фитопланктона изменялась от 10.9 мг/л на ст. 6 (в 1.5 км ниже плотины Магнитогорского вдхр.) до 23 мг/л на ст. 7 (у пос. Янгельский). Полученные значения соответствуют гипертрофному состоянию водных объектов, что неблагоприятным образом сказывается на качестве воды и условиях существования водных организмов. Анализ соотношения основных групп водорослей показал, что на рассматриваемом участке реки цветение вызвано цианобактериями, среди которых доминирует один вид — *Microcystis aeruginosa* (рис. 3).

Для р. Урал в целом прослеживается пространственная неоднородность в составе фитопланктона. Это видно по доминирующим видам, представленным в табл. 2. Выше участка между Магнитогорским и Ириклинским водохранилищами (где получили массовое развитие цианобактерии), преобладали диатомовые водоросли, ниже распространены преимущественно, зеленые (рис. 3). И в том, и в другом случае биомасса фитопланктона была невелика — в пределах 0.2–4.2 мг/л (рис. 2).

Видовое разнообразие фитопланктона и сапробность. Один из наиболее важных показателей экологического состояния водных объектов — индекс видового разнообразия (индекс Шеннона). Считается, что видовое разнообразие увеличива-

ется при улучшении условий существования организмов. На рис. 4а видно, что в средней части р. Урал наблюдаются чрезвычайно низкие значения этого показателя, свидетельствующее, что фитопланктон находится здесь в угнетенном состоянии из-за эвтрофирования реки, начинающегося от Магнитогорского вдхр.

Индекс Шеннона, по существу, включает в себя две характеристики: число видов (видовое богатство) и выровненность сообщества, определяемую индексом Пиелу, который принимает наибольшее значение, если все особи сообщества относятся к разным видам, наименьшее — когда все особи принадлежат одному виду (Magurran, 1988). Число видов, найденных на отдельных участках р. Урал, сильно снижается в Магнитогорском вдхр. и затем постепенно восстанавливается до первоначальных значений вплоть до пос. Пролетарка (рис. 4б). Наблюдаемое снижение числа видов не столь значительное, как у индекса Шеннона. Между тем, вторая составляющая этого показателя — индекс Пиелу — почти повторяет изменения индекса Шеннона (рис. 4в) и, таким образом, вносит основной вклад в его величину. Следует учитывать, что малые значения индекса Пиелу обусловлены подавляющим доминированием одного вида — *Microcystis aeruginosa*.

Низкое значение индекса Шеннона ниже Ириклинского вдхр. (1.1) — (рис. 4а) обусловлено низкой выровненностью сообщества — индекс Пиелу 0.21 (рис. 4в). Это вызвано доминированием

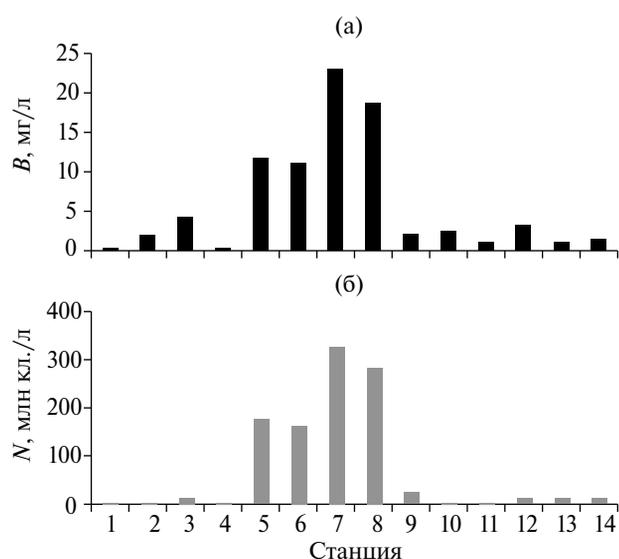


Рис. 2. Биомасса (а) и численность (б) фитопланктона в воде р. Урал (август 2022 г.).

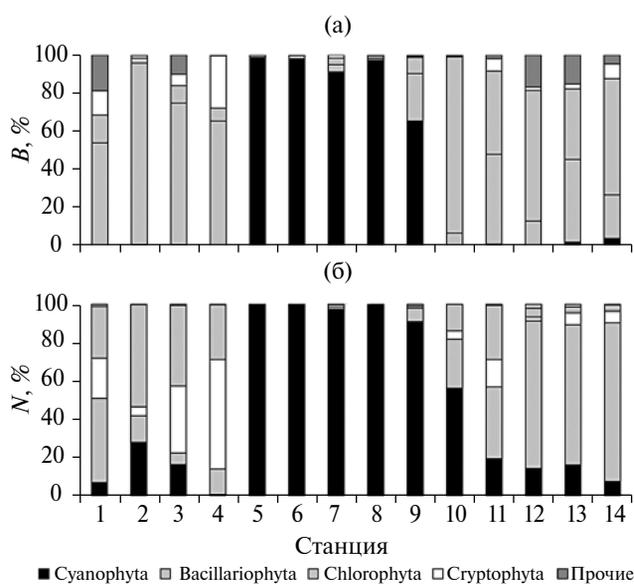


Рис. 3. Относительная доля (%) основных отделов водорослей в численности (а) и биомассе (б) фитопланктона р. Урал (август 2022 г.).

Таблица 2. Список доминирующих видов фитопланктона ($\geq 10\%$ общей биомассы) различных участков р. Урал

Таксон	Станция													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Цианобактерии														
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing	–	–	–	–	+	+	+	+	+	–	–	–	–	–
Бациллярные														
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	+	–	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	+
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	–	+	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	+	–
<i>Navicula capitatoradiata</i> H. Germain ex Gasse	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Криптофиты														
<i>Chroomonas acuta</i> Utermöhl	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Cryptomonas curvata</i> Ehrenberg	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Динофиты														
<i>Peridiniopsis</i> sp.	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–
Хлорофиты														
<i>Chlamydomonas</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> H.C. Wood	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Mougeotia</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–	–
<i>Spyrogira</i> sp.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–

Примечание. “+” – присутствие вида, “–” – отсутствие.

цианобактерий, поступающих из водохранилища (в самом водоеме пробы мы не отбирали).

Индекс сапробности изменяется в р. Урал в небольшом диапазоне — от 1.9 до 2.2 (рис. 4г). Вопреки ожиданиям, сапробность в Магнитогорском вдхр. и ниже него не увеличивается. Наибольшие значения (>2.0) наблюдаются выше Магнитогорского вдхр. и затем ниже г. Оренбург.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализ полученных результатов позволяет выделить на р. Урал три участка: от г. Верхнеуральск до Магнитогорского вдхр.; между г. Магнитогорск и Ириклинским вдхр.; от станции выше г. Орск до г. Оренбург. Исключение — ст. 10, ниже Ириклинского вдхр., где очень мал индекс Шеннона (1.1), здесь планктон трансформирован, поскольку поступает через донный водоспуск с большой глубины водоема ~ 30 м (Чибилев и др., 2006).

Для выделенных участков получены средние значения основных показателей — биомассы и видового разнообразия фитопланктона. Представленные на рис. 5 результаты отражают основную особенность изменения фитопланктона по длине р. Урал — в средней части на расстоя-

нии >150 км распространяется мощное эвтрофирующее воздействие г. Магнитогорска. Ярко проявляется известная экологическая закономерность, что при эвтрофировании водных объектов биомасса в них возрастает, а видовое разнообразие снижается (Алимов, 2000, Begon et al., 1986).

Биомасса фитопланктона на среднем участке составила ~ 15 мг/л, индекс видового разнообразия Шеннона принимал экстремально низкие значения — в среднем 0.25, что свидетельствует о неблагоприятном состоянии фитопланктона. Водоросли на данном участке поступают из Магнитогорского вдхр. и испытывают дополнительное развитие в реке под влиянием биогенных веществ, приходящих со сточными водами г. Магнитогорск. Сходная ситуация наблюдалась нами в 2015 г. на р. Дон ниже Воронежского водохранилища, когда биомасса фитопланктона в реке достигала 30–40 мг/л; основную часть водорослей тогда тоже представлял *Microcystis aeruginosa* (Киреева и др., 2018). Метаболиты этой широко распространенной водоросли способны оказывать токсичное воздействие на клетки печени и представляют серьезную угрозу для здоровья животных и человека (Kuiper-Goodman et al., 1999; Microalgae..., 2018).

Сходные результаты получены А.Г. Охупкиным по данным многолетних исследований рек

Средней Волги: “при зарегулировании стока рек плотинами ГЭС, видовое разнообразие фитопланктона закономерно снижается, отражая процесс упрощения структуры фитопланктона...” (Охапкин, 1997, стр.43).

Насколько обычна для р. Урал рассматриваемая ситуация — сказать трудно, поскольку данные по фитопланктону эвтрофируемого участка в литературе не обнаружены. Вместе с тем, река здесь маловодная и испытывает очень сильное воздействие г. Магнитогорск. Сброс с очистных сооружений города составляет $\sim 2 \text{ м}^3/\text{с}$, а расход воды в р. Урал на рассматриваемом участке в период обследования — $\sim 3 \text{ м}^3/\text{с}$. При таком соотношении очевидно, что самоочищения реки недостаточно, чтобы справиться с потоком сточных вод. Содержащиеся в них биогенные вещества вызывают эвтрофирование. Примерно половина сточных вод сбрасывается в водохранилище, часть — в реку. Вследствие этого, в Магнито-

горском вдхр. и в р. Урал ниже его (у г. Богдановское) вода характеризуется как “грязная” (4 класс разрядов “а” и “б” по индексу УКИЗВ (удельный комбинаторный индекс загрязненности воды). Превышения отмечены по меди (3–6 ПДК), цинку (2–6 ПДК), марганцу (6–13 ПДК), нитритам (до 15 ПДК). (Качество..., 2022).

Сильное развитие цианобактерий в Магнитогорском вдхр. с высокой вероятностью определяется совокупностью факторов антропогенного воздействия, среди которых можно выделить наличие крупнейшего промышленного центра, сбросы сточных вод хозяйственно-бытовой канализации г. Магнитогорск и диффузное загрязнение в виде выпусков ливневых и дренажных вод с городской территории. Механизм поступления в водоем загрязняющих (в т.ч. биогенных) веществ, вызывающих эвтрофирование, а также оценка их количества требуют дальнейшего уточнения.

Рассматривая состав фитопланктона на разных участках, можно обратить внимание на то, что верхний участок реки характеризуется преобладанием по биомассе диатомовых водорослей (*Aulacoseira granulata*, *Gyrosigma acuminatum*, *Fragilaria crotonensis*, *Cyclotella meneghiniana*). На втором участке доминируют цианобактерии *Microcystis aeruginosa*. На третьем развиты зеленые (*Mougeotia* sp., *Dictyosphaerium pulchellum*, *Chlamydomonas* sp.) и в меньшей степени — диатомовые.

Можно предположить, что различия в составе фитопланктона верхнего участка реки и нижнего связаны с природными условиями, поскольку первый из них располагается в лесостепной зоне, второй — в степной; расстояние между ними — $>550 \text{ км}$ (от г. Верхнеуральск до г. Орск по руслу реки). То, что в реках северных районов обычно

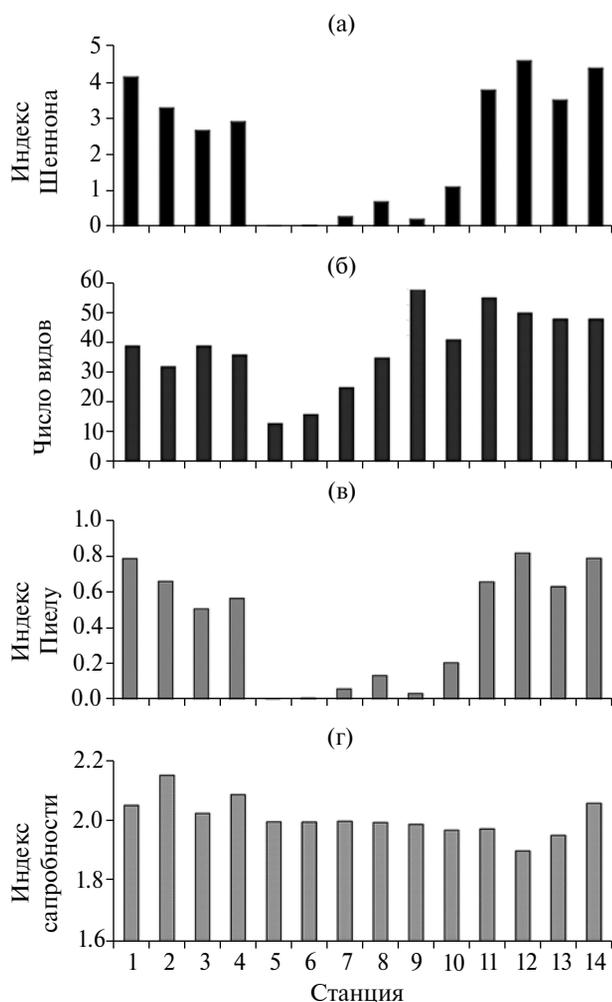


Рис. 4. Индекс Шеннона (а), число видов (б), индекс Пиелу (в) и индекс сапробности (г) по фитопланктону р. Урал (август 2022 г.).

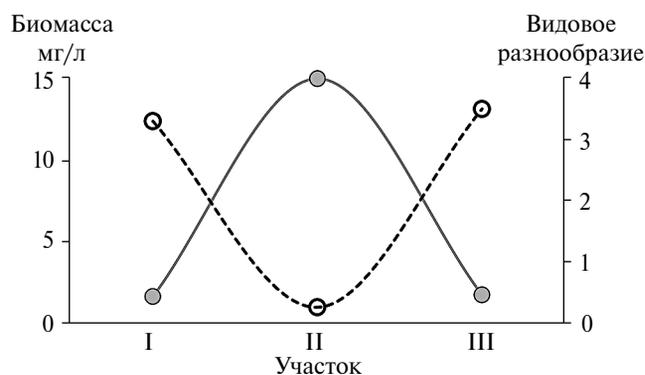


Рис. 5. Биомасса (1) и видовое разнообразие фитопланктона (индекс Шеннона) (2) на трех участках р. Урал: участок I — выше г. Магнитогорск, участок II — г. Магнитогорск — Ириклинское вдхр., участок III — ниже Ириклинского вдхр.

преобладают диатомовые водоросли, а южных — зеленые, отмечал А. С. Константинов (1986).

Кроме того, число видов на нижнем участке больше, чем на верхнем (в среднем 50.3 против 36.5), что соответствует известной закономерности увеличения числа видов при увеличении площади водосборного бассейна реки (Алимов, 2000).

Все полученные значения индексов сапробности (рис. 4г) укладываются в рамки одной зоны сапробности (1.5–2.5) — характеризую водные объекты, как умеренно загрязненные. Это можно рассматривать как свидетельство того, что источников бытовых сточных вод здесь немного, а те, что есть, проходят очистку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты проведенного в августе 2022 г. исследования позволяют выделить на р. Урал три участка: от г. Верхнеуральск до Магнитогорского вдхр., между Магнитогорским и Ириклинским водохранилищами, от пункта выше г. Орск до г. Оренбург. Средняя часть р. Урал (от Магнитогорского до Ириклинского вдхр.) находится под мощным эвтрофирующим воздействием г. Магнитогорск. Биомасса фитопланктона здесь достигала в среднем ~15 мг/л (доминируют цианобактерии). Индекс видового разнообразия Шеннона принимал очень низкие значения — 0.25 (в среднем), что свидетельствовало о неблагоприятном состоянии фитопланктона. Условия развития фитопланктона на верхнем (выше г. Магнитогорск) и нижнем (Орск—Оренбург) участках в целом благоприятны. Об этом свидетельствует биомасса фитопланктона 1.6–1.7 мг/л и индекс Шеннона 3.3–3.5. На верхнем участке реки преобладают диатомовые водоросли, на нижнем — зеленые. Такое распределение, по-видимому, определяется физико-географическими особенностями р. Урал, протекающей в субмеридиональном направлении, при этом первый (более северный) участок находится в лесостепной зоне, а второй — в степной. Индексы сапробности по фитопланктону для всей реки варьируют в узком диапазоне 1.90–2.16 (в среднем — 2.01), что соответствует “умеренному загрязнению”.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Государственный контракт № 0173100011 322000002 от 30.03.2022 г. на выполнение научно-исследовательской работы по теме: “Экологическая оценка последствий регулирования стока в трансграничном бассейне трансграничной реки Урал (Жайык) и разработка научно-обоснованных предложений по экологической реабилитации, сохранению и восстановлению трансграничной реки Урал (Жайык)” шифр 22-14-НИР/01.

Госзадание НИР кафедры гидрологии суши географического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (№ ЦИТИС: 121051400038-1).

Государственное задание № 121051100099-5.

Междисциплинарная научно-образовательная школа МГУ им. М.В. Ломоносова “Будущее планеты и глобальные изменения окружающей среды”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алехина Г.П., Мисетов И.А., Верхошеницева Ю.П.* 2019. Сезонная динамика в структуре альго-бактериопланктона среднего течения реки Урал в районе города Оренбурга // Матер. Всерос. науч.-практ. конф., посвященной 275-летию Оренбургской Губернии и 85-летию Оренбургской области “Оренбургские горизонты: прошлое, настоящее, будущее”. Оренбург. С. 285.
- Алимов А.Ф.* 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука.
- Вода России. Речные бассейны. 2000. Екатеринбург: АКВА-ПРЕСС.
- Гареев А.М., Фатхутдинова Р.Ш.* 2017. Основные этапы изучения гидролого-экологических характеристик водотоков в бассейне реки Урал (в пределах Российской Федерации) // Водное хозяйство России. № 5. С. 4.
<https://doi.org/10.35567/1999-4508-2017-5-1>
- Гидробиология реки Урал. 1971. Челябинск: Южно-Уральское кн. изд-во.
- Джаяни Е.А.* 2020. Фитопланктон проточного и регулируемого участков р. Урал в разные сезоны // Поволжский экол. журн. № 1. С. 31.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2020-1-31-43>
- Качество поверхностных вод Российской Федерации. Ежегодник. 2021. Ростов-на-Дону: Изд-во ФГБУ “Гидрохим. ин-т”.
- Киреева М.Б., Илич В.П., Гончаров А.В.* и др. 2018. Влияние маловодья 2007–2015 гг. в бассейне р. Дон на состояние водных экосистем // Вестн. Москов. ун-та. Серия 5. № 5. С. 3.
- Константинов А.С.* 1986. Общая гидробиология. М.: Высш. шк.
- Магрицкий Д.В., Евстигнеев В.М., Юмина Н.М.* и др. 2018. Изменения стока в бассейне р. Урал // Вестн. Москов. ун-та. Серия 5. География. № 1. С. 90.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука.
- Минеева Н.М., Корнева Л.Г., Соловьева В.В.* 2016. Влияние факторов среды на фотосинтетическую активность фитопланктона водохранилищ реки Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 47.
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Соловьева В.В., Макарова О.С.* 2022. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ

- р. Волги (2019, 2020 гг.) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367.
<https://doi.org/10.31857/S0320965222040210>.
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall.
- Одум Ю. 1986. Экология. т.2. М.: Мир.
- Охапкин А.Г. 1997. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока: на примере р. Волги и ее притоков: Автореф. дис.... докт. биол. наук: 03.00.16. СПб.: Ин-т озера водоведения РАН. 48 с.
- Соловых Г.Н., Раимова Е.К., Осадчая Н.Д. и др. 2003. Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. Екатеринбург: Уральск. отделение РАН.
- Чибилев А.А. 2008. Бассейн Урала: история, география, экология. Екатеринбург: Уральск. отделение РАН.
- Чибилев А.А., Павлейчик В.М., Дамрин А.Г. 2006. Ириклинское водохранилище: геоэкология и природно-ресурсный потенциал. Екатеринбург: Уральск. отделение РАН.
- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1986. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Eremkina T.V., Yarushina M.I. 2022. Ural River Basin // Rivers of Europe (Second Edition). Chapter 22. P. 883. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102612-0.00022-5>
- Kuiper-Goodman T., Falconer I., Fitzgerald J. 1999. Human health aspects // Toxic Cyanobacteria in Water. A guide to their Public Health Consequences, Monitoring and Management. London. P. 113.
- Microalgae in Health and Disease Prevention. 2018. Elsevier Acad. Press.
- Sladeczek V. 1973. System of water quality from biological point of view // Arch. Hydrobiol. Beiheft 7. Ergebnisse Limnol. № 7.
- Wegl R. 1983. Index für die Limnosaprobität // Wasser- und Abwasser. Bd 26. P. 1.

Phytoplankton Change Along the Length of the Ural River under Conditions of Eutrophication

A. V. Goncharov^{1,*}, E. G. Sakharova², N. L. Frolova¹, V. O. Polyani³

¹Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

³Institute of Water Problems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

*e-mail:mama15333@mail.ru

For the first time, the change of phytoplankton along the length of the Ural River from Verkhneursk to Orenburg (on a site of more than 1000 km) was studied. A powerful eutrophying effect of Magnitogorsk on the river for more than 150 km has been revealed. It manifests itself in the fact that the phytoplankton biomass in this area increases greatly, averaging about 15 mg/l (with the dominance of cyanobacteria *Microcystis aeruginosa*), and the species diversity index (Shannon index), on the contrary, reaches extremely low values of 0.25. This indicates a significant oppression of the plankton community and deterioration of water quality. In the Ural River above this site (from Verkhneursk to Magnitogorsk reservoir), as well as below it (from Orsk to Orenburg), phytoplankton indicators correspond to the usual values: biomass is 1.6–1.7 mg/l, Shannon index is 3.3–3.5 (on average for each site). This suggests that the conditions for the existence of plankton in the upper and lower areas are favorable. At the same time, the sites differ in the composition of algae: the first is dominated by diatoms, the second is predominantly green. Perhaps this is due to geographical factors: in the north, the Urals flows in the forest-steppe zone, and in the south it passes into the steppe.

Keywords: water blooming, cyanobacteria, river pollution, Magnitogorsk reservoir, species diversity, Shannon index, saprobity

ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ДИАТОМЕЙ
Dactyliosolen fragilissimus И *Cerataulina pelagica*
В ОСЕННЕМ ФИТОПЛАНКТОНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В 2020–2021 ГГ.

© 2024 г. А. С. Мельник^{a, *}, О. А. Дмитриева^{a, b, **}, Е. Е. Ежова^a,
А. Ю. Шартон^a, А. А. Кондрашов^a

^aИнститут океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия

^bАтлантический филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия

*e-mail: AnastassizaHabar@mail.ru

** e-mail: phytob@yandex.ru

Поступила в редакцию 12.02.2023

После доработки 13.06.2023

Принята к публикации 17.07.2023

В середине октября 2020 г. вдоль побережья Самбийского п-ова было зарегистрировано цветение воды нетипичными для акватории юго-восточной части Балтийского моря диатомовыми водорослями *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica*. Оба вида обнаружены в прибрежной зоне западного и северного побережий п-ова Самбийский до глубин 32 м, от Балтийского пролива до порта Пионерский. В начале ноября 2021 г. зарегистрирована массовая вегетация *C. pelagica* как в мелководной прибрежной зоне северного побережья п-ова Самбийский, так и в глубоководной зоне юго-восточной части Балтийского моря. Биомасса этого вида достигала 2.8 г/м³. Оба вида диатомей вегетировали в пределах всей исключительной экономической зоны России. Сложившаяся в период исследования гидрологическая ситуация могла способствовать проникновению видов в район исследования путем поверхностного переноса из Арконского бассейна.

Ключевые слова: Балтийское море, фитопланктон, цветение воды диатомовыми водорослями, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica*

DOI: 10.31857/S0320965224010104 EDN: zaaleu

ВВЕДЕНИЕ

Исследования фитопланктона Балтийского моря имеют длительную историю. К настоящему времени хорошо известно, что сезонная динамика развития фитопланктона в Балтийском море характеризуется тремя основными максимумами биомассы, приводящими к цветению воды: весенним, формирующимся в марте — апреле и обусловленным, главным образом, массовой вегетацией диатомовых водорослей и динофлагеллят (Kahru, Elmgren, 2014); летним, возникающий в июне — июле — в период, когда преимущество в развитии получают цианобактерии (*Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet & Flahault 1888, *Aphanizomenon* spp., *Dolichospermum* spp.); осенним, наблюдающимся, как правило, в сентябре—октябре, когда процессы выравнивания температуры водных масс по вертикали и перемешивания вод

приводят к развитию третьего годового максимума фитопланктона. В осенний период доминируют диатомовые водоросли, например, *Coscinodiscus granii* (Gough, 1905) (Thamm et al., 2004; Евтушенко и др., 2016). В настоящее время акватория Балтийского моря подвержена различным видам антропогенного воздействия, связанного с дноуглублением, рыболовством и судоходством. На изменение условий среды в первую очередь реагируют фитопланктонные сообщества, в которых могут происходить структурные перестройки. Поэтому выявление причин их возникновения — естественных (изменение гидрологической ситуации) или из-за эвтрофирования и загрязнения вод — актуальная задача гидробиологических исследований. Исследованию распространения нетипичных диатомей в литовских и польских водах Балтийского моря посвящен ряд работ (Żmijewska et al., 2000; Łotocka, 2006; Olenina, Kownacka, 2010; Система ..., 2017). Подобные сведения для Российского сектора юго-восточной части Балтийского моря отсутствуют.

Сокращения: ЮВБ — Юго-Восточная Балтика; ВКС — верхний квазиоднородный слой; ИЭЗ — исключительно экономическая зона; ФЦГ 1–ФЦГ 4 — фитоценологические группировки 1–4; ANOSIM — Analysis of similarities (анализ сходства); SIMPER — Similarity Percentages (процент сходства).

Цель работы — оценка пространственного распределения биомассы фитопланктона, диатомей *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon, 1903) и *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey, 1937 и сообществ фитопланктона в акватории юго-восточной части Балтийского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы фитопланктона, отобранные 17 октября 2020 г. в мелководной прибрежной зоне Самбийского п-ова на судне “Норд-3” и 29 октября — 12 ноября 2021 г. в 48-м рейсе НИС “Академик Борис Петров” в границах территориальных вод России в Юго-Восточной Балтике (далее ЮВБ). Район исследования охватывал Гданьскую впадину, южный склон Восточно-Готландской впадины, Самбийско-Куршское плато, а также мелководную прибрежную зону Самбийского п-ова и Куршской косы (рис. 1).

Пробы фитопланктона объемом 1 дм³ отбирали из поверхностного горизонта (0–1 м). Материал фиксировали раствором Кузьмина. Сгущение проводили методом осаждения. Для подсчета организмов использовали камеру Нажотта объемом 0.05 см³. К доминирующим относили виды, составляющие ≥10% суммарной биомассы фитопланктона в пробе. Обработку проб выполняли стандартными методами (Методические..., 1988; Радченко и др., 2010). Всего проанализировано 24 пробы фитопланктона.

Статистическую обработку результатов съемки 2021 г. года проводили в программе PRIMER v.6. Сходство между пробами рассчитывали на основе индекса Брея-Кертиса, используя значения относительной биомассы таксонов микроводорослей в каждой пробе. На основании полученных матриц сходства проводили кластеризацию и ординацию проб методом многомерного шкалирования MDS. Построения выполняли для данных, трансформированных путем логарифмирования величин биомассы популяций водорослей, чтобы

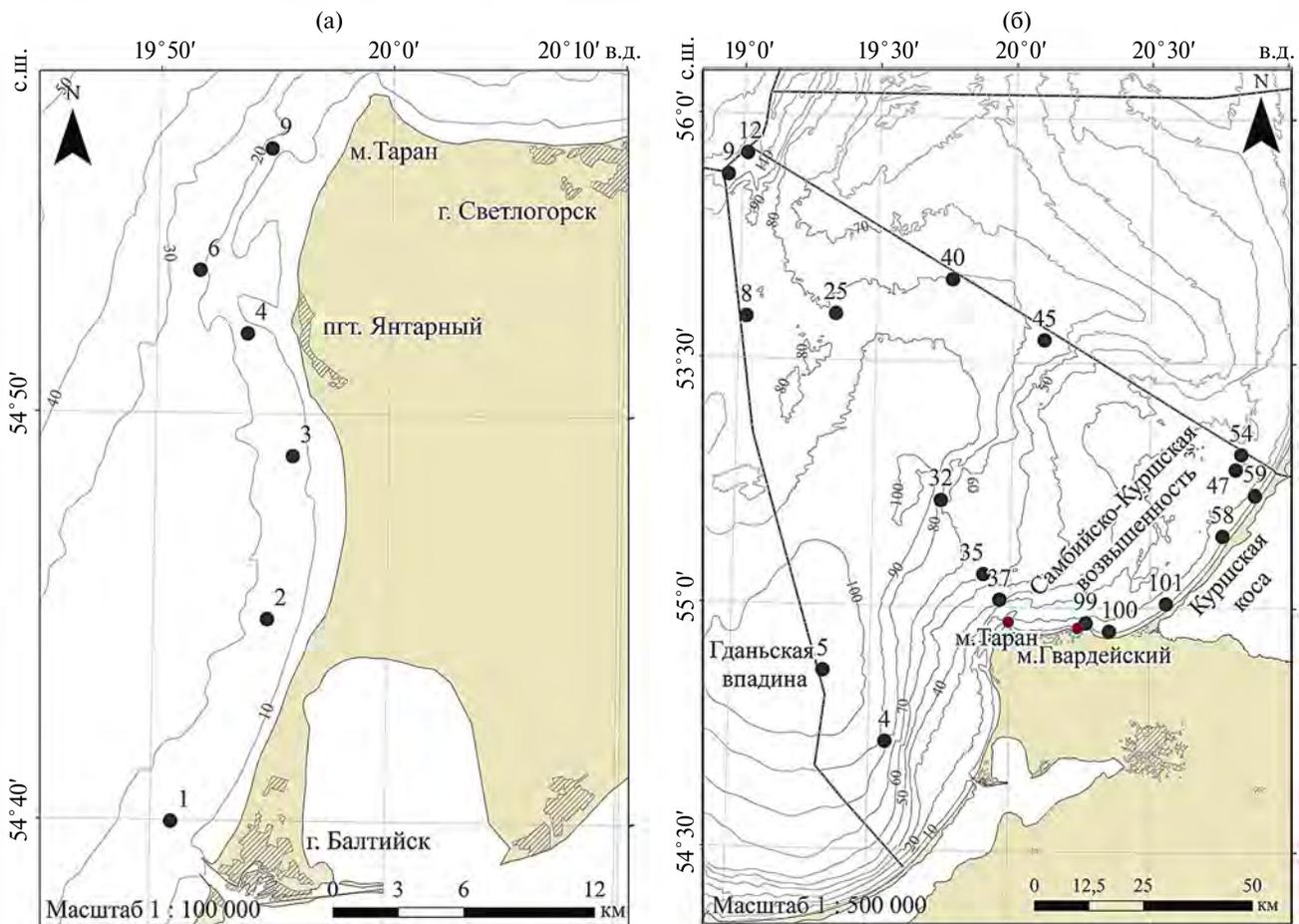


Рис. 1. Расположение станций отбора проб: а — западное побережье Самбийского п-ова, юго-восточная часть Балтийского моря, октябрь 2020 г., б — исключительная экономическая зона России, октябрь–ноябрь 2021 г. ● — номера станций.

уменьшить влияние на оценку сходства биомассы доминирующих таксонов. Достоверность различий между группами проб по структуре сообществ фитопланктона определяли методом ANOSIM. Вклад отдельных видов в сходство внутри группы проб и между группами проб оценивали с помощью процедуры SIMPER (Clarke, Gorley, 2006).

В октябре — ноябре 2021 г. для оценки термохалинных условий использовали мультипараметрический зонд Idronaut OS316 Plus. STD-зондирования проводили на каждой станции. В прибрежной экспедиции в октябре 2020 г. температуру поверхностного слоя на станциях измеряли при помощи погружного ртутного термометра (диапазон изменения от -5 до $+55^{\circ}\text{C}$; цена деления шкалы 1°C).

Для анализа метеоусловий, скорости и направления течений в поверхностном слое для Балтийского моря использовали данные службы мониторинга морской среды CMEMS [<https://marine.sorcnicus.eu>]. Оценку среднесуточных полей течения осуществляли за период, предшествующий отбору проб, а также во время отбора проб. Служба использует численную модель расчета течений NEMO v. 4.0, которая обеспечивает пространственное разрешение расчетов 2×2 км по горизонтали и 1 м по вертикали (NEMO ..., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрологическая характеристика юго-восточной части Балтийского моря. Распределение температуры и солености по глубине соответствовало осеннему типу стратификации, для которого характерно выхолаживание верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) и заглупление сезонного термоклина.

В разных районах ЮВБ в 2021 г. толщина ВКС изменялась в пределах 35–47 м с температурой 9.8 – 11.8°C и соленостью 7.1–7.4 psu. Термоклин находился на глубинах 35–55 м. Содержание растворенного кислорода монотонно убывало с увеличением глубины от начала термоклина до значений <2 мг/л в придонном слое. В прибрежной зоне 17 октября 2020 г. температура на шести исследованных станциях варьировала от 10.0 до 11.0°C .

Анализ среднесуточных течений поверхностного слоя в октябре–ноябре 2021 г. при помощи модели течений NEMO показал, что в период осенних наблюдений пространственная структура течений в поверхностном слое моря в районе исследования была характерной для Балтийского моря и обусловлена ветрами западных румбов. С 12 по 30 октября приповерхностный ветер менялся от западного до юго-восточного направления. Это обеспечивало поступление воды вдольбереговой адвекцией из Арканского и Борнхольмского бассейнов в район Гданьской

впадины и далее — в район выполнения работ в ИЭЗ России. Скорость движения воды в отдельные периоды составляла более 0.6 м/с (рис. 2а, 2б). С 30 октября по 5 ноября течения ослабевали, а с 6-го ноября интенсивное поступление воды возобновилось.

С 7 по 13 октября 2020 г. после периода стагнации происходило поступление воды из центральной Балтики (район Слупского порога) в российскую часть ЮВБ. Скорость течения была 0.1 – 0.2 м/с. В середине месяца над акваторией восточной части Балтики (Балтийского моря) преобладали ветра северо-восточных румбов, что вызвало отток воды из Литовской зоны моря в район исследования. Продолжительность ветрового воздействия была достаточна для частичного обновления поверхностных вод российской части ЮВБ. Скорость течения в поверхностном слое локально достигала значений 0.5 – 0.6 м/с. Явление носило кратковременный характер. Анализ реконструкции течений не позволил однозначно сказать, что поступившая вода принадлежит Борнхольмскому или Арканскому бассейнам (рис. 2в, 2г).

Фитопланктон юго-восточной части Балтийского моря в 2021 г. В период исследования осенью 2021 г. фитопланктон представляли 96 таксонов из 8 систематических групп. Число таксонов рангом ниже рода было следующим: отделы диатомовых — 21, зеленых — 21, динофитовых — 18, цианобактерий — 26, криптофитовых — 7. По одному виду отмечено среди церкозой, гаптофитовых и флагеллят.

Анализ распределения суммарной биомассы фитопланктона в 2021 г. показал неоднородность ее распределения на исследуемой акватории. Она менялась от 0.1 до 3 г/м³, основной вклад вносили диатомовые водоросли (86–98%) (рис. 3).

Основным структурообразующим видом была нехарактерная для этой части ЮВБ диатомея *Cerataulina pelagica* наряду с обычным для Балтики доминирующим осенним видом *Coscinodiscus granii*. Распределение биомассы *Cerataulina pelagica* характеризовалось пространственной неоднородностью. Ее биомасса изменялась от 0.01 до 2.84 г/м³, а среднее значение было 0.73 ± 0.20 г/м³. Полное отсутствие вида зафиксировано над Южным склоном Готландской впадины (ст. 9). Минимальные значения биомассы отмечены в районе Южного склона Готландской впадины (ст. 12) и над северо-восточной оконечностью Гданьской впадины в районе 80-й изобаты (ст. 40, Литовский разрез). Максимальная биомасса *C. pelagica* выявлена на ст. 35, расположенной напротив мыса Таран в районе 60-й изобаты. Повышенные значения биомассы этого вида также отмечали над Гданьской впадиной и ее северо-восточной оконечностью (Литовский разрез, ст. 5 и ст. 45),

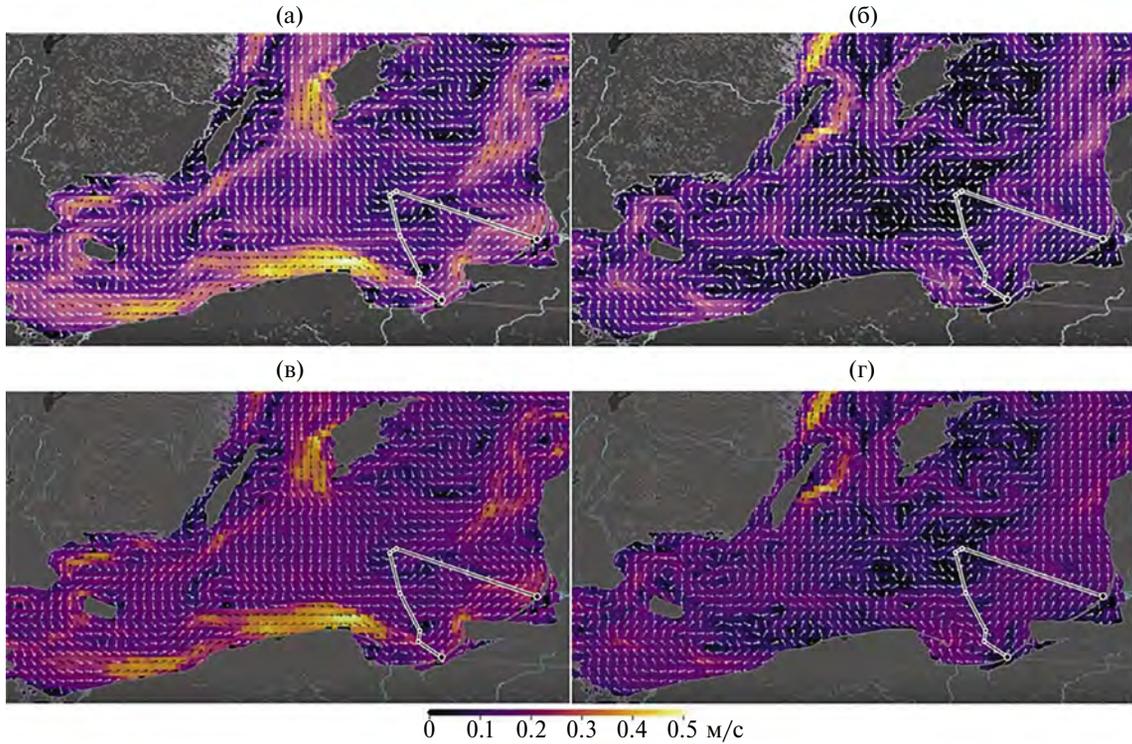


Рис. 2. Пространственная структура полей течений в поверхностном слое воды в центральной и юго-восточной части Балтийского моря: а — 23.10.2021, б — 30.10.2021, в — 12.10.2020, г — 15.10.2020 (0.0–0.5 м/с — диапазон изменения скорости течений).

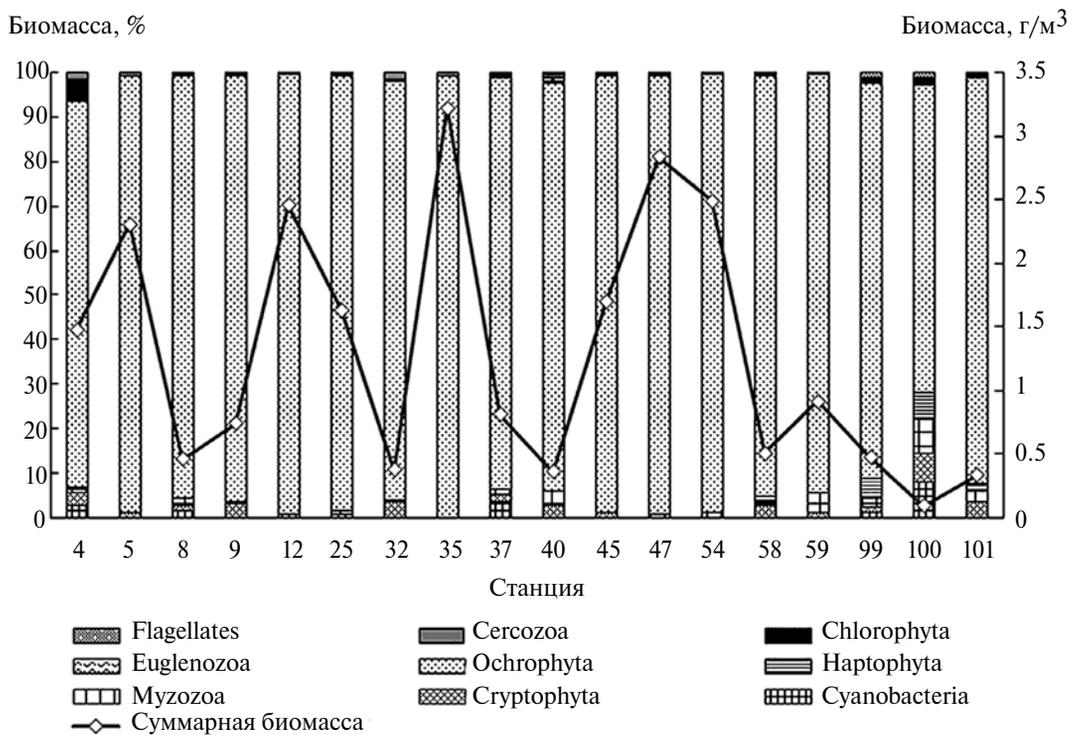


Рис. 3. Распределение относительной биомассы систематических групп фитопланктона (%) (левая ось ординат) и суммарной биомассы ($\text{г}/\text{м}^3$) (правая ось ординат) в юго-восточной части Балтийского моря в октябре–ноябре 2021 г.

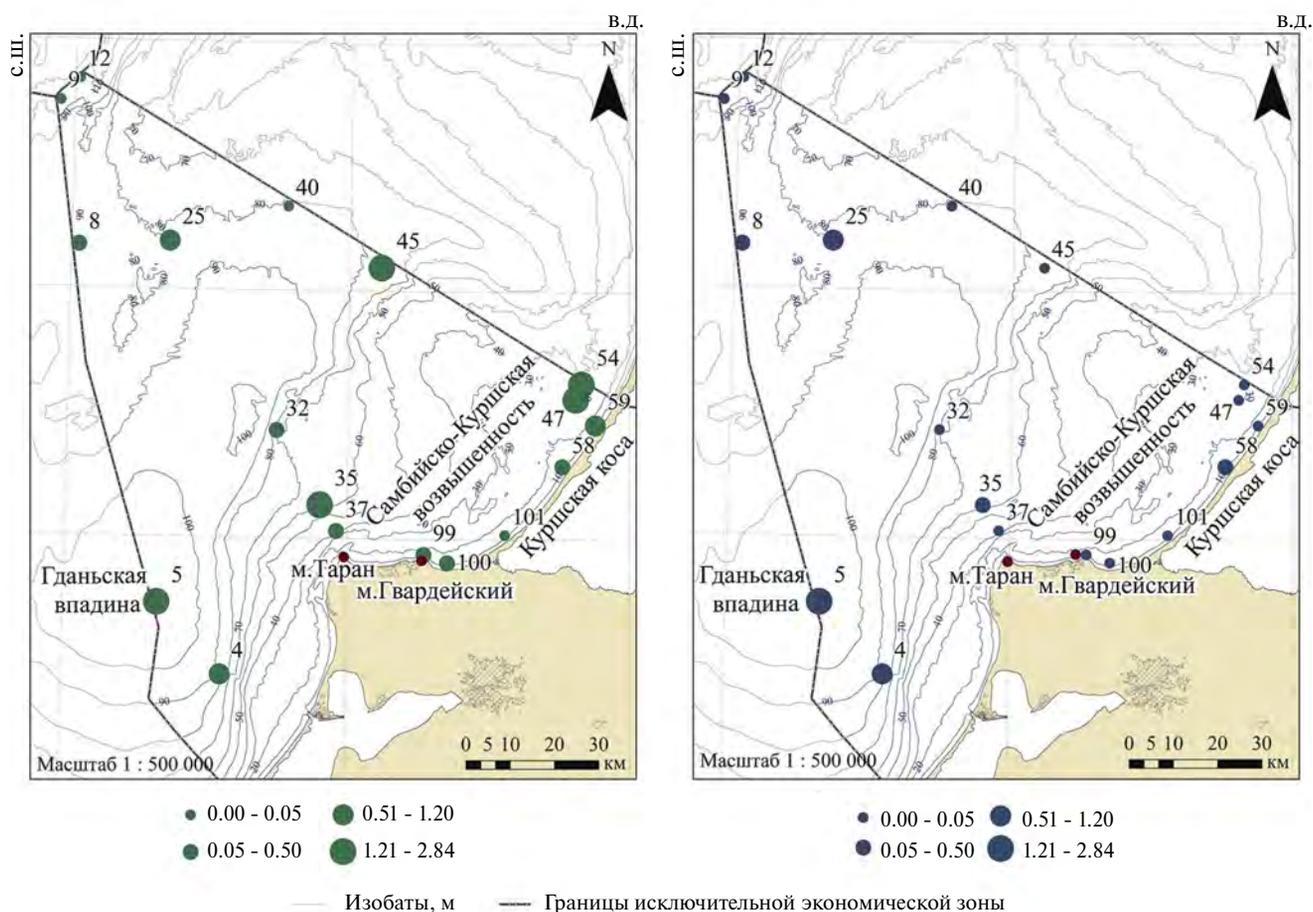


Рис. 4. Пространственное распределение биомассы (г/м³) *Cerataulina pelagica* (а) и *Dactyliosolen fragilissimus* (б) в юго-восточной части Балтийского моря в октябре–ноябре 2021 г.

а также на ст. 47 и 54, расположенных в районе 30-й изобаты над Плато Рыбачий (Литовский разрез) (рис. 4а).

Наряду с доминировавшей в районе исследования *C. pelagica* зафиксировано и массовое развитие *Dactyliosolen fragilissimus*. Вид был субдоминантом, его биомасса изменялась от 0.002 до 0.13 г/м³, среднее значение составило 0.02±0.01 г/м³. Пространственное распределение было неоднородным. Минимальную биомассу *D. fragilissimus* наблюдали в районе северо-восточная оконечности Гданьской впадины (ст. 40, глубина 80 м), максимальную — над наиболее глубокой частью Гданьской впадины (ст. 5, глубина 112 м) (рис. 4б). Совместно с доминировавшими по всей акватории нетипичными диатомеями в состав доминантного комплекса вошла крупноклеточная диатомовая микроводоросль *Coscinodiscus granii*, ее биомасса варьировала по всей исследуемой акватории от 0.06 до 2.6 г/м³ (в среднем 0.43±0.13 г/м³).

Кластерный анализ структуры фитопланктона показал, что на уровне сходства 40% выделялись

четыре группы станций. Поскольку на основании *R*-статистики ANOSIM теста достоверность выделения проб на группы была получена только для двух групп станций (II и III), то группы станций рассматривали не как отдельные сообщества, а как фитоценоотические группировки с различающейся структурой (далее ФЦГ 1–4). Группа станций I объединяла две точки, находящиеся на значительном удалении друг от друга: одна (ст. 8) расположена в районе Гданьско-Готландского порога (государственная граница с Польшей), другая (ст. 58) — в прибрежной зоне Куршской косы (рис. 5, 6).

Сходство фитопланктона в I группе составило 69%. Наибольший вклад в сходство вносила диатомея *Cerataulina pelagica* (89%), вклад *Dactyliosolen fragilissimus* был наименьшим — 8% (ст. 7). Вторая группа (II) объединяла станции, расположенные над центральной частью Гданьско-Готландского порога (ст. 25), в районе центральной части Гданьской впадины и ее восточного склона (ст. 4, 5), мыса Таран (ст. 35, 37), побережья Куршской косы (ст. 59) и государственной границы с Литвой

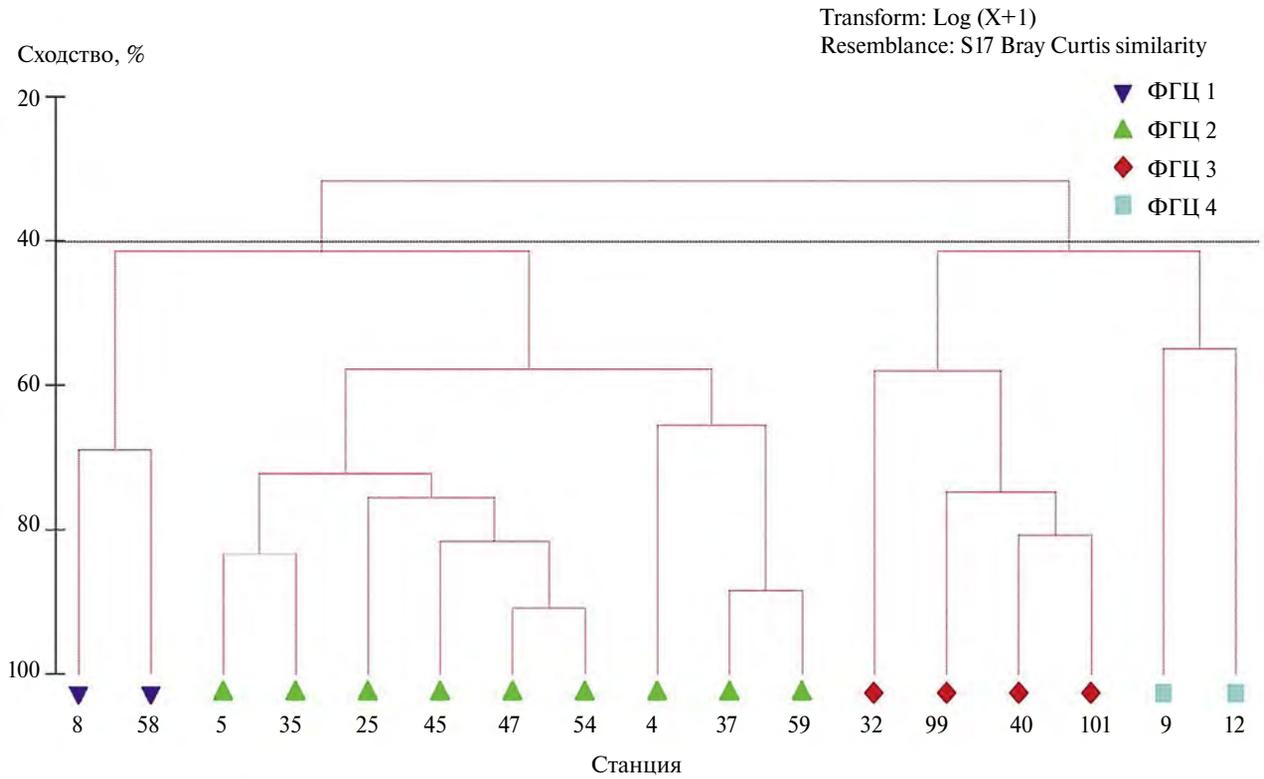


Рис. 5. Дендрограмма ценотического сходства (по биомассе) фитопланктона в юго-восточной части Балтийского моря в октябре–ноябре 2021 г.

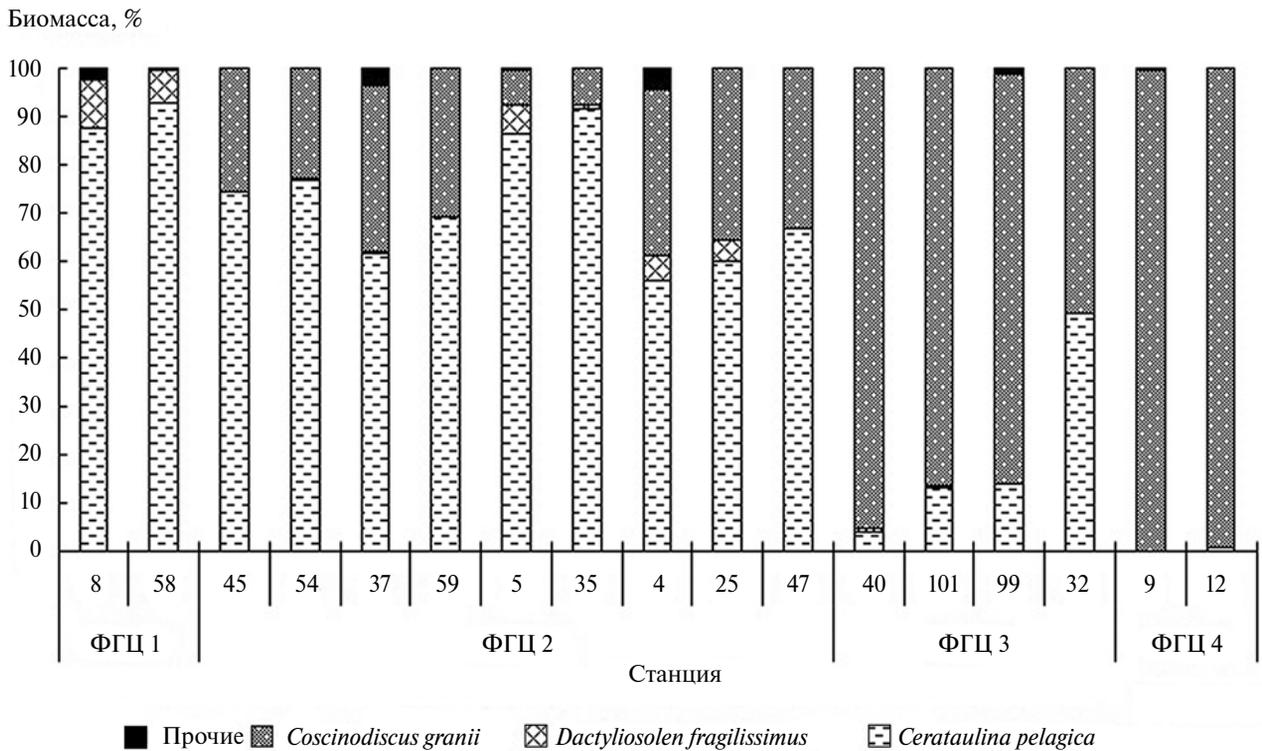


Рис. 6. Пространственное распределение группировок фитопланктона (ФГЦ 1–ФГЦ 4) в юго-восточной части Балтийского моря в октябре–ноябре 2021 г.

(ст. 45, 47, 54) (рис. 5, рис. 6). Сходство фитопланктона в этой группе составило 60%. Наибольший вклад в сходство вносили диатомеи *Cerataulina pelagica* (71%) и *Coscinodiscus granii* (25%) (рис. 7).

Третья группа (III) объединяла ст. 9 и 12, расположенные над глубоководным районом южного склона Готландской впадины (рис. 5, 6). Сходство фитопланктона в этой группе составило 66%. Наибольший вклад в сходство вносила диатомея *C. granii* (85%), в меньшей степени — *Cerataulina pelagica* (10%) (рис. 7).

Четвертая группа (IV) объединила прибрежную ст. 99, расположенную в районе мыса Гвардейский вблизи источника поступления загрязненных сточных вод с материка с прибрежной ст. 101, а также ст. 32, расположенную напротив м. Таран (глубина 80 м), и ст. 40 из северо-восточной оконечности Гданьской впадины (рис. 5; рис. 6). Сходство фитопланктона в этой группе — 60%, наибольший вклад в сходство вносили диатомеи *Cerataulina pelagica* (76%) и *Coscinodiscus granii* (25%) (рис. 7).

Различия между I и II группами составили 63%, основной вклад в различие между группами давали *Cerataulina pelagica* (35%) и *Coscinodiscus granii* (18%). Различия между I и III группой составили 80%, вклад в различие этих групп для *Cerataulina pelagica* — 32%, для *Coscinodiscus granii* — 30%. Различия между I и IV группой составили 98%. Вклад в различие этих групп для *Cerataulina pelagica* составил 20%, для *Coscinodiscus granii* — 67%. Различия между II и III группами составили 67%, вклад в их различие для *Cerataulina pelagica* составил 50%, для *Coscinodiscus granii* — 7%. Различия между II и IV группами составили 75%. Вклад их в различие для *Cerataulina pelagica* составил — 37%, для *Coscinodiscus granii* — 29%.

Фитопланктон прибрежной зоны юго-восточной части Балтийского моря в 2020 г. В середине октября 2020 г. *Cerataulina pelagica* и *Dactyliosolen fragilissimus* были обнаружены вдоль западного побережья Самбийского п-ова. Распределение суммарной биомассы фитопланктона в этой прибрежной части моря носило неоднородный характер, она варьировала от 0.5 до 4.65 г/м³, в среднем 2.4 ± 0.69 г/м³ (рис. 8). Повышенные значения отмечены в районе ст. 2–4.

Основной вклад в численность и биомассу фитопланктона вносили диатомовые, они доминировали вдоль всего побережья. Исключением была ст. 1, расположенная в районе Балтийского пролива, где доминантный комплекс представляли, в основном, цианобактерии. Основной вклад в биомассу на этой станции вносила мелкоклеточная колониальная микроводоросль *Woronichinia compacta* (Lemmermann) Komárek & Hindák 1988, с биомассой 0.88 г/м³. Далее, в направлении м. Таран, доминантный комплекс изменился, ос-

новная доля количественных показателей фитопланктона приходилась на диатомовые микроводоросли. Среди них доминировал *Dactyliosolen fragilissimus* с биомассой 0.07–4.5 г/м³ (в среднем 1.9 ± 0.7 г/м³). Максимальная биомасса была зафиксирована в районе ст. 3, снижаясь в направлении м. Таран. В этом районе *Cerataulina pelagica* выступала в роли субдоминанта с биомассой 0.03–0.1 г/м³ (в среднем 0.11 ± 0.05 г/м³) (рис. 9).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Установлено, что нетипичные для юго-восточной части Балтийского моря диатомеи *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* доминировали в прибрежной зоне в 2020 г., а также в открытой и прибрежной частях Российской акватории в 2021 г.

Dactyliosolen fragilissimus — диатомея, спорадически встречающаяся в прибрежных водах в течение года в северных европейских морях (Kraberg et al., 2010). Иногда этот вид вызывает цветение воды осенью или в начале зимы в некоторых районах Балтийского моря. Эти явления были

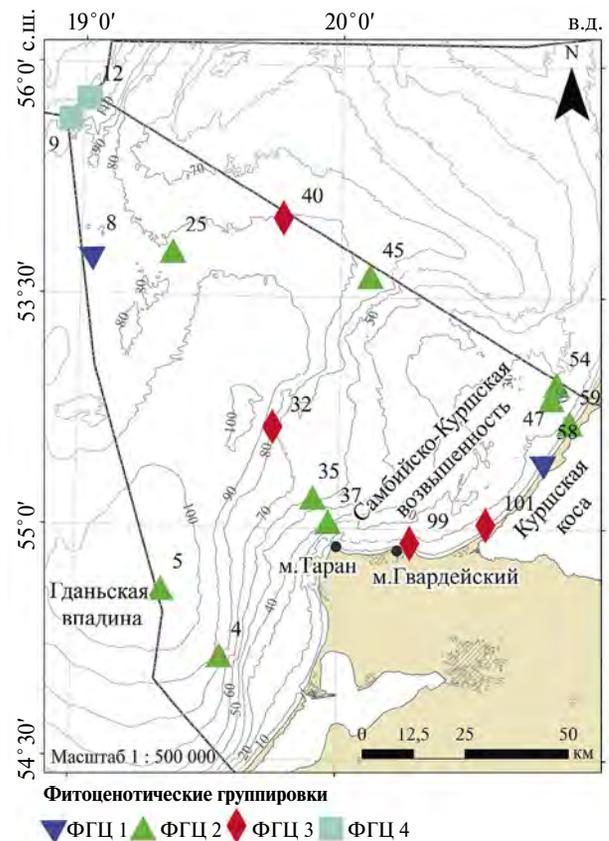


Рис. 7. Распределение доли доминирующих видов в биомассе в пределах выделенных группировок фитопланктона (ФГЦ) в юго-восточной части Балтийского моря в октябре–ноябре 2021 г.

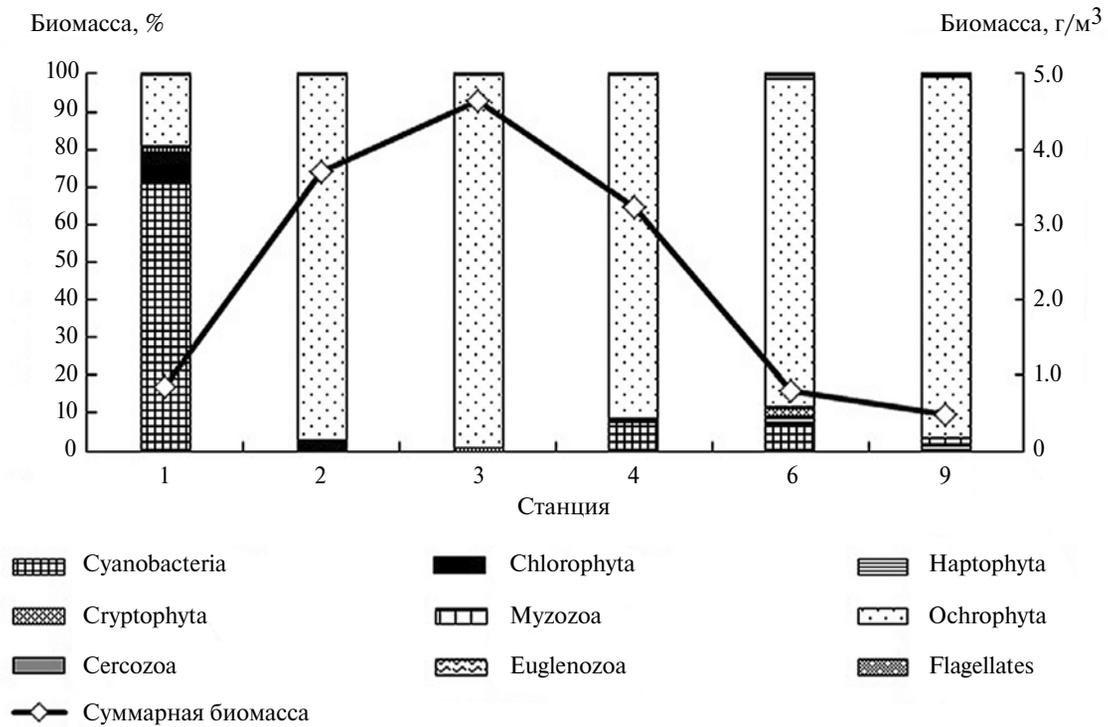


Рис. 8. Относительная биомасса систематических групп фитопланктона (левая ось ординат) и суммарная биомасса фитопланктона (г/м³) на станциях вдоль западного побережья Самбийского п-ова юго-восточной части Балтийского моря в октябре 2020 г.

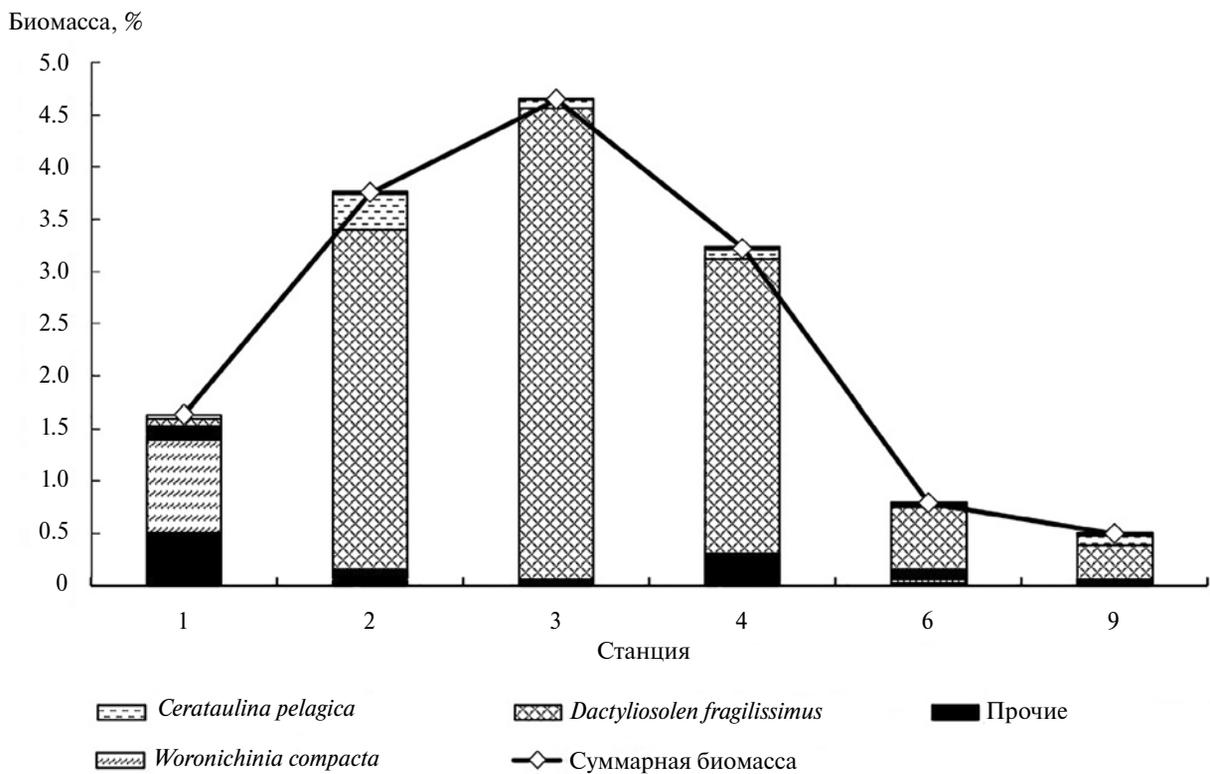


Рис. 9. Биомасса доминирующих таксонов и биомасса фитопланктона в прибрежной зоне западного побережья Самбийского п-ова юго-восточной части Балтийского моря в октябре 2020 г.

зафиксированы в районах Датских проливов (Большой Бельт и Малый Бельт, п-ов Эресунд), в Арконском бассейне и Мекленбургском заливе (Wasmund et al., 1999, 2000, 2001; Łotocka, 2006). В опресненной части Куршского залива Балтийского моря, *D. fragilissimus* никогда не отмечали (Dmitrieva, Semenova, 2011). Первое обнаружение вида в Гданьском заливе было зарегистрировано в 2001 г., при этом его численность изменялась от 6 до 45 млн кл./м³. (В. Witek, неопубл. данные, цит. по: (Łotocka, 2006)). После 2001 г. и до 2005 г. этот вид здесь не регистрировали. В 2005 г. осенью в Гданьском заливе *D. fragilissimus* формировал ярко выраженное осеннее цветение воды, заменив в этот период типичный для осеннего цветения вид *Coscinodiscus granii*. Показатели численности и биомассы *Dactyliosolen fragilissimus* варьировали от 764 млрд. кл./м³ до 1 млн кл./м³ и от 6.4 до 8.9 г/м³ соответственно (Żmijewska et al., 2000; Łotocka, 2006; Olenina, Kownacka, 2010; Система..., 2017). В литовских водах *D. fragilissimus* обнаружен И.А. Олениной в начале ноября 2005 г. Его численность составляла 500 млн кл./м³, а биомасса — 3.8 г/м³ (Łotocka, 2006; Olenina, Kownacka, 2010) (табл. 1).

Диатомея *D. fragilissimus* была впервые зарегистрирована октябре в 2009 г. в прибрежном мелководье на станциях вдоль побережья Куршской косы (неопубл. данные О.А. Дмитриева). Численность вида варьировала от 1 до 196 млн кл./м³, в среднем 57 ± 17.6 млн кл./м³, биомасса — от 0.004 до 4.77 г/м³, в среднем 0.82 ± 0.37 г/м³, доля вида в суммарной биомассе — от 1 до 70%. В 2020 г.

D. fragilissimus была обнаружена вдоль западного побережья Самбийского п-ова в середине октября 2020 г. Вид доминировал почти на всех исследованных станциях, максимальная биомасса 4.5 г/м³ была зарегистрирована на ст. 3. В составе сообществ совместно с *D. fragilissimus* субдоминировала *Cerataulina pelagica*, ее максимальная биомасса по побережью составила 0.1 г/м³.

Диатомея *C. pelagica* впервые была обнаружена И.А. Олениной в начале ноября 2005 г. в литовских водах совместно с *Dactyliosolen fragilissimus* (Łotocka, 2006; Olenina, Kownacka, 2010). После 2005 г. *Cerataulina pelagica* не находили в пробах этого района до 2009 г. (Olenina, Kownacka, 2010). В 2009 г. она была обнаружена снова с низкими показателями численности и биомассы (0.08–8 млн кл./м³, 0.001–0.02 г/м³ соответственно), представляя незначительную часть фитопланктонного сообщества (0.1% суммарной численности и 2% суммарной биомассы). В 2008 г. в Гданьском заливе численность *C. pelagica*, была лишь 4 тыс. кл./л, биомасса — 0.03 г/м³. Осенью 2009 г. вид уже доминировал в составе сообществ. Его максимальная биомасса в Гданьском заливе достигла 0.98 г/м³ (увеличилась в 39 раз по сравнению с 2008 г.), численность при этом составила 64.3 млн кл./м³ (Olenina, Kownacka, 2010). В 2021 г. *C. pelagica* доминировала и по всей Российской акватории ЮВБ. Ее биомасса была максимальна на ст. 35–2.85 г/м³. При этом *Dactyliosolen fragilissimus* субдоминировал в составе фитопланктонных сообществ, его максимальная биомасса составила 0.01 г/м³.

Таблица 1. Сведения о регистрации *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* в различных частях ЮВБ

Год	<i>D. fragilissimus</i>			<i>C. pelagica</i>	
	Польская ИЭЗ (Гданьский залив)	Российская ИЭЗ	Литовская ИЭЗ	Польская ИЭЗ (Гданьский залив)	Литовская ИЭЗ
2001	45 млн кл./м ³ (В. Witek, неопубл. данные, цит. по Łotocka, 2006)	—	—	—	—
2005	764 млн–1 млрд кл./м ³ , 6.4–8.9 г/м ³ (Łotocka, 2006)	—	500 млн кл./м ³ , биомасса 3.8 г/м ³ (Łotocka, 2006)	—	—
2007	15 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	—	~3 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	—	—
2008	<3 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	—	<1 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	~4 млн кл./м ³ , 0.025 г/м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	—
2009	<1 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	1–1961 млн кл./м ³ , 0.004–4.77 г/м ³ (по неопубл. данным (О.А. Дмитриева)	~3 млн кл./м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	64 млн кл./м ³ 1 г/м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)	0.08–8 млн кл./м ³ , 0.001–0.023 г/м ³ (Olenina, Kownacka, 2010)

Примечание. “—” — не регистрировали.

Пространственное распределение фитопланктона на акватории ЮВБ в середине осени 2021 г. носило неоднородный характер: на уровне сходства 40% выделялись четыре группы станций, отнесенные нами в ценоотические группировки, отличающиеся между собой уровнем внутреннего сходства. Анализ доли доминирующих видов в суммарной биомассе показал, что неоднородность распределения фитопланктона в группировках определялась уровнем вегетации трех основных видов диатомей осеннего комплекса: *Cerataulina pelagica*, *Coscinodiscus granii* и *Dactyliosolen fragilissimus*. Возможно, неравномерный характер распределения видов мог быть обусловлен гидрологической ситуацией в период проведения съемки, а также ослаблением трофических связей фито- и зоопланктона, которые могут возникать вследствие регулярных суточных изменений ветровых течений (Толмеева и др., 2023). На момент исследования была зафиксирована продолжительная вдольбереговая адвекция вод из Арконского и Борнхольмского бассейнов в Гданьский бассейн и далее в район проведения работ. Вероятно, *Cerataulina pelagica* и *Dactyliosolen fragilissimus* были привнесены туда путем пассивного вдольберегового переноса водных масс из района обитания. Показано, что оба вида могут достигать побережья Литвы путем поверхностного переноса вод из Арконского бассейна, будучи таким образом, индикаторами притока поверхностных вод Северного моря (Wasmund, 2019). Это утверждение подкрепляется и более ранними исследованиями (Wasmund et al., 1998; Wasmund, Uhlig, 2003; Łotocka, 2006; Nausch, 2006). По-видимому, в ЮВБ осенью 2021 г. сформировались благоприятные гидрохимические условия для развития *Cerataulina pelagica*, *Dactyliosolen fragilissimus* и других видов диатомей, вегетирующих в пределах исследуемой акватории. В ЮВБ первичная продукция, содержание хлорофилла и биомасса фитопланктона осенью (по данным 2009–2015 гг.) может быть больше, чем весной, из-за отсутствия биогенного лимитирования. Лимитирование в большей степени относится к азоту (3.62 ± 1.93 мкг-ат/дм³) и в меньшей степени — к фосфору (0.40 ± 0.21 мкг-ат/дм³) (Кудрявцева, Александров, 2019). Известно, что *D. fragilissimus* предпочитает развиваться в условиях дефицита фосфора или высокого (>100) отношения N:P (Abdalla et al., 1995; Carlsson, Graneli, 1999). Согласно классификации трофности (Yamada et al., 1980; Колпаков, Бегун, 2014), *D. fragilissimus* служит индикатором эвтрофирования. Его доминирование в фитопланктоне свидетельствует о высокой трофности вод и загрязнении их биогенными элементами природного и антропогенного характера (Колпаков, Бегун 2014). Также установлено, что *D. fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* способны накапливать

питательные вещества и адаптироваться к жизни в среде, где их доступность варьирует. Вегетация обоих видов происходит совместно. Оба вида считаются эвригалинными (Hasle и Syvertsen, 1997). Для *Dactyliosolen fragilissimus* температурный диапазон жизнедеятельности варьирует от 2 до 29°C. Температура, при которой данный вид может развиваться массово, — $\geq 12^\circ\text{C}$ (Philips et al., 2010), согласно (Рябушко, 2003) — 14–20°C. В период развития диатомей в ЮВБ в 2020 г. температура воды варьировала от 10.0 до 11.0°C, данный диапазон температур был близок к нижней границе оптимума, необходимого для массового развития для *D. fragilissimus* (согласно (Philips et al., 2010)). Соленость в 2021 г. изменялась от 7.1 до 7.4 psu (в 2020 г. измерения не проводили). Известно, что оптимум развития *D. fragilissimus* достигается при солености 18–23.2 psu и ниже (Рябушко, 2003). Соленость в 2021 г. соответствовала оптимальным значениям для развития этого эвригалинного вида. Согласно (Рябушко, 2003), *Cerataulina pelagica* достигает высоких показателей численности и биомассы (9.1 млрд кл./м³ и 65.9 г/м³) при температуре 16–18°C. В 2020 г. температура воды (10.0–11.0°C) была ниже температурного оптимума развития для этого вида. При этом биомасса за счет развития в большей степени *Dactyliosolen fragilissimus* в среднем по побережью была 0.69 г/м³, максимальное значение биомассы *Cerataulina pelagica* достигало 0.1 г/м³. В 2021 г. температура варьировала от 9.8 до 11.8°C, максимальная биомасса *C. pelagica* была 2.84 г/м³. Таким образом, в оба года температура воды была примерно одинаковой, однако в 2020 г. массовое развитие получил *Dactyliosolen fragilissimus*, а в 2021 г. преимущество в развитии получила *Cerataulina pelagica*, т.е. температура, по-видимому, не была определяющим фактором массового развития этих микроводорослей. Распределение биомассы фитопланктона в 2020 г. в прибрежной зоне западного побережья Самбийского п-ова, где перемешивание водной толщи более выражено, чем в глубоководных районах моря, также носило неоднородный характер. Анализ доли доминирующих видов показал, что неоднородность распределения биомассы фитопланктона была обусловлена уровнем развития основного доминанта — диатомей *Dactyliosolen fragilissimus*, при этом *Cerataulina pelagica* занимала субдоминирующее положение. Известно, что обе диатомей способны обитать в районах с интенсивной турбулентностью в эвфотической зоне (Laugia et al., 1999). Было отмечено (Ault et al., 2000), что *C. pelagica* может активно развиваться в условиях истощения среды питательными веществами после предыдущего цветения воды диатомовыми водорослями, выживая в таких условиях при помощи запасенных питательных веществ. В экспериментах с культурами было показано, что пе-

ренос клеток *C. pelagica*, имеющих максимальный внутриклеточный пул биогенных веществ, в морскую воду, обедненную по биогенным веществам, вызвал быстрое повышение отношения углерода к хлорофиллу (C/Хл *a*), а также снижение эффективности работы фотосистемы II, относительной скорости электронного транспорта и удельной скорости роста (Стельмах, 2023). Таким образом, экологические особенности нетипичных для ЮВБ видов *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica* позволили в 2020–2021 гг. сформировать второй пик осеннего цветения воды диатомовыми микроводорослями, замещая на большинстве исследуемых станций типичного для данной акватории *Coscinodiscus granii*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2020–2021 гг. в российской части ЮВБ исследовано пространственное распределение биомассы фитопланктона и диатомей *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica*. Показано, что в 2020 г. в прибрежной зоне ЮВБ доминировал *Dactyliosolen fragilissimus*, в 2021 г. — *Cerataulina pelagica*. По сходству структуры фитопланктона в 2021 г. выделено четыре фитоценоотические группировки, приуроченные к разным районам ЮВБ. Сходство фитопланктона в группировках определялось различным вкладом в биомассу основного доминанта осеннего цветения воды в Балтийском море *Coscinodiscus granii* и нетипичных для ЮВБ диатомей *Dactyliosolen fragilissimus* и *Cerataulina pelagica*. Согласно оценке гидрологической ситуации, в 2021 г. проникновение нехарактерных видов в акваторию ЮВБ, по-видимому, происходило посредством медленного вдольберегового переноса поверхностных вод из Арконского и Борнхольмского бассейнов. Особенности гидрологической и гидрохимической ситуации способствовали значительной пространственной неоднородности распределения биомассы и формированию спорадических вспышек массового развития в ЮВБ диатомей, устойчивых к варибельности факторов среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны М.А. Гербу и А.А. Володину (Институт океанологии РАН) за помощь при отборе проб фитопланктона.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено при поддержке государственного задания ИОРАН (тема № FMWE-2024-0025).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Евтушенко Н.В., Шеберстов С.В. 2016. Использование данных спутникового сканера MODIS-Aqua для исследования циклов цветения фитопланктона в Балтийском море // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. Т. 13. № 3. С. 114.
<https://doi.org/10.21046/2070-7401-2016-13-3-114-124>
- Колпаков Н.В., Бегун А.А. 2014. Состав и распределение микроводорослей в эстуарии река Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период // Условия обитания промысловых объектов. Известия ТИНРО. Т. 176. С. 115.
- Кудрявцева Е.А., Александров С.В. 2019. Гидролого-гидрохимические основы первичной продуктивности и районирование российского сектора Гданьского бассейна Балтийского моря // Океанология. Т. 59. № 1. С. 56.
<https://doi.org/10.31857/S0030-157459156-71>
- Методические основы комплексного экологического монитора океана. 1988. М.: Гидрометеиздат. С. 185.
- Рябушко Л.И. 2003. Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна // Институт биологии Южных морей им. О.А. Кошарского НАН Украины. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 181.
- Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. 2010. Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: Учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов. М.: Мордвинцев. С. 60.
- Стельмах Л.В. 2023. Влияние абиотических факторов на структурные и функциональные характеристики *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey // Биология внутр. вод. № 2. С. 174.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020237>.
- Толомеев А.П., Дубовская О.П., Кравчук Е.С. и др. 2023. Горизонтальные неоднородности функционирования фито- и зоопланктона в озере с ветровыми течениями // Биология внутр. вод. № 2. С. 196.
<https://doi.org/10.31857/S0320965223020249>.
- Система Балтийского моря. 2017. М.: Науч. мир. С. 251.
- Abdalla R.R., Zaghoul F.A., Hussein N.R. 1995. A statistical modelling of phytoplankton eutrophication in the Eastern Harbour // Alexandria. Egypt. Bulletin of the National Institute of Oceanography and Fisheries (Egypt). V. 21(1). P. 125.
- Ault T., Velzeboer R., Zammit R. 2000. Influence of nutrient availability on phytoplankton growth and community structure in the Port Adelaide River, Australia: bioassay assessment of potential nutrient limitation // Hydrobiologia. V. 429: P. 89.
<https://doi.org/10.1023/A:1004024630413>
- Carlsson P., Granelli E. 1999. Effects of N:P:Si ratios and zooplankton grazing on phytoplankton communities in the northern Adriatic Sea. I. Phytoplankton species composition // Aquatic Microbial Ecology. V. 18(1). P. 55.

- Clarke K.R., Gorley R.N. 2006. PRIMER v 6: User Manual. Tutorial // Plymouth: Marine Laboratory. P. 190.
- Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2011. Seasonal Dynamics of phyto- and zooplankton and their interactions in the hypereutrophic reservoir // *Inland Water Biol.* V. 4. № 3. P. 308.
<https://doi.org/10.1134/S1995082911030059>
- Hasle G.R., Syvertsen E.E. 1996. Marine diatoms // *Identifying Marine Phytoplankton*. San Diego: Acad. Press. P. 5.
- Kahru M., Elmgren R. 2014. Satellite detection of multi-decadal time series of cyanobacteria accumulations in the Baltic Sea // *Biogeosciences Discussions*. V. 11. P. 3319.
<https://doi.org/10.5194/bgd-11-3319-2014>
- Kraberg A., Baumann M., Durselen C.D. 2010. Coastal Phytoplankton: Photo Guide for Northern European Seas // Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen. Germany. P. 204.
- Lauria M.L., Purdie D.A., Sharples J. 1999. Contrasting phytoplankton distributions controlled by tidal turbulence in an estuary // *Journal of Marine Systems*. V. 1. P. 189.
[https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(99\)00013-5](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(99)00013-5)
- Lotocka M. 2006. The first observed bloom of the diatom *Dactyliosolen fragilissimus* (Bergon) Hasle 1996 in the Gulf of Gdańsk // *Oceanologia*. V. 48(3) P. 447.
- Nausch G., Feistel R., Lass H.U. et al. 2006. Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 2005 // *Meereswiss. Ber./Mar. Sci.* V. 66 P. 82.
<https://doi.org/10.12754/msr-2013-0091>
- NEMO ocean engine. Scientific notes of climate modelling center. 2019. Vol. 27. ISSN 1288-1619, Institut Pierre-Simon Laplace (IPSL).
<https://doi.org/10.5281/zenodo.1464816>.
- Olenina I., Kownacka J. 2010. 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*. P. 15.
- Philips E.J., Badylak S., Christman M.C., Las M.A. 2010. Climatic Trends and Temporal Patterns of Phytoplankton Composition, Abundance, and Succession in the Indian River Lagoon, Florida, USA // *Estuaries and Coasts*. V. 33(2). P. 498. <https://doi.org/10.1007/s12237-009-9166-8>
- Wasmund N., Nausch G., Matthaus W. 1998. Phytoplankton spring blooms in the southern Baltic Sea — spatio-temporal development and long-term trends // *J. Plankton Res.* V. 20. P. 1099.
<https://doi.org/10.1093/plankt/20.6.1099>
- Wasmund N., Alheit J., Pollehne F. et al. 1999. The biological state of the Baltic Sea in 1998 on the basis of phytoplankton, zooplankton and zoobenthos-investigations // *Meereswiss. Ber./Mar. Sci. ReP.* V. 37. P. 75.
- Wasmund N., Pollehne F., Postel L. et al. 2001. Biological state assessment of the Baltic Sea in 2000 // *Meereswiss. Ber./Mar. Sci. ReP.* V. 46. P. 74.
- Wasmund N., Andrushaitis A., Łysiak-Pastuszek E. et al. 2001. Trophic status of the south-eastern Baltic Sea: a comparison of coastal and open areas // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* № 53. P. 849.
<https://doi.org/10.1006/ecss.2001.082>
- Wasmund N., Uhlig S. 2003. Phytoplankton trends in the Baltic Sea, ICES J. Mar. Sci. // *J. Cons. Int. Explor. Mer.* V. 60 (2). P. 177.
<https://doi.org/10.1016/S1054-3139%2802%2900280>
- Wasmund N., Dutz J., Kremp A., Zettler M.L. 2018. Biological assessment of the Baltic Sea // *Meereswissenschaftliche Berichte. Marine Science Reports*. V. 112. № 99. P. 30.
<https://doi.org/10.12754/msr-2019-0112>
- Yamada M., Tsuruta A., Yoshida Y. 1980. List of phytoplankton as eutrophic level indicator // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* V. 46. № 12. P. 1435.
- Żmijewska M., Niemkiewicz E., Bielecka L. 2000. Abundance and species composition of plankton in the Gulf of Gdańsk near the planned underwater outfall of the Gdańsk-Wschód (Gdańsk-East) sewage treatment plant // *Oceanologia*. V. 42(3). P. 335.

Электронный ресурс:

Служба мониторинга морской среды СМЕМС. [Электронный ресурс]. URL: <https://marine.copernicus.eu/> [дата обращения 07.02.2023]

**Spatial Distribution of the Diatoms *Dactyliosolen fragilissimus*
and *Cerataulina pelagica* in the Autumn Phytoplankton
of the South-Eastern Baltic in 2020–2021**

A. S. Melnik^{1, *}, O. A. Dmitrieva^{1,2, **}, E. E. Eshova¹, A. Y. Sharton¹, A. A. Kondrashov¹

¹*Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

²*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography “VNIRO”*

Atlantic branch of VNIRO (“AtlantNIRO”), Kaliningrad, Russia

**e-mail: AnastassizaHabar@mail.ru*

***e-mail: phytob@yandex.ru*

The mass development of diatom *Dactyliosolen fragilissimus* and *Cerataulina pelagica*, which are atypical of the South-East Baltic Sea water area, were registered along the Sambia peninsula coastline in the mid of October 2020. Both species were found in the coastal zone of the western and northern coast of the Sambia peninsula to a depth of 32 m, from the Baltic Strait to port Pionerskiy. In early November 2021 a mass vegetation of *C. pelagica* was recorded –both in the shallow coastal zone of the northern coast of the Sambia peninsula and in the deep water zone of the South-Eastern Baltic Sea. The biomass of this species reached 2.8 g/m³. Both diatom species were abundant within the entire Russian Exclusive Economic Zone. The prevailing hydrological situation during the study period probably facilitated penetration of the species into the study area by surface transport from the Arkona Basin.

Keywords: Baltic Sea, phytoplankton, bloom of diatom, *Dactyliosolen fragilissimus*, *Cerataulina pelagica*

УДК 582.276-15

ИМПУЛЬСНОЕ ПИТАНИЕ И ИМПУЛЬСНЫЙ РОСТ —
ВЫСОКОАДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ
ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841)© 2024 г. А. Н. Ханайченко^{а, *}, Л. О. Аганесова^а, В. С. Муханов^а^аИнститут биологии Южных морей, Севастополь, Россия

*e-mail: a.khanaychenko@gmail.com

Поступила в редакцию 16.01.2023 г.

После доработки 22.05.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

В экспериментальных условиях, имитирующих вспышки численности фитопланктона, исследованы импульсное питание и рост черноморского штамма динофлагеллят *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841) (OXY–IBSS), ESD (эквивалентный сферический диаметр) 23.5 ± 3.1 мкм). В качестве пищевых объектов использовали микроводоросли *Phaeodactylum tricornutum* (P, ESD 3.4 ± 0.3 мкм); *Isochrysis galbana* (I, ESD 3.7 ± 0.4 мкм); *Tetraselmis suecica* (T, ESD 6.1 ± 0.9 мкм); *Rhodomonas salina* (R, 7.4 ± 0.7 мкм) в виде однокомпонентных и трехкомпонентных суспензий. Концентрации микроводорослей ($\sim 10^6$ кл./мл для T и R; до $\sim 4 \times 10^6$ кл./мл для P и I) выбирали так, чтобы обеспечить их равные биомассы в пищевой смеси при общей биомассе ~ 0.02 мкг С/мкл в начале эксперимента. В условиях *ad libitum* максимальные скорости осветления среды OXY–IBSS достигали 0.1–0.5 мкл экз./сут, а скорости потребления микроводорослей — 34–44 кл./экз. · ч для P и I и 2–11 кл./экз. · ч для R и T соответственно. Скорость потребления микроводорослей в единицах углерода была достоверно выше при питании I (3.9 нг С/экз. · сут) и достоверно ниже — при питании смесью микроводорослей TRP (1.5 нг С/экз. · сут). Максимальная численность OXY–IBSS, достигаемая в течение 3–4 сут (к моменту снижения концентрации микроводорослей ниже пороговых), варьировала от 19×10^3 экз./мл (P) до 43×10^3 экз./мл (I). В отсутствие пищи динофлагелляты *Oxyrrhis marina* переходили к каннибализму, и в течение четырех суток происходили осциллирующие колебания их численности в пределах 50%. Хотя удельная скорость роста численности популяции (μ , сут⁻¹) OXY–IBSS оказалась выше при питании мелкоразмерными клетками (~ 2 сут⁻¹ при питании I), эффективность использования пищи на рост (GGE) оказалась значимо выше при питании крупноразмерными микроводорослями (26–29% vs 14–15%). При более низких суточных рационах в условиях питания смесью TRP динофлагелляты OXY–IBSS имели значимо более высокие GGE (41%) по сравнению с другими пищевыми условиями. Стратегия питания оппортунистического хищника *O. marina* разнообразной (по размерным и хемотаксономическим характеристикам) смесью жертв заключается в гибком выборе между высокой удельной скоростью численности популяции или высокой эффективностью использования пищи, что, по-видимому, дает популяциям этого вида преимущества перед другими протистами в условиях импульсного “цветения” нанопланктона.

Ключевые слова: *Oxyrrhis marina*, импульсное питание, микроводоросли, эффективность роста

DOI: 10.31857/S0320965224010118 EDN: yzryku

ВВЕДЕНИЕ

Одноклеточные эукариоты (протисты) служат основой морских пищевых сетей, а их рост и взаимодействие с другими микроорганизмами играют определяющую роль в биогеохимических циклах. Хищные подвижные гетеротрофы получают органический углерод обычно в результате фаготрофного поглощения жертв, преимущественно микроводорослей. Поэтому доминирующие протисты-фитофаги оказывают существенное влияние на видовое разнообразие, размерную структуру и численность фитопланктона, тем са-

мым оказывая влияние на первичную продукцию и на углеродные потоки в море. В свою очередь, сами планктонные фаготрофы, будучи пищей для мезопланктона, считаются важным промежуточным звеном, трансформирующим и перенаправляющим первичную продукцию вверх по пищевой цепи. Морские динофлагелляты *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841), убиквитный вид протистов прибрежного и заплескового микропланктона, оказывают значительный прессинг на суточную первичную продукцию прибрежного фитопланктона в связи с их уникальной особенностью — облигатной гетеротрофией.

Способы питания *O. marina* сочетают разнообразные стратегии: фаготрофию, сапротрофию, и при отсутствии пищи возможен переход к каннибализму. Клетки *O. marina*, имеющие хорошо развитый цитостом, способны поглощать объекты, относящиеся к различным таксонам и размерным категориям (от 2 до 20 мкм) (Jeong et al., 2018). В условиях высокой концентрации пищевых частиц *O. marina* присуще так называемое импульсное питание (“pulse feeding”) (Calbet et al., 2013; Anderson, Menden-Deuer, 2017), которое позволяет организму быстро потреблять и усваивать доступные микроводоросли и, соответственно, быстро размножаться, что обуславливает внезапные всплески его численности, возникающие периодически в разных прибрежных акваториях Мирового океана. Подобное явление при очень высокой численности клеток *O. marina* в пятнах “цветения” (до $4.4 \cdot 10^5$ кл./мл) зафиксировано в Амурском заливе Японского моря в 2004 г. (Бегун и др., 2004). Динофлагелляты *O. marina* служат удобным экспериментальным объектом для изучения пищевых связей в микропланктоне. Культуры этого вида используют в экспериментальной биологии и аквакультуре для кормления морских копепод (Parrish et al., 2012). Тем не менее, влияние состава и количества его потенциальных жертв (разных, таксономически различающихся видов микроводорослей) на прирост биомассы его популяций и, соответственно, его роль в трансформации углерода в трофической цепи до настоящего времени недостаточно исследовано.

Цель работы — исследование искусственных популяций гетеротрофных динофлагеллят *Oxyrrhis marina* при имитации импульсного питания (“pulse feeding”) нанопланктонными микроводорослями, относящимися к разным классам, в вариантах моно- и поликультур, от концентрации *ad libitum* до полного истощения пищевого ресурса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Культуры гетеротрофных динофлагеллят. Исходно *Oxyrrhis marina* были найдены в пробах, собранных в июне 2016 г. во временном прибрежном морском водоеме Гераклеийского п-ова (на территории Херсонесского заказника, г. Севастополь). В пробах из заплесковых луж обнаружено два вида нанопланктонных протистов, которые на основании морфологических внешних характеристик клеток, исследованных под световым микроскопом, идентифицированы как *O. marina* и *Tetraselmis* sp. (рис. 1). Выделенная в монокультуру лабораторная популяция *O. marina* (штамм ОХУ–ІВSS) была адаптирована к содержанию на стерилизованной морской воде (соленость 18‰) с добавлением смеси наноплан-

ктонных микроводорослей разных таксономических групп (криптофитовых, примнезиофитовых, прازیнофитовых и диатомовых).

Культуры микроводорослей. Для изучения особенностей питания и характеристик роста лабораторных популяций *O. marina* (*O*) использовали четыре вида фотосинтетических нанопланктонных микроводорослей, имеющих оптимальные для питания динофлагеллят параметры клеток, относящихся к широко распространенным в естественных условиях и используемых в аквакультуре таксонам — Bacillariophyceae *Phaeodactylum tricornutum* (Bohlin, 1897) (*P*), Prymnesiophyceae *Isochrysis galbana* (Parke, 1949) (*I*), Prasinophyceae *Tetraselmis suecica* ((Kylin) Butcher 1959) (*T*) и Cryptophyceae *Rhodomonas salina* ((Wislouch) Hill & Wetherbee 1989) (*R*). Микроводоросли культивировали в условиях неаксеничных накопительных монокультур в 0.5 л колбах Эрленмейера на стандартной среде Уолна в накопительном режиме при освещенности 5 тыс. лк. Пересевы культур проводили каждые 3–4 сут для поддержания их экспоненциального роста. Для приготовления экспериментальных суспензий использовали аликвоты культур в экспоненциальной фазе роста.

Схема эксперимента. Эксперименты по потреблению микроводорослей и росту популяций гетеротрофных динофлагеллят проводили в однокомпонентных суспензиях (при питании одним видом микроводорослей), в двух вариантах многокомпонентных суспензий (сочетание трех видов микроводорослей) и одном варианте — суспензия ОХУ–ІВSS (контроль). Количество видов микро-

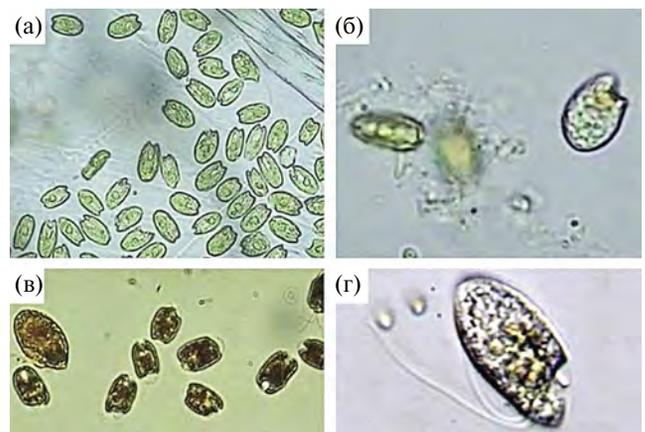


Рис. 1. Микрофотографии исходных клеток: а — живые клетки *Tetraselmis* sp. из микроценоза заплескового временного водоема (*Tetraselmis* sp. + *Oxyrrhis marina*); б — живые клетки *Tetraselmis* sp. и *O. marina* из природного водоема; в — клетка *O. marina* с *Tetraselmis* sp. внутри и свободные клетки *Tetraselmis* sp. после фиксации Люголем; г — живая клетка *O. marina* из лабораторной культуры.

водорослей в многокомпонентных смесях было ограничено тремя, поскольку при использовании методики проточной цитометрии, с помощью которой определяли концентрации клеток разных видов микроводорослей, выявлена методическая сложность разделения в смеси кластеров двух мелко-размерных видов — *Phaeodactylum tricornerutum* и *Isochrysis galbana*. Поэтому в экспериментах использовали два варианта многокомпонентных смесей: в обоих присутствовали *Tetraselmis suecica* и *Rhodomonas salina*, но к одной смеси добавляли *Phaeodactylum tricornerutum*, к другой — *Isochrysis galbana*. Схема эксперимента включала семь вариантов (в двух повторностях) пищевых условий для гетеротрофных динофлагеллят: четыре варианта монокультур микроводорослей (контроль — в отсутствие и опыт — в присутствии гетеротрофных динофлагеллят), два варианта смешанных культур микроводорослей (в отсутствие и в присутствии динофлагеллят), и один вариант — чистая культура *Oxyrrhis marina* без водорослей (“хищник” в отсутствие “жертв”).

Исходные концентрации микроводорослей в суспензиях подбирали таким образом, чтобы обеспечить их равные биомассы в начале эксперимента (~0.02 мкг С/мл), которые соответствовали бы насыщающим (*ad libitum*) концентрациям для питания *O. marina*. Они варьировали в диапазоне от ~10⁶ для крупноразмерных клеток *Tetraselmis suecica* и *Rhodomonas salina* до ~4 · 10⁶ кл./мл для мелко-размерных клеток *Phaeodactylum tricornerutum* и *Isochrysis galbana*.

Экспериментальные смеси фотосинтетических микроводорослей и гетеротрофных динофлагеллят (50 мл) помещали в стерильные стеклянные сосуды и инкубировали их в течение четырех суток в затемненных условиях (для предотвращения нарастания микроводорослей) при оптимальной температуре 21 ± 1 °С и скорости перемешивания 100 rpm с помощью орбитального шейкера ELMi S-3, оценивая изменения концентрации жертв (микроводорослей) и хищника (гетеротрофных динофлагеллят). Подготавливали суспензии путем разбавления исходных культур микроводорослей стерильной морской водой до получения необходимых начальных концентраций в экспериментальной суспензии.

Для каждого отдельного эксперимента в каждой повторности ежедневно и одновременно определяли численность и размеры клеток микроводорослей и *Oxyrrhis marina*, отбирая и оценивая их в аликвоте (1 мл), взятой из экспериментальных сосудов после тщательного перемешивания.

Цитометрия. Концентрацию клеток и размеры фотосинтезирующих микроводорослей и гетеротрофных динофлагеллят в экспериментальных суспензиях определяли с помощью проточного цитометра Cytomics™ FC 500 (Beckman Coulter, США), оборудованного синим (488 нм) однофаз-

ным аргонным лазером, и анализировали с помощью программного обеспечения СХР аналогично (Khanaychenko et al., 2018). Виды микроводорослей идентифицировали в смесях на основе комбинации их таксономических признаков (внутриклеточное содержание пигментов) и аллометрических характеристик (эквивалентный сферический диаметр — ESD), определяемых в ходе цитометрического анализа (Cucci et al., 1989). Гейтинг популяций клеток проводили в программном пакете Flowing Software v. 2.5.0 (Perttu Terho, Turku Centre for Biotechnology, University of Turku, Finland, www.floowingsoftware.com) на двух параметрических цитограммах прямого светорассеивания (FS), автофлуоресценции хлорофилла *a* в красной области спектра (канал FL4, 675 нм) и автофлуоресценции фикоэритрина в оранжевой области спектра (канал FL2, 575 нм) на безразмерных логарифмических шкалах (рис. 2). Качество измерений контролировали с помощью калибровочных флуоросфер Flow-Check™ (Beckman Coulter). Измерения размеров клеток (ESD) калибровали с помощью набора полиэфировых микросфер (Polysciences, Inc.) известного размера в диапазоне 0.5–10 мкм. Средние величины ESD, объема клетки и биомасса определяли для каждой популяции клеток по калибровочным кривым (Olson et al., 1993).

Расчеты. На основании данных, полученных с помощью проточной цитометрии, проведены расчеты концентрации и изменения размеров клеток; построены графики динамики численности клеток, рассчитаны скорости потребления микроводорослей, удельной скорости роста численности популяции гетеротрофных динофлагеллят; определены скорости осветления среды и потребления микроводорослей в клетках и в углеродном эквиваленте их биомассы; определены суточные удельные рационы и избирательность питания, а также эффективность использования пищи на рост популяций *O. marina* в зависимости от конкретного вида микроводоросли или их состава в трехкомпонентных смесях.

Скорости потребления (выедания, поглощения) микроводорослей (G_i , кл./((экз · сут)) и скорости осветления среды (F_i , мкл./((экз · сут)) гетеротрофными динофлагеллятами *O. marina* рассчитывали для каждого суточного интервала по разнице начальных (X_0 , кл./мл) и конечных (X_T , кл./мл) концентраций клеток микроводорослей в экспериментальных и контрольных сосудах согласно (Frost, 1972) собственной модификации (Khanaychenko et al., 2018):

$$F_i = (\ln X' - \ln X_T^{\ominus}) / (N_{av} \times T),$$

$$N_{av} = (N_T - N_0) / (\ln N_T - \ln N_0),$$

$$X' = X_T^K + X_0^{\ominus} - X_0^K,$$

$$G_i = F_i \times (X_T^{\ominus} - X_0^{\ominus}) / (\ln X_T^{\ominus} - \ln X_0^{\ominus}),$$

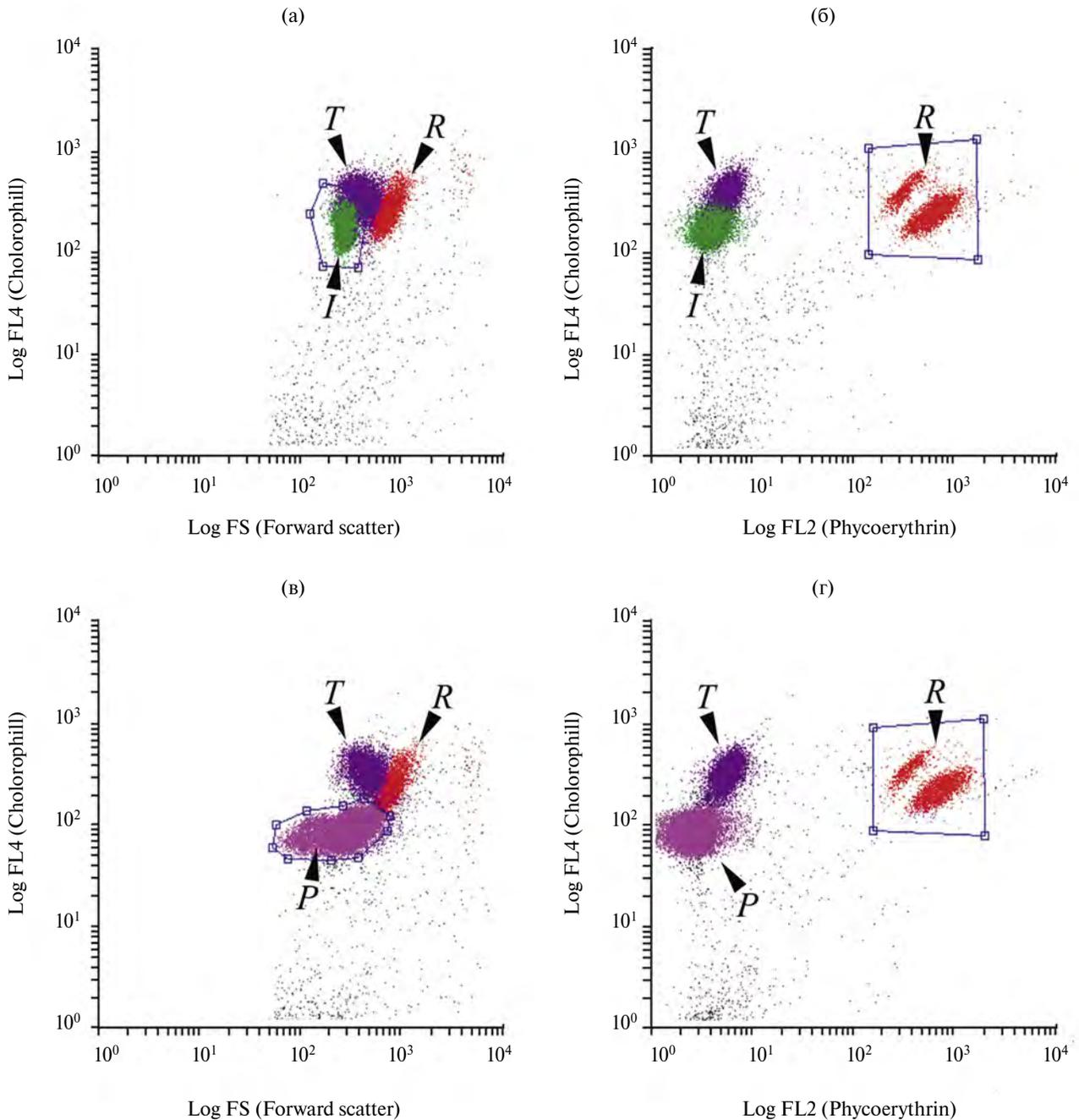


Рис. 2. Гейтинг микроводорослей из трехкомпонентных смесей *TRI* (а, б) и *TRP* (в, г) на двухпараметрических цитограммах прямого светорассеяния (FS) и автофлуоресценции в красной (FL4, хлорофилл *a*) и оранжевой (FL2, фикоэритрин) областях спектра: *I* – *Isochrysis galbana*, *P* – *Phaeodactylum tricornutum*, *T* – *Tetraselmis suecica*, *R* – *Rhodomonas salina*.

где X_0^{\ominus} и X_T^{\ominus} — начальная и конечная численности микроводорослей в эксперименте, X_0^K и X_T^K — начальная и конечная численности микроводорослей в контроле, N_0 и N_T — начальная и конечная численности *O. marina* в эксперименте (экз./мл).

Используя полученные с помощью цитометрии усредненные значения ESD (эквивалентный сферический диаметр) клеток каждого вида

в каждый конкретный момент времени измерения, рассчитывали объем клеток (V , мкм³) путем аппроксимации к объему шара $V = 4/3 \times 3.14 \times (ESD/2)^3$. Углеродный эквивалент биомассы клеток (VC , пг С/кл.) микроводорослей и гетеротрофных динофлагеллят рассчитывали с использованием объема клеток для конкретных видов (в конкретный момент времени) и коэф-

коэффициентов пересчета (конверсионные уравнения пересчета объема в углерод) объема клеток разных таксонов в единицы углерода (Menden-Deuer, Lessard, 2000). Для оценки изменения углеродного эквивалента биомассы микроводорослей пересчитывали углеродный эквивалент биомассы одной клетки на численность их клеток в объеме, аналогично рассчитывали скорость нарастания углеродного эквивалента биомассы *O. marina*.

Скорость поглощения углерода динофлагеллятами (G_c , $\mu\text{г С}/(\text{экз.} \cdot \text{сут})$) рассчитывали как произведение углеродного эквивалента биомассы поглощенных ими клеток микроводорослей на скорость поглощения клеток G_i . Удельную скорость роста численности популяции (μ , сут^{-1}) вычисляли по стандартной формуле для экспоненциальной фазы роста культур, как $\mu = (\ln N_T - \ln N_0)/T$, где N_T и N_0 — конечная и начальная концентрации клеток *O. marina*, соответственно, T — прошедшее время в сутках. Аналогично рассчитывали скорость роста углеродного эквивалента биомассы динофлагеллят как $\mu_c = [\ln(VC_T \times N_T) - \ln(VC_0 \times N_0)]/T$, где VC_T и VC_0 — углеродные эквиваленты биомассы клеток при их конечной и начальной концентрации соответственно. Суточный рацион в углеродных единицах (DR) *O. marina* рассчитывали как $DR = G_c/VC_0$, где VC_0 — углеродный эквивалент биомассы клетки *O. marina*. Для оценки баланса поглощения пищи и использования ее на рост популяции *O. marina* в углеродных единицах была рассчитана эффективность использования пищи на рост по формуле $GGE = \mu_c/DR$ (Calbet et al., 2013), аналога K_1 — коэффициента использования потребленной пищи на рост (Заика, 1972).

Селективность питания *O. marina* в смеси микроводорослей оценивали, используя модификацию индекса Ивлева, по индексу селективности E_i^* (Vanderploeg, Scavia, 1979):

$$E_i^* = (W_i - 1/n)/(W_i + 1/n),$$

где n — общее количество видов жертв, а W_i — коэффициент селективности:

$$W_i = (G_i/X_i)/\Sigma(G_i/X_i),$$

где G_i ($\text{кл.}/(\text{экз.} \cdot \text{сут})$) — количество клеток микроводорослей определенного вида, потребленного гетеротрофной динофлагеллятой за сутки, а X_i — концентрация клеток микроводорослей определенного вида в среде.

Обработку полученных данных проводили с помощью программы Excel. Рассчитывали средние арифметические величины (M), стандартные отклонения ($\pm SD$) и достоверность ($p < 0.05$) различий средних с помощью t -критерия Стьюдента.

Цифровые фотографии получали при увеличении $\times 40$ под микроскопом Nikon Eclipse.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В экспериментальных условиях с применением проточной цитометрии определяли значения концентрации и ESD клеток микроводорослей и гетеротрофных динофлагеллят в процессе динамики их изменения в каждом эксперименте скорости потребления пищи и удельной скорости роста численности популяции. Выявлены достоверные различия селективности питания и эффективности использования пищи на рост лабораторных популяций OXY-IBSS в культурах, питающихся четырьмя видами водорослей.

Гетеротрофные динофлагелляты OXY-IBSS в начале эксперимента находились в оптимальных трофических условиях при концентрациях клеток пищевых объектов *ad libitum*. Исходные концентрации клеток микроводорослей соответствовали концентрациям углерода ~ 0.02 $\mu\text{г С}/\text{мл}$. Начальная обеспеченность OXY-IBSS пищей в суспензиях находилась в пределах $(0.2 \times 10^3 (R. salina) - 20 \times 10^3 (I. galbana))$ $\text{кл.}/\text{экз.}$, что соответствовало ~ 10 $\text{нг С}/\text{экз.}$

Эквивалентный сферический диаметр ESD микроводорослей в экспериментальных суспензиях варьировал в пределах 3.4 ± 0.3 $\mu\text{м}$ (*P. tricornutum*, *P*); 3.7 ± 0.4 $\mu\text{м}$ (*I. galbana*,); 6.1 ± 0.9 $\mu\text{м}$ (*T. suecica*, *T*); 7.4 ± 0.7 $\mu\text{м}$ (*R. salina*, *R*). Значения ESD динофлагеллят варьировали в зависимости от вида микроводорослей, которым они питались, обеспеченности пищей и фазы роста популяции, однако значимых ($P < 0.05$) различий между средними для разных пищевых суспензий не обнаружено: ESD *O-O* = 23.0 ± 2.4 ; ESD *O-P* = 20.4 ± 1.1 ; ESD *O-R* = 25.3 ± 1.7 ; ESD *O-T* = 23.6 ± 1.2 ; ESD *O-I* = 23.9 ± 6.1 ; ESD *O-TRP* = 24.4 ± 1.7 ; ESD *O-TRI* = 23.9 ± 1.7 $\mu\text{м}$.

Динамика изменения численности микроводорослей и популяции *Oxyrrhis marina* в разных экспериментальных вариантах. Все варианты суспензий микроводорослей индуцировали быстрый рост численности гетеротрофных динофлагеллят. В течение 4 сут эксперимента в процессе питания и размножения численность клеток OXY-IBSS возрастала от $\sim 2-4$ до $15-43$ $\text{экз.}/\text{мкл}$, концентрации клеток микроводорослей в суспензиях разных экспериментальных вариантов снижались от максимальных исходно высоких ($7 \times 10^5 R - 4 \times 10^6 P$ $\text{кл.}/\text{мл}$) до минимальных пороговых ($0.2 \times 10^3 I - 5 \times 10^4 T$ $\text{кл.}/\text{мл}$) (рис. 3).

Характер динамики численности популяции *O. marina* зависел от условий питания. Максимально достигаемые значения численности и остановка роста численности популяций гетеротрофных динофлагеллят варьировали в зависимости от вида или смеси видов микроводорослей, которыми они питались. Остановка роста численности *O. marina* происходила внезапно в разное время при исчерпании пищевого ресурса, т.е. при снижении его концентрации ниже пороговых значений.

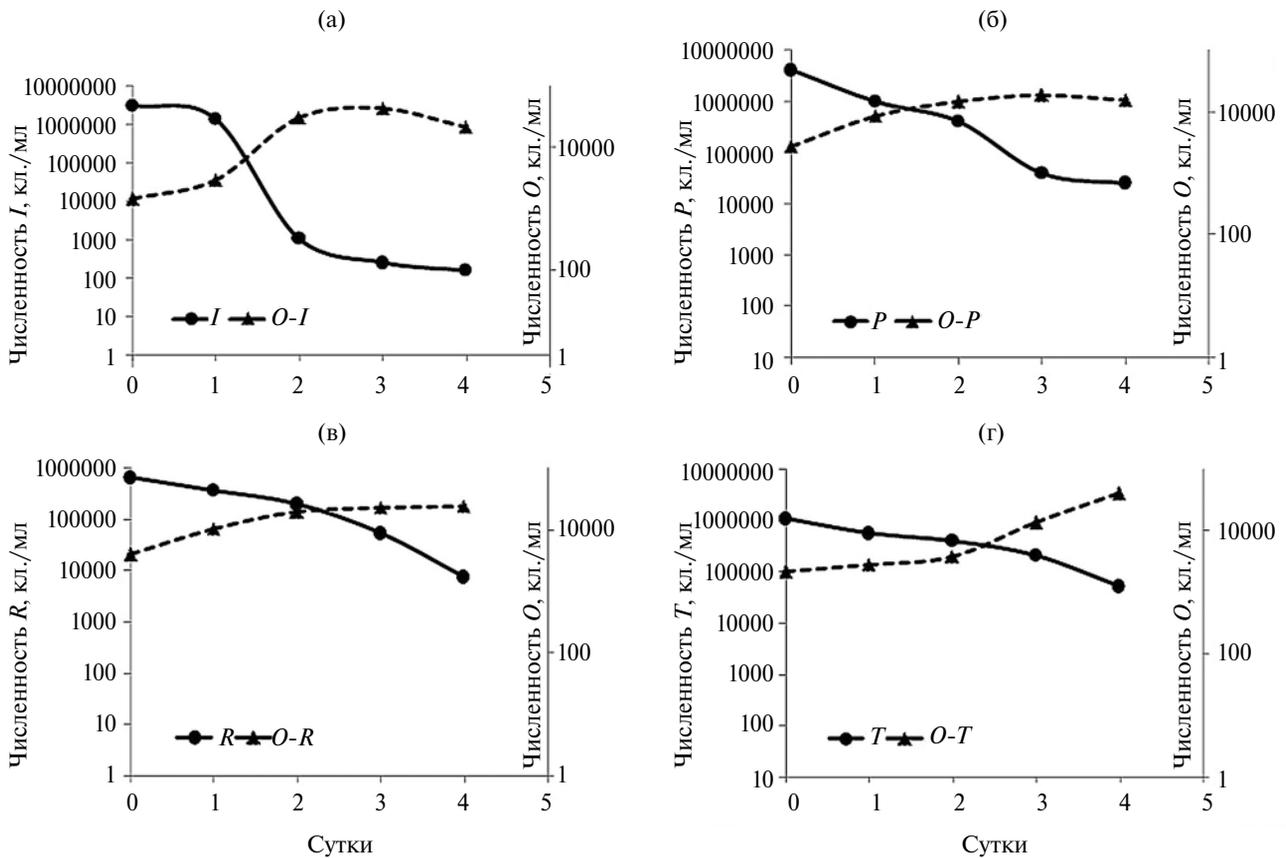


Рис. 3. Динамика изменения численности клеток (N , кл./мл) микроводорослей и *Oxyrrhis marina* в однокомпонентных суспензиях: а — с *Isochrysis galbana* (I); б — с *Phaeodactylum tricornutum* (P); в — с *Rhodomonas salina* (R); г — с *Tetraselmis suecica* (T). $O-P$, $O-I$, $O-T$, $O-R$ — численность *O. marina* при питании соответствующими микроводорослями.

Так, численность популяции OXY–IBSS (рис. 3) возрастала на протяжении 3 сут при питании в однокомпонентных суспензиях мелкоразмерных микроводорослей P и I . Пороговые концентрации ниже $4 \cdot 10^4$ кл./мл P приводили к остановке роста численности OXY–IBSS на 3-и сут, при достижении максимума численности 19 экз./мкл. Быстрое снижение концентрации клеток I с $3 \cdot 10^6$ до 10^3 кл./мл за первые 2 сут эксперимента в результате их быстрого выедания приводило к достижению максимума численности OXY–IBSS 43 экз./мкл на 3-и сут эксперимента. На 4-е сут происходило резкое снижение численности динофлагеллят из-за полного исчерпания пищевого ресурса (*Isochrysis galbana*) и перехода к каннибализму, аналогично экспериментальному варианту, в котором исходно отсутствовали микроводоросли-фотосинтетики (рис. 4в, 4г).

В суспензиях крупноразмерных нанопланктонных микроводорослей численность популяции *O. marina* продолжала стабильный рост в течение 4 сут. В суспензии R численность динофлагеллят достигала максимума 25 экз./мкл, и прекращала рост, когда концентрация микроводорослей снижалась до $8 \cdot 10^3$ кл./мл. При пита-

нии T численность динофлагеллят нарастала медленно в течение 2 сут, но начиная с 3 сут быстро возрастала, достигнув 39 экз./мкл, и продолжала рост на 4-е сут, при концентрации микроводорослей $5 \cdot 10^4$ кл./мл. Далее состояние популяции *O. marina* не отслеживали, поскольку в остальных однокомпонентных суспензиях рост прекратился.

В вариантах трехкомпонентных смесей микроводорослей численность популяции *O. marina* нарастала до максимума 36 экз./мкл в течение 3 сут при питании в смеси микроводорослей TRI (*Tetraselmis suecica* + *Rhodomonas salina* + *Isochrysis galbana*) (рис. 4в), при питании в смеси микроводорослей TRP (*Tetraselmis suecica* + *Rhodomonas salina* + *Phaeodactylum tricornutum*) экспоненциальный рост популяции *O. marina* продолжался и на 4-е сут по достижении концентрации 39 экз./мкл (рис. 4в). Незначительное снижение численности *Oxyrrhis marina* на 4-е сут в суспензии TRI (рис. 4в) сопровождалось резким падением углеродного эквивалента биомассы популяции (рис. 4г), в то время как углеродный эквивалент биомассы популяции в суспензии TRP продолжал расти на 4-е сут.

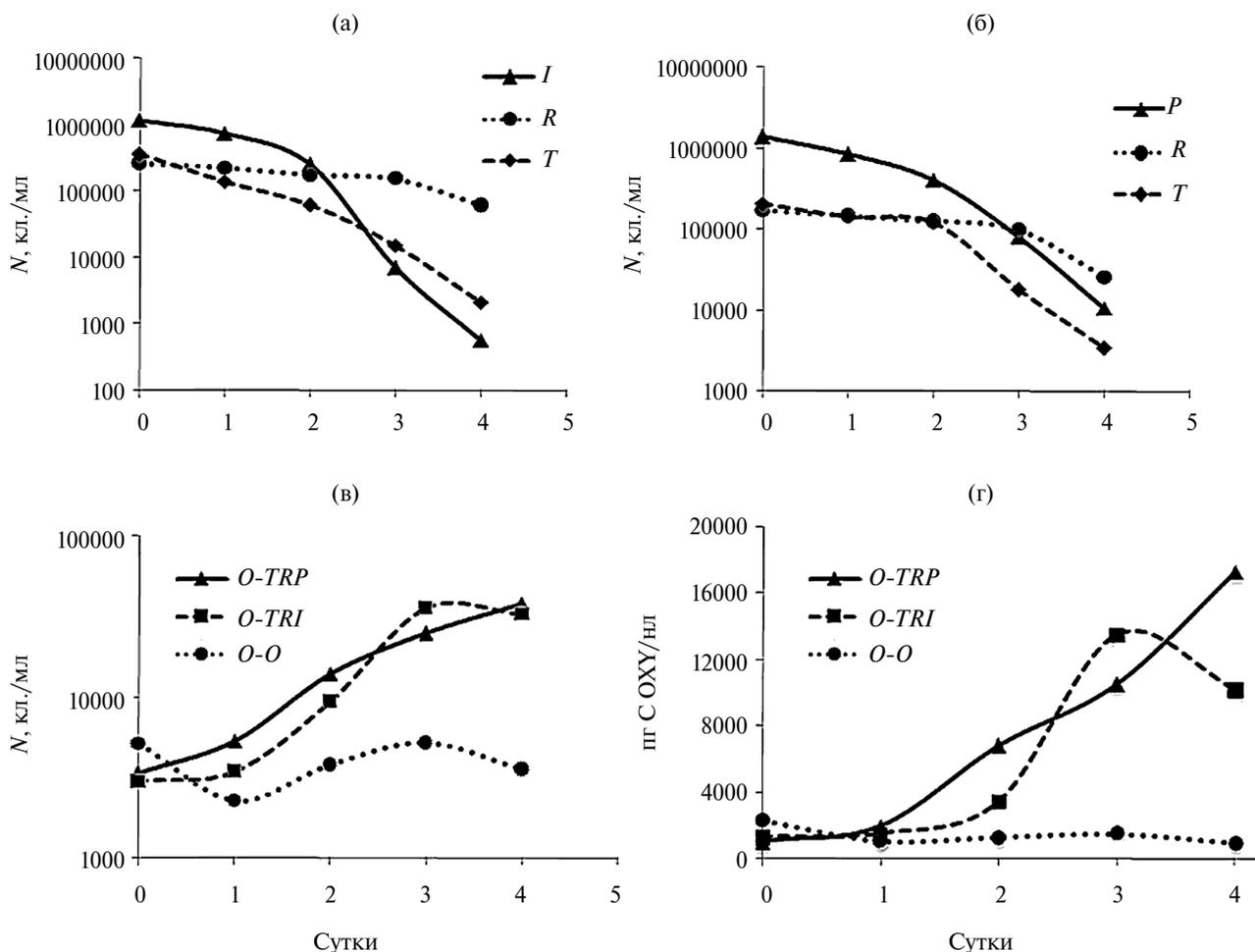


Рис. 4. Динамика изменения численности клеток (кл./мл) микроводорослей в трехкомпонентных смесях *TRI* (а) и *TRP* (б); динамика изменения численности клеток *Oxyrrhis marina* (кл./мл) в смесях *TRI* и *TRP* и в отсутствие микроводорослей (*O-O*) (в); динамика изменения углеродного эквивалента биомассы *O. marina* в смесях *TRI* и *TRP* и в отсутствие микроводорослей (*O-O*) (г). Здесь и на рис. 5, 6: *I* — *Isochrysis galbana*; *N* — численность; *O* — *Oxyrrhis marina*, *P* — *Phaeodactylum tricorutum*, *R* — *Rhodomonas salina*, *T* — *Tetraselmis suecica*.

В отсутствие пищевого ресурса (вариант *O-O*) клетки гетеротрофных динофлагеллят переходят к каннибализму, и в течение 4 сут наблюдаются осциллирующие колебания численности клеток *O. marina* (в пределах 2500 кл./мл) от 5 до 2 экз./мкл⁻¹ (рис. 4в). При этом общий углеродный эквивалент биомассы ОХУ-IBSS в отсутствие микроводорослей в течение 4 сут снижался незначительно (рис. 4г).

Скорость потребления микроводорослей и скорость осветления среды *O. marina*. Гетеротрофные динофлагелляты ОХУ-IBSS потребляли клетки всех видов микроводорослей, и в монокультурах, и в смешанных культурах, с высокой скоростью, однако, интенсивность их потребления варьировала в зависимости от вида. Скорости осветления среды ОХУ-IBSS не превышали 0.1–0.5 мкл/(экз. · сут), скорости потребления клеток находились в зависимости от вида микроводо-

рослей и концентрации их клеток в среде. В однокомпонентных суспензиях микроводорослей скорость осветления среды была максимальна в 1-е сут эксперимента при обеспеченности пищей *ad libitum*, в диапазоне от 0.1 мкл/(экз. · сут) в суспензии *R* до 0.5 мкл/(экз. · сут) в суспензии *I* (рис. 5а). На 2-е сут скорость осветления среды резко сокращалась во всех суспензиях (в связи с падением концентрации микроводорослей) до 0.1 мкл/(экз. · сут), но динофлагелляты продолжали осветлять среду с прежней скоростью до 0.5 мкл/(экз. · сут) до снижения концентрации ниже пороговой.

Максимальная скорость поглощения клеток (наблюдаемая в течение 1-х сут эксперимента при обеспеченности пищей *ad libitum*) варьировала в зависимости от размерных характеристик микроводорослей. В экспериментах с монокультурами скорости потребления клеток

обоих видов мелкоразмерных *P* и *I* были значительно выше ($P < 0.05$) по сравнению со скоростями поглощения более крупных видов (*T* и *R*). Максимальное количество клеток гетеротрофные динофлагелляты потребляли в суспензии *I* к началу 2-х сут (в среднем 44 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})), несколько ниже была скорость поглощения клеток *P* (34 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})), еще ниже (11 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})) – в суспензии *T*, и наименьшее (2 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})) при питании *R*, вида с наиболее крупными размерами клеток. Среди четырех видов микроводорослей скорость потребления клеток была минимальной (2 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})/57 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})) в суспензии *R*, а максимальной (44 кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})/10³ кл./(\text{экз.} \cdot \text{ч})) – в суспензии *I* (рис. 5б).

Выраженная в углеродных единицах скорость потребления микроводорослей динофлагеллятами OXY–IBSS в 1-е сут эксперимента в условиях повышенных концентраций микроводорослей, также оказалась достоверно более высокой ($P < 0.05$) при питании *I* (3.9 нг С/(\text{экз.} \cdot \text{сут})) (рис. 5в), и достоверно более низкой – при питании смесью микроводорослей *TRP* (1.5 нг С/(\text{экз.} \cdot \text{сут})) ($P < 0.05$). Суточная скорость потребления углерода динофлагеллятами в остальных экспериментальных условиях варьировала от 2.3 (*R*) до 3 нг С/(\text{экз.} \cdot \text{сут}) (*P*).

Максимальный суточный рацион (DR) в процентах (%) от углеродного эквивалента биомассы черноморского штамма *O. marina* OXY–IBSS в период избыточного питания (1-е сут эксперимента) был от 490% (*O–T*) – 680% (*O–R*) до 1400% (*O–P*) – 2900% (*O–I*) в однокомпонентных суспензиях, и 370% (*O–TRI*) – 650% (*O–TRP*) в трехкомпонентных суспензиях микроводорослей.

Избирательность питания микроводорослями гетеротрофных динофлагеллят. Избирательность питания *O. marina* оценивали в двух вариантах многокомпонентных смесей *TRI* (*Tetraselmis suecica* + *Rhodomonas salina* + *Isochrysis galbana*) и *TRP* (*Tetraselmis suecica* + *Rhodomonas salina* + *Phaeodactylum tricornerutum*). Оказавшись в 1-е сут эксперимента в условиях трехкомпонентной смеси микроводорослей *TRI* при пропорции клеток *T. suecica* 20%, *R. salina* 15%, *I. galbana* 65% в общей концентрации клеток всех трех видов 1816 кл./мкл (т.е. в условиях обеспеченности пищей *ad libitum*), динофлагелляты проявляли избирательность только по отношению к *T* (индекс селективности $E_i^* = +0.30$); *I* отфильтровывали пропорционально их концентрации в среде ($E_i^* = -0.04$), а *R* потребляли в пропорции значительно меньшей, чем их вклад в суммарную концентрацию клеток микроводорослей в среде ($E_i^* = -0.44$) (рис. 6а). На 2-е сут при значительном снижении общей концентрации клеток всех трех микроводорослей (до 1124 кл./мкл), дино-

флагелляты избирательно ($E_i^* = +0.14$) потребляли клетки *I*, концентрация которых за сутки снизилась вдвое; отфильтровывали клетки *T* почти пропорционально их концентрации в среде ($E_i^* = -0.02$), и в значительно меньшей пропорции поглощали клетки *R* ($E_i^* = -0.58$). Снижение общей концентрации разных микроводорослей до 489 кл./мл в среде (с долей *I* 51% общей концентрации клеток) на 3-и сут эксперимента приводило к повышению индекса избирательности

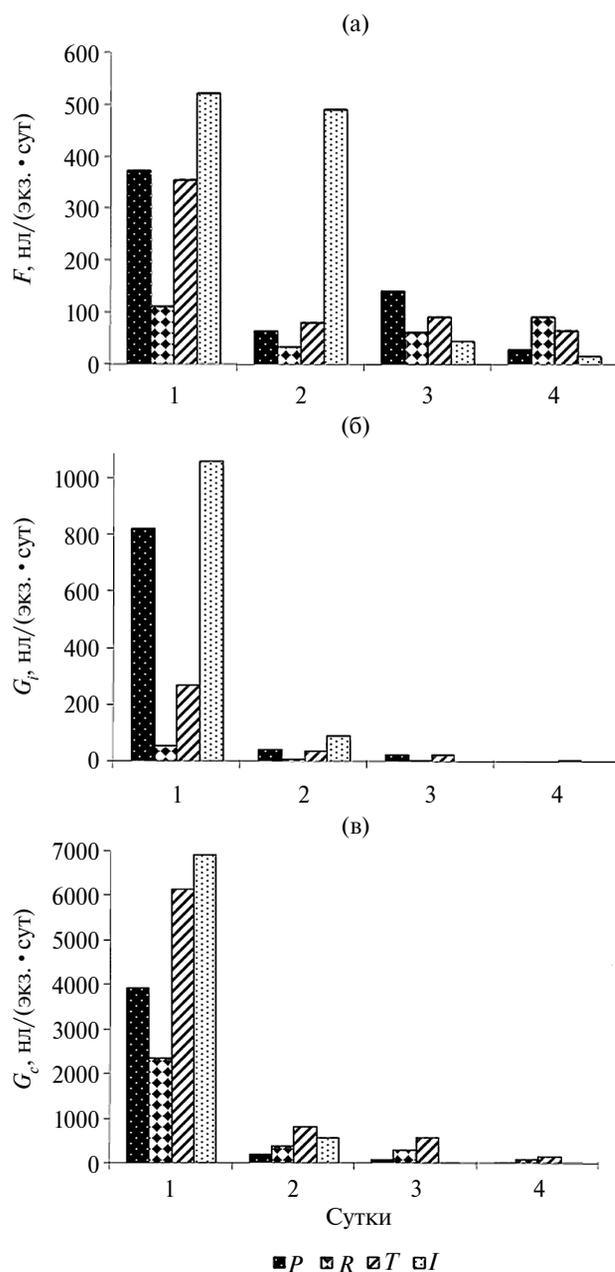


Рис. 5. Скорости фильтрации (F , нл/(\text{экз.} \cdot \text{сут})) и потребления клеток микроводорослей (G_r , кл./(\text{экз.} \cdot \text{сут})) и углеродного эквивалента их биомассы (G_c , нг С/(\text{экз.} \cdot \text{сут})) динофлагеллятами от *ad libitum* до пороговых концентраций в однокомпонентных суспензиях.

I до $E_i^* = +0.51$, поглощению T пропорционально их концентрации в среде ($E_i^* = +0.02$), и R в пропорции значительно меньше их процентного содержания в среде ($E_i^* = -0.58$).

При столкновении с тремя различными жертвами в трехкомпонентной смеси TRP при насыщающей суммарной концентрации клеток 1920 кл./мкл (19% *T. suecica*; 9% *R. salina* и 72% *P. tricornutum*) в течение первых суток ОХУ–IBSS выедал P пропорционально концентрации его клеток в среде ($E_i^* = +0.06$), в меньшей степени фагоцитировал клетки T ($E_i^* = -0.1$), и еще в меньшей степени поглощал клетки ($E_i^* = -0.48$) (рис. 6в). На 2-е сут динофлагелляты проявляли незначительную избирательность по отношению к P ($E_i^* = +0.14$), потребляя T ($E_i^* = -0.53$) в пропорции значительно ниже их пропорций в смеси и избегали R ($E_i^* = -0.55$). При

снижении общей концентрации всех трех видов водорослей в смеси TRP до 192 кл./мкл, а P до 81 кл./мкл (42%) на 3-и сут динофлагелляты начинали активно выбирать T ($E_i^* = +0.21$), и, в меньшей степени, P ($E_i^* = +0.13$), продолжая отлавливать клетки R в значительно более низкой пропорции по сравнению с их концентрацией в среде ($E_i^* = -0.66$).

Однако, если рассматривать избирательность питания ОХУ–IBSS в трехкомпонентных суспензиях, основываясь на совокупном выедании клеток за период 3 сут, то можно утверждать, что в смеси TRI динофлагелляты проявляют значительную селективность исключительно по отношению к I ($E_i^* = +0.43$), и в меньшей степени к T ($E_i^* = +0.20$), поглощая почти пропорционально нахождению в среде клетки R ($E_i^* = -0.04$) (рис. 6б). В суспензии TRP за период питания ею

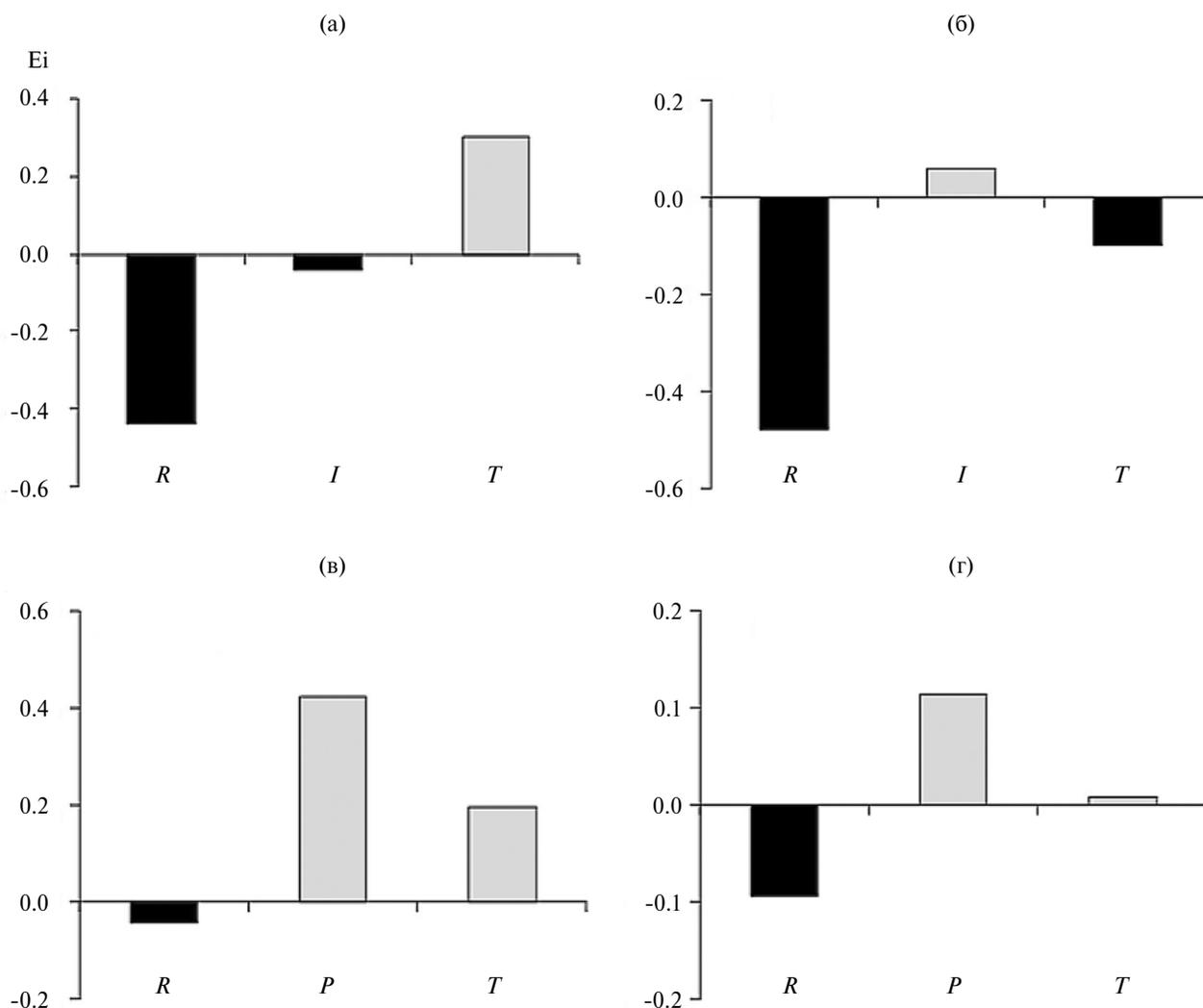


Рис. 6. Индексы элективности (E_i) клеток микроводорослей из трехкомпонентных смесей TRI (а, в) и TRP (б, г) в 1-е сут эксперимента (а, б) и за 3 сут совокупно (в, г).

в течение трех суток совокупно избирательность динофлагеллятами мелко размерных клеток P можно оценить как незначительную ($E_i^* = +0.11$), в то время как оба вида крупноразмерных микроводорослей OXY–IBSS потреблял приблизительно пропорционально их концентрации в среде, т.е. по мере столкновения с их клетками, с $E_i^* = +0.01$ для T и $E_i^* = -0.09$ для R (рис. 6г).

Удельная скорость роста популяций динофлагеллят в разных трофических условиях. Динамика роста популяций *O. marina* и удельная скорость роста их численности значительно различались в зависимости от вида микроводорослей, которыми они питались. Скорость удельного роста популяции (μ , сут⁻¹) в течение первых 2 сут возрастала при питании любыми микроводорослями, достигая в течение короткой фазы экспоненциального роста в среднем 0.6–0.8 сут⁻¹, за исключением I , при питании которыми максимальная скорость удельного роста превысила 2 сут⁻¹, а в среднем была 1.5 сут⁻¹.

Оценка эффективности трансформации углеродного эквивалента биомассы микроводорослей в углеродный эквивалент биомассы гетеротрофных динофлагеллят (GGE, %).

В связи с разнородностью динамики роста численности динофлагеллят (длиной лаг-фазы, длительностью роста популяции и др.) оценку эффективности трансформации углеродного эквивалента биомассы микроводорослей в углеродный эквивалент биомассы гетеротрофных динофлагеллят (GGE, %) проводили за суммарный период от начала эксперимента до 3 сут. При питании в однокомпонентных суспензиях GGE (за трое суток) OXY–IBSS повышался от мелко размерных (14.5 и 15.0% для P и I соответственно) к более крупным нанофлагеллятам (25.9. и 29.3 % для T и R соответственно) (рис. 7).

Трехкомпонентные диеты динофлагеллят, обе содержавшие крупноразмерных T и R , показали значимую разницу эффективности трансформации в сравнении с мелко размерным компонентом (P или I). Эффективность трансформации углеродного эквивалента биомассы микроводорослей динофлагеллятами при питании смесью TRP с P (GGE = 40.7%) оказывалась значимо ($P < 0.05$) выше, чем при их содержании в смеси TRI с I (GGE = 24.3%) (рис. 7).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Морские планктонные организмы претерпевают значительные колебания количества и качества пищи в течение жизни. Известно, что многие динофлагелляты имеют разнообразные механизмы адаптации к изменениям условиям среды, повышающие выживаемость их популяций (Стельмах, Мансурова, 2021; Khanaychenko et al., 2019; Telesh

et al., 2021). Степень изменчивости пищевых ресурсов гетеротрофных динофлагеллят, населяющих преимущественно прибрежные временные или полужамкнутые водоемы с их высокоизменчивым качественным и количественным составом фитопланктона, вызывает соответствующие адаптивные реакции. Анализ полученных данных позволяет высказать несколько предположений о влиянии варьирующих трофических условий на характеристики роста их популяций. Штамм *O. marina* OXY–IBSS продемонстрировал высокие максимальные скорости потребления пищи, высокую скорость роста численности и эффективное использование импульсного питания на рост популяции, а также значительную выживаемость в процессе голодания.

Безусловно, концентрация пищи играет определяющую роль для скорости потребления и роста численности. Все пищевые суспензии, в которых развивались экспериментальные популяции OXY–IBSS, в начале эксперимента имели концентрации клеток *ad libitum*, сопоставимые по углеродному эквиваленту биомассы, и были составлены из оптимальных по размеру фотосинтезирующих нанофлагеллят. Однако, скорость потребления микроводорослей, скорость и длительность роста численности популяций после избыточного импульсного питания, и эффективность использования пищи на рост OXY–IBSS значимо варьировали в зависимости от вида микроводорослей в однокомпонентных или в различных сочетаниях микроводорослей в трехкомпонентных суспензиях.

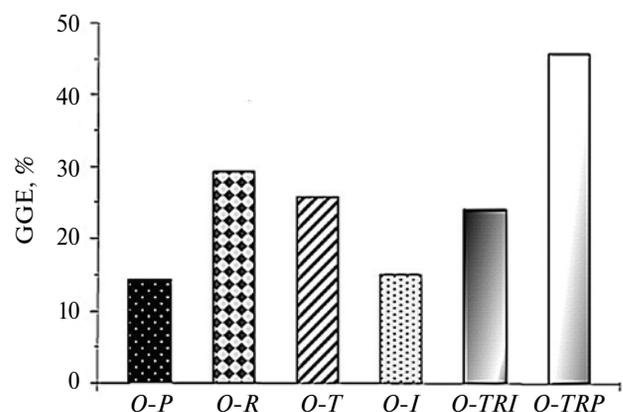


Рис. 7. Эффективность использования углерода потребленных микроводорослей на прирост углеродного эквивалента биомассы гетеротрофных динофлагеллят *O. marina* (GGE, %) при питании в однокомпонентных смесях (O–P — *Phaeodactylum tricorutum*; O–R — *Rhodomonas salina*; O–T — *Tetraselmis suecica*; O–I — *Isochrysis galbana*) и в трехкомпонентных смесях микроводорослей (O–TRI — *Tetraselmis suecica*, *Rhodomonas salina*, *Isochrysis galbana* и O–TRP — *Tetraselmis suecica*, *Rhodomonas salina*, *Phaeodactylum tricorutum*).

Известно, что основной способ питания *O. marina* — фагоцитоз, эти гетеротрофные динофлагелляты могут питаться широким спектром разных таксонов фотосинтетических микроводорослей. Характерное пищевое поведение *O. marina* включает поиск добычи до контакта с ней, захват “жертвы” жгутиком и ее фагоцитоз. Согласно нашим микроскопическим наблюдениям, при контакте с пищей OXY-IBSS ведут себя очень активно, одна особь может легко и быстро поглотить от двух до четырех клеток *T* и *R*, ESD которых в ~2–4 раза меньше клетки *O. marina*; в случае более мелких *P* и *I* (ESD в 7–8 раз меньше клетки *O. marina*), количество одновременно заглоченных клеток могло увеличиваться до 5–7. Значимые различия получены в скорости потребления клеток микроводорослей динофлагеллятами, которая возрастала обратно пропорционально их размерам (объему) клеток. Клетки мелкоразмерных микроводорослей потреблялись быстрее, чем крупноразмерных, эти различия не исчезали, даже если скорость поглощения оценивали в углеродных единицах. Очевидно, более высокая концентрация мелкоразмерных микроводорослей (*P* и *I*) и, соответственно, более высокая вероятность “встречи” обеспечивает более быстрое их потребление по сравнению с более разряженной концентрацией крупноразмерных (*T* и *R*).

Максимальные скорости потребления пищи (в углеродных единицах) и скорости осветления среды OXY-IBSS, полученные в наших экспериментах при питании разными микроводорослями: 1.5 (суспензия *TRP*); 2.3 (*R*); 3 (*P*); 3.9 нг С/(экз. · сут) (*I*) — при максимальных скоростях осветления среды 0.1–0.5 мкл/(экз. · сут), оказались сопоставимы с характеристиками питания других штаммов этого вида динофлагеллят, со скоростью осветления среды и скоростью потребления углерода в пределах 0.002–0.015 мкл/(экз. · ч) и 0.07–2.8 нг С/(экз. · сут) соответственно (Roberts et al., 2011; Calbet et al., 2013). Максимальные суточные рационы (DR) в процентах (%) от углеродного эквивалента биомассы OXY-IBSS в период избыточного питания *Rhodomonas salina* — 680% оказались сопоставимы с DR ~500% штамма OXY-BCN при питании *R. salina* (Calbet et al., 2013). Подобные суточные рационы наблюдали у инфузорий (70–200%) и у жгутиконосцев (320–510% биомассы) даже при низких температурах в природных условиях (Романова и др., 2013).

Длительность нарастания численности популяции OXY-IBSS от начала импульсного избыточного питания варьировала от трех (*Isochrysis galbana* и *Phaeodactylum tricorutum*) до более четырех суток (*Tetraselmis suecica* и *Rhodomonas salina*). Клетки *Oxyrrhis marina* в экспериментальных популяциях переставали делиться при концентрациях мелкоразмерных кле-

ток *Isochrysis galbana* и *Phaeodactylum tricorutum* ~ $5 \cdot 10^4$ кл./мл, но продолжали размножаться при снижении концентрации *Rhodomonas salina* до $7 \cdot 10^3$ кл./мл. Численность *O. marina* в наших экспериментах в условиях питания *ad libitum* возрастала со скоростью $\mu \sim 1$ сут⁻¹ при скорости потребления *Rhodomonas salina* 57 кл./(экз. · сут), превышая вдвое скорость роста численности *O. marina* штамма OXY-BCN ($\mu = 0.44$), который потреблял клетки *Rhodomonas salina* с аналогичной скоростью (Calbet et al., 2013). Максимальные удельные скорости роста численности популяции OXY-IBSS (до 2.2 сут⁻¹ при избыточном питании *Isochrysis galbana* за короткий промежуток времени строго логарифмического роста популяции, который может не превышать одних суток), значимо превышают скорость роста численности микроводорослей, и сходны со скоростью роста инфузорий, которая может превышать скорость роста численности их жертв в два–три раза за счет высокой эффективности использования потребленного органического вещества на рост популяции (Goldman et al., 1989). Полученные нами средние величины скорости роста численности OXY-IBSS сопоставимы с вариациями в скорости роста, полученными для других штаммов *O. marina* — 0.8–1.3 сут⁻¹ (Droop, 1959; Goldman et al., 1989; Calbet et al., 2013), но ниже, чем у OXY-IBSS при избыточном питании *Isochrysis galbana*. Однако, между началом фагоцитоза клеток микроводорослей и делением *Oxyrrhis marina* может наблюдаться расхождение во времени (лаг-фаза) как перед началом, так и перед окончанием экспоненциальной фазы роста. Это позволяет предположить, что гетеротрофные динофлагелляты могут по-разному расходовать, трансформировать и накапливать полученные с пищей соединения. Высокую скорость потребления клеток *Isochrysis galbana* в начале эксперимента при их концентрации *ad libitum* и продолжение роста численности *Oxyrrhis marina* уже после снижения концентрации пищи ниже пороговой можно объяснить тем, что в данном варианте *O. marina* сочетает два механизма: “роскошное” избыточное питание (“luxury feeding”) и компенсаторный рост (“compensatory growth”) согласно стехиометрической пластичности данного вида (Meunier et al., 2012). Для быстрого роста клетки должны иметь большой набор рибосом, обеспечивающий обширный синтез белка, необходимый для высоких скоростей роста, и *O. marina* выбирает наиболее подходящие пищевые объекты, используя хемотаксис (Meunier et al., 2012).

Выявленные нами видоспецифические особенности селективности питания гетеротрофных динофлагеллят OXY-IBSS свидетельствуют, что в основе механизма “отбора” пищи играют роль не только размерно-морфологические характеристики клеток, но и хемотрепторная оцен-

ка пищевых частиц, которая может различаться не только для разных видов микроводорослей, но и зависеть от состояния их клеток. Все микроводоросли, которые использованы в нашем эксперименте, отобраны из культур в экспоненциальной фазе роста, содержащихся на среде Уолна с избыточным количеством минеральных компонентов, соответственно, нельзя предположить, что микроводоросли могли быть отвергнуты *O. marina* из-за их плохого состояния. Поэтому в рассмотренных суспензиях механизм селекции, вероятнее всего, связан с размерными характеристиками клеток и с различным хемотаксономическим составом жертв, определяемых хеморецепторным аппаратом *O. marina*, как, например, активная селекция штаммом ОХУ–ІВВS микроводоросли *Isochrysis galbana* из трехкомпонентной смеси TRI.

Скорость биоконверсии (трансформации биомассы микроводорослей в биомассу гетеротрофов) зависит также не только от концентрации и размеров пищевых частиц, но и от содержания в них определенных незаменимых соединений. Согласно нашим экспериментальным данным, при избытке *I. galbana* гетеротрофы с высокой скоростью поглощают их биомассу и быстро трансформируют ее в собственную, что приводит к быстрому размножению и резкому всплеску численности ОХУ–ІВВS. После избыточного двухсуточного питания, при снижении *I. galbana* $<10^3$ кл./мл, и, соответственно, снижению рациона ниже порогового, динофлагелляты продолжают делиться. Описана способность *O. marina* консервировать значительную часть азота (55–77%), усвоенного из пищи в период ее изобилия, к наступлению стационарной фазы роста популяции, т.е. не только эффективно конвертировать биомассу поглощенных жертв в собственную протоплазму, но и до некоторой степени “растягивать” запасы на период голодания (Goldman et al., 1989). Однако, через сутки голодания ресурсы, полученные динофлагеллятами при предшествовавшем голоданию избыточном питании *I. galbana*, быстро расходуются, и клетки *Oxyrrhis marina* переходят к каннибализму. Напротив, при более низком (по числу клеток и углеродному эквиваленту биомассы) рационе питания при потреблении *Rhodomonas salina*, питательные вещества и энергия значительно эффективнее расходуются на размножение *Oxyrrhis marina*, приводя к более стабильному росту популяции при средних значениях удельной скорости роста. При питании *Tetraselmis suecica* даже в условиях *ad libitum* сначала происходит задержка размножения (лаг-фаза) *O. marina*, но после лаг-фазы наблюдается стабильный рост численности популяции более длительное время, чем на других пищевых ресурсах. Возможно, поэтому, мы наблюдали сбалансированное по росту сосуществование популяций

“хищника” и “жертвы” — *Tetraselmis* sp. и *Oxyrrhis marina* во временном прибрежном морском водоеме, из которого выделен штамм ОХУ–ІВВS.

Высокая эффективность использования пищи на рост GGE за короткий промежуток времени у гетеротрофных динофлагеллят связана с преимущественной формой их питания — фагоцитозом. Известно, что планктонные микроводоросли — первичные продуценты высоконенасыщенных жирных кислот n-3 ВНЖК, тогда как организмы более высоких трофических уровней получают эти питательные вещества, в основном, путем биоаккумуляции. Микроводоросли, которыми питались экспериментальные популяции *O. marina*, имеют существенные хемотаксономические различия, особенно в составе липидов и ненасыщенных жирных кислот, наиболее важные из которых для морских пищевых цепей — 20:5n-3 (ЭПК, эйкозапентаеновая) и 22:6n-3 (ДГК, докозагексаеновая). Клетки примнезиофитовых *Isochrysis galbana* содержат значительное количество липидов и из ненасыщенных жирных кислот, преимущественно ДГК и незначительное количество ЭПК; для криптофитовых *Rhodomonas salina* характерно содержание в большей степени ЭПК по сравнению с ДГК; диатомовые *Phaeodactylum tricorutum* имеют очень высокое содержание ЭПК, но очень низкое ДГК; в составе зеленых *Tetraselmis suecica* полностью отсутствует ДГК, имеется незначительное количество ЭПК, и высокое — 18:3 ω 3. В отличие от планктонных ракообразных, которые могут только биоаккумулировать жирные кислоты из микроводорослей, но не элонгировать их, жирно-кислотный состав гетеротрофных динофлагеллят *O. marina* почти не зависит от жирно-кислотного состава его “жертв” — микроводорослей, и оказывается весьма стабильной величиной, варьируя в незначительных пределах (30–36% 22:6n-3 и 1.4–3.7% 20:5n-3). Это связано с практически доказанной особенностью, свойственной *O. marina* биохимической стратегией — преобразованием жирно-кислотного состава поглощаемой пищи путем десатурации и удлинения жирной кислоты 18:3 ω 3 до 20:5n-3 и до 22:6n-3 (Parrish et al., 2012).

Высокое содержание ДГК в *Isochrysis galbana*, несомненно, способствует быстрой трансформации биомассы этих микроводорослей в биомассу гетеротрофов, поскольку не требует энергии для десатурации и удлинения предшественников данной ЖК, необходимой для метаболизма *Oxyrrhis marina*. Для поимки мелкоразмерных клеток *Isochrysis galbana* при резком снижении их концентрации в среде необходимы значительные энергозатраты, которые не компенсируются малым количеством ЭПК, что приводит к столь же быстрому истощению внутренних энергетических запасов *O. marina* при голодании. Возможно, поэтому, несмотря на значительно более высокие

DR при питании OXY-IBSS мелкоразмерными *Isochrysis galbana* и *Phaeodactylum tricornerutum*, получен наиболее низкий индекс GGE (~15%). Самый высокий индекс GGE динофлагеллят, зарегистрированный в условиях однокомпонентных суспензий (*Rhodomonas salina*), очевидно, связан с тем, что их клетки содержат значительное количество ЭПК и ДГК, и на поимку одной клетки затрачивается меньше энергии, но она обеспечивает значительно большим пищевым ресурсом по сравнению с мелкоразмерными микроводорослями. Высокие значения GGE при питании трехкомпонентными смесями (TRI 24.3% и TRP 40.7%) свидетельствуют о более сбалансированном метаболизме динофлагеллят в условиях наличия разнообразных незаменимых пищевых компонентов из разных микроводорослей.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты исследования показали, что гетеротрофные динофлагелляты *Oxyrrhis marina* высокоадаптированы к гетерогенным или нестабильным условиям и быстро потребляют микроводоросли любого таксона адекватного размера в условиях импульсного избыточного питания. Этот вид быстро размножается и может выедать ~45% биомассы крупных нанофлагеллят и ~75% биомассы мелких нанофлагеллят при их высокой концентрации, элиминируя за несколько суток биомассу фитопланктона от максимально возможной концентрации до пороговых значений. Необходимы дальнейшие исследования биолого-физиологических и биохимических характеристик *O. marina* в экологических, токсикологических и марикультурных экспериментах, поскольку эти организмы, обладая оптимальной стратегией питания и выживания в экстремальных условиях, служат важным промежуточным компонентом морских пищевых цепей между первичными продуцентами (микроводорослями) и вторичными продуцентами (зоопланктоном). Способность *O. marina* быстро элиминировать, усваивать и трансформировать биомассу нанопланктонных микроводорослей с любым жирнокислотным составом в собственную биомассу с высоким содержанием высоконенасыщенных n-3 жирных кислот (ЭПК и ДГК) позволяет играть им важную роль в морских пищевых цепях, определяя продукцию планктонных копепод — наиболее полноценного животного корма для ранних личинок рыб, определяющего их выживаемость и рост.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института биологии Южных морей по темам: “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ

и технических продуктов морского генезиса” (№ 124022400152-1) и “Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем” (№ 124030400057-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бегун А.А., Орлова Т.Ю., Селина М.С. 2004. Случай “цветения” воды в Амурском заливе Японского моря, вызванный динофитовой водорослью *Oxyrrhis marina* Dujardin, 1841 // Биология моря. Т. 30. № 1. С. 68.
- Заика В.Е. 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев: Наук. думка.
- Романова Н.Д., Мазей Ю.А., Тихоненков Д.В. и др. 2013. Сообщества гетеротрофных микроорганизмов на границе “вода–дно” в Карском море // Океанология. Т. 53. Вып. 3. С. 375. <https://doi.org/10.7868/s0030157413030106>
- Стельмах Л.В., Мансурова И.М. 2021. Физиологический механизм выживания динофитовых водорослей в условиях биогенного лимитирования // Биология внутр. вод. № 2. С. 1987. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020157>.
- Anderson S.R., Menden-Deuer S. 2017. Growth, grazing, and starvation survival in three heterotrophic dinoflagellate species // J. Eukaryotic Microbiol. V. 64. № 2. P. 213. <https://doi.org/10.1111/jeu.12353>
- Calbet A., Isari S., Martínez R.A. et al. 2013. Adaptations to feast and famine in different strains of the marine heterotrophic dinoflagellates *Gyrodinium dominans* and *Oxyrrhis marina* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 483. P. 67. <https://doi.org/10.3354/meps10291>
- Cucci T.L., Shumway S.E., Brown W.S., Newell C.R. 1989. Using phytoplankton and flow cytometry to analyze grazing by marine organisms // Cytometry: The Journal of the International Society for Analytical Cytology. V. 10. № 5. P. 659. <https://doi.org/10.1002/cyto.990100523>
- Droop M.R. 1959. Water-soluble factors in the nutrition of *Oxyrrhis marina* // J. Mar. Biol. Assoc. U K. V. 38. № 3. P. 605. <https://doi.org/10.1017/s0025315400007037>
- Frost B.W. 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the Marine planktonic copepod *Calanus pacificus* // Limnol., Oceanogr. V. 6. P. 805. <https://doi.org/10.4319/lo.1972.17.6.0805>
- Goldman J.C., Dennett M.R., Gordin H. 1989. Dynamics of herbivorous grazing by the heterotrophic dinoflagellate *Oxyrrhis marina* // J. Plankton Res. V. 11. № 2. P. 391. <https://doi.org/10.1093/plankt/11.2.391>
- Jeong H.J., You J.H., Lee K.H. et al. 2018. Feeding by common heterotrophic protists on the mixotrophic alga *Gymnodinium smaydae* (Dinophyceae), one of the fastest growing dinoflagellates // J. Phycol. V. 54. № 5. P. 734. <https://doi.org/10.1111/jpy.12775>
- Khanaychenko A., Mukhanov V., Aganesova L. et al. 2018. Grazing and feeding selectivity of *Oithona davisae* in

- the Black Sea: importance of cryptophytes // Turkish J. Fish and Aquat. Sci. V. 18. № 8. P. 937.
http://doi.org/10.4194/1303-2712-v18_8_02
- Khanaychenko A.N., Telesh I.V., Skarlato S.O. 2019. Bloom-forming potentially toxic dinoflagellates *Procerentrum cordatum* in marine plankton food webs // Protistology. V. 13. P. 95.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2019-13-3-1>
- Menden-Deuer S., Lessard E.J. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton // Limnol., Oceanogr. V. 45. № 3. P. 569.
<https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
- Meunier C.L., Hantzschke F.M., Cunha-Dupont A.Ö. et al. 2012. Intraspecific selectivity, compensatory feeding and flexible homeostasis in the phagotrophic flagellate *Oxyrrhis marina*: three ways to handle food quality fluctuations // Hydrobiologia. V. 680. № 1. P. 53.
<https://doi.org/10.1007/s10750-011-0900-4>
- Olson R.J., Zettler E.R., DuRand M.D. 1993. Phytoplankton analysis using flow cytometry // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Publishers, Boca Raton, FL. P. 175.
<https://doi.org/10.1201/9780203752746-23>
- Parrish C.C., French V.M., Whitticar M.J. 2012. Lipid class and fatty acid composition of copepods (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *Pseudocalanus* sp., *Tisbe furcata* and *Nitokra lacustris*) fed various combinations of autotrophic and heterotrophic protists // J. Plankton Res. V. 1. № 34(5). P. 356.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbs003>
- Roberts E.C., Wootton E.C., Davidson K. et al. 2011. Feeding in the dinoflagellate *Oxyrrhis marina*: Linking behaviour with mechanisms // J. Plankton Res. V. 33. P. 603.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbq118>
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S. 2021. Abiotic stability promotes dinoflagellate blooms in marine coastal ecosystems // Estuarine Coastal Shelf Sci. V. 251. P. 107239.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107239>
- Vanderploeg A.H., Scavia D. 1979. Two electivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing // J. Fish Res. Board Can. V. 36. P. 362.
<https://doi.org/10.1139/f79-055>

Pulse Feeding and Pulse Growth: A Highly Adaptive Strategy of Heterotrophic Dinoflagellates *Oxyrrhis marina*

A. N. Khanaychenko^{1, *}, L. O. Aganesova¹, and V. S. Mukhanov¹

¹Institute of Biology of the South Seas, Sevastopol, Russia

*e-mail: a.khanaychenko@gmail.com

Pulse feeding and growth of the Black Sea strain of dinoflagellates *Oxyrrhis marina* (Dujardin, 1841) (OXY–IBSS), equivalent spherical diameter (ESD) ($23.5 \pm 3.1 \mu\text{m}$) have been studied under experimental conditions simulating phytoplankton blooms. Microalgae *Phaeodactylum tricorutum* (*P*, ESD $3.4 \pm 0.3 \mu\text{m}$), *Isochrysis galbana* (*I*, ESD $3.7 \pm 0.4 \mu\text{m}$), *Tetraselmis suecica* (*T*, ESD $6.1 \pm 0.9 \mu\text{m}$), and *Rhodomonas salina* (*R*, $7.4 \pm 0.7 \mu\text{m}$) were used as food objects in a one-component and three-component suspensions. Microalgae concentrations ($\sim 10^6$ cells/mL for *T* and *R*; up to $\sim 4 \times 10^6$ cells/mL for *P* and *I*) were chosen to ensure their equal total carbon biomass $\sim 0.02 \mu\text{g C}/\mu\text{L}$ in the food mixtures at the beginning of the experiment. Under *ad libitum* conditions, the maximum clearance rates of the OXY–IBSS reached 0.1–0.5 $\mu\text{L ind./day}$, and the grazing rate of microalgae was 34–44 cells/(ind h) for *P* and *I*, and 2–11 cells/(ind. h) for *R* and *T*, respectively. The grazing rate of microalgae in carbon units was significantly higher when feeding on *I* (3.9 ng C/(ind. day)) and significantly less when fed with a mixture of microalgae *TRP* (1.5 ng C/(ind. day)). Maximum abundance of OXY–IBSS, achieved within 3 or 4 days (by the time the microalgae concentration decreased below threshold), varied from 19×10^3 ind./mL (*P*) to 43×10^3 ind./mL (*I*). In the absence of food, dinoflagellates *O. marina* turned to cannibalism, and within 4 days the oscillating fluctuations (within 50%) in their number took place. Although the specific population growth rate (μ , day⁻¹) of OXY–IBSS was higher when feeding on small cells (~ 2 days⁻¹ on *I*), the gross growth efficiency (GGE) of OXY–IBSS was significantly higher when fed on large (*T* and *R*) microalgae (26–29% vs. 14–15%). At lower daily rations (DRs) when fed with the mixture *TRP*, the GGE of OXY–IBSS was significantly higher (41%) when compared to other nutritional conditions. The feeding strategy of opportunistic predator *O. marina* on diverse (in terms of size and chemotaxonomic characteristics) mixtures of prey lay in a flexible choice between high specific population growth rate, or high gross growth efficiency, that obviously gives the populations of this species the advantages over other protists under conditions of the pulsed phytoplankton blooms.

Keywords: *Oxyrrhis marina*, pulse feeding, microalgae, gross growth efficiency

УДК 574.5:574.64

**ПРИСУТВИЕ СУММАРНЫХ МИКРОЦИСТИНОВ
В ЛИТОРАЛИ ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КУРШСКОГО ЗАЛИВА
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В 2011–2018 ГГ.
(ПО ДАННЫМ ИММУНОХРОМАТОГРАФИЧЕСКОГО АНАЛИЗА)**

© 2024 г. М. М. Смирнова^{а, *}, Е. Е. Ежова^а

^аИнститут океанологии им. П.П. Ширшова Российской академии наук, Москва, Россия

*e-mail: smirnova-mm@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2023 г.

После доработки 13.09.2023 г.

Принята к публикации 15.09.2023 г.

Впервые показано регулярное присутствие микроцистинов — гепатотоксичных метаболитов цианобактерий — в воде южной части Куршского залива Балтийского моря в вегетационный период 2011–2018 гг. С использованием иммунохроматографического экспресс-анализа установлено, что микроцистины присутствовали в литорали западного побережья Куршского залива в течение летних и осенних месяцев. Более половины отобранных проб содержали микроцистины. Доля проб, содержащих токсины, была выше вблизи крупных поселков. Более высокое содержание микроцистинов чаще отмечали на южном участке побережья. Анализ полученных данных позволяет заключить, что токсичность вод, вызванная присутствием микроцистинов, — характерная особенность Куршского залива в современный период.

Ключевые слова: цианотоксины, микроцистины, токсичность, Куршский залив

DOI: 10.31857/S0320965224010123 EDN: yzqkfq

ВВЕДЕНИЕ

В Балтийском море с 1990-х гг. цветения фитопланктона с доминированием цианобактерий стали регулярными и приобрели масштабный характер. По мнению многих авторов, это связано с антропогенным эвтрофированием, продолжительными периодами высоких температур, сопровождающимися снижением ветрового перемешивания, и переловом некоторых видов рыб, относящихся к верхним трофическим звеньям (Balode, Purina, 1996; Lehtimäki, 2000; Moffitt, 2001; Karlsson et al., 2005; Halinen et al., 2007).

Куршский залив — крупнейшая лагуна Балтийского моря (площадь 1610 км²), полузакрытая, мелководная, преимущественно пресноводная, с начала 2000-х гг. классифицируется как гиперэвтрофная (Александров, 2003). Гидрологический режим залива определяется, в основном, речным стоком, превышающим приток морских вод более чем в четыре раза (23.1 км³ и 5.1 км³ соответственно), что обеспечивает пресноводность центральной и южной частей залива (соленость 0.03–0.09‰). Морские воды оказывают влияние только на северную часть залива — соленость во время нагонных явлений может достигать 7.8‰, но в среднем колеблется в пределах 0.12–4.06‰

(Юревичус, 1959; Гидрометеорологические..., 1985). Южная часть залива принадлежит Российской Федерации, северная — Литовской Республике. На Куршской косе протяженностью 98 км, образующей западное побережье залива, расположены российский и литовский национальные парки, включенные в список объектов ЮНЕСКО¹ курортные поселки, базы отдыха.

Залив отнесен к высшей рыбохозяйственной категории, здесь ведется товарное рыболовство, в зарослях макрофитов нерестится и развивается молодь рыб, у западного побережья осуществляется выпуск молоди *Coregonus lavaretus* (L., 1758) — ценного вида рыб.

В то же время, для залива характерно массовое развитие цианобактерий, в период с 1986 по 2006 годы отмечено 11 лет, когда биомасса цианобактерий летом достигала уровня гиперцветения (> 100 г/м³) (Александров, Горбунова, 2012). С конца 2000-х годов развитие фитопланктона до уровня гиперцветения с доминированием потенциально-токсичных видов цианобактерий из родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Woronichinia*, *Planktothrix*, *Dolichospermum* наблюдаются почти ежегодно (Ланге, 2013; Ezhova et al., 2014). Со-

¹ <https://whc.unesco.org/ru/list>

лоноватоводные виды цианобактерий и, в частности, *Nodularia spumigena* Mertens ex Bornet & Flahault, 1888, продуцирующую гепатотоксичный метаболит нодулярин, в северной части залива изредка регистрируют с нагоном осолоненных вод через морской пролив (Paldavičiene et al., 2009; Pilkatite et al., 2022), в южной части они не встречаются (Дмитриева, 2017). Куршский залив имеет высокую внутреннюю биогенную нагрузку, в том числе за счет аккумуляции соединений фосфора и азота в донных отложениях, а содержание фосфатов в воде значительно превышает уровень, лимитирующий цветения фитопланктона (Александров, 2003; Александров, Горбунова, 2012; Aleksandrov et al., 2018). Повышенное содержание минеральных форм азота и фосфора (нитритный, нитратный и аммонийный азот, фосфор фосфатов) стимулирует рост цианобактерий, и, способствуя увеличению содержания токсинов и одорирующих веществ в окружающей среде, приводит к ухудшению качества вод (Зайцева, Медведева, 2022). Известно, что представители родов *Microcystis*, *Planktothrix*, *Dolichospermum* способны продуцировать микроцистины. Выявлено, что *Microcystis* spp. в Куршском заливе содержит гены синтеза микроцистина (Белых и др., 2013). В 2010–2011 гг. впервые для южной (российской) акватории обнаружены и количественно определены различные варианты микроцистинов (Ежова и др., 2012). Присутствие микроцистинов регистрировали неоднократно, с 2010 г. в пробах воды определено 13 форм микроцистинов, три формы анабенопептинов и аэрогеноза, нодулярин ни разу не отмечали (Ежова и др., 2012, 2015; Ezhova et al., 2014; Šulčius et al., 2015; Смирнова, 2019). Суммарное содержание микроцистинов в южной части Куршского залива достигает 4719 мкг/г лиофилизированной фитомассы и 290 мкг/л — в воде (Ezhova et al., 2014). В северной части залива микроцистины регистрируют с 2006 г. (Paldavičiene et al., 2009), но в меньших концентрациях, что связано с природными особенностями водоема (Šulčius et al., 2015). Всего выявлено 20 вариантов микроцистинов (Overlinge et al., 2021). В 2006 г. был также обнаружен нодулярин, попавший в залив с интрузией морских вод, однако вид—продуцент нодулярина *Nodularia spumigena* не отмечали дальше 15 км от морского пролива (Paldavičiene et al., 2009), поскольку данный вид нетолерантен к пресной воде.

Микроцистины — высокопотентные гепатотоксины, они поражают клетки печени, в высоких дозах могут привести к смерти, хроническое воздействие приводит к повышению частоты первичного рака печени (Chorus, Bartram, 1999). Содержание микроцистинов в питьевой воде не должно превышать 1 мкг/л при многократном потреблении и 12 мкг/л — при однократном, для

рекреационных вод допускается содержание ≤ 24 мкг/л (в расчете на ребенка) (WHO, 2020).²

Присутствие микроцистинов в заметных концентрациях в водах Куршского залива не только способно приводить к массовой гибели беспозвоночных, рыб и околоводных птиц (Ежова и др., 2012), ухудшению условий обитания объектов коммерческого рыболовства (Чукалова, 2008; Семенова, 2009; Aleksandrov et al., 2018), но и несет в себе существенные риски для здоровья населения. В литературе почти отсутствуют сведения о пространственных и временных аспектах содержания цианотоксинов в российской части акватории, хотя они крайне актуальны для информирования отдыхающих и регулирования коммерческого рыболовства. Необходимость мониторинга токсической ситуации в водоеме рыбохозяйственного и рекреационного использования очевидна.

Аналитические методы детектирования цианотоксинов (ВЭЖХ — высокоэффективная жидкостная хроматография, тандемная масс-спектрометрия) в режиме мониторинга малодоступны. Более технически простой и менее затратный, но при этом высокочувствительный (1 нг/мл) иммунохроматографический анализ является экспресс-методом для полевого скрининга и может быть использован для регулярного отслеживания цианобактериальной токсичности вод. При этом положительные пробы должны подвергнуться дальнейшему аналитическому определению для уточнения состава цианотоксинов и содержания отдельных соединений.

Цель работы — анализ частоты встречаемости цианотоксинов из группы микроцистинов в литорали западного побережья Куршского залива в границах национального парка “Куршская коса” в 2011–2018 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы воды для определения содержания цианотоксинов отбирали в литорали западного побережья Куршского залива, из поверхностного горизонта 0–50 см, на четырех постоянных мониторинговых станциях, расположенных в центральной и южной частях Куршской косы и различающихся по гидрологическим, седиментологическим и биотопическим признакам (рис. 1). Станции 407 и 439 расположены в прибрежной зоне средней части Куршской косы, вблизи населенных пунктов, в центральном гидрологическом районе залива, находящемся под

² WHO. 2020. Cyanobacterial Toxins: Microcystins Background Document for Development of WHO Guidelines for Drinking-Water Quality and Guidelines for Safe Recreational Water Environments; World Health Organization: Geneva, Switzerland, Available online: <https://apps.who.int/iris/handle/10665/338066>

влиянием речного стока р. Неман. Станция 439, расположенная в бух. Черногорская, пос. Рыбачий, кроме природных гидрологических факторов, может испытывать воздействие антропогенного биогенного загрязнения. Станции 404 и 440 расположены в южной, кутовой части залива. Станция 440 находится вблизи пос. Лесной, ст. 404 — в небольшой бухте с развитым поясом высшей водной растительности, способствующим замедленному водообмену.

Пробы воды для определения токсичности в 2011–2015 гг. отбирали в течение вегетационного периода на всех четырех станциях, преимущественно в случае выраженных цветений фитопланктона или массовой гибели рыб и беспозвоночных. В 2017–2018 гг. пробы отбирали дважды в месяц на трех станциях (404, 439, 407). Всего в весенний период проведено 8 измерений, в летний — 53, в осенний — 40.

Присутствие микроцистинов в пробах воды определяли с помощью иммунохроматографического экспресс-теста (Microcystin Strip Test, Abraxis

Ltd) для рекреационных вод согласно инструкции производителя. Этот тест предназначен для качественного и полуколичественного определения суммарных микроцистинов (растворенных, свободных, клеточно-связанных) в диапазоне 0–10 мкг/л и ≥ 10 мкг/л. Действие теста основано на распознавании молекулы токсина и ее производных с помощью специфических антител. Проявление реакции основано на связывании микроцистинов из пробы и антител, входящих в тестовый набор.

Данные, полученные с помощью экспресс-теста, не дают полного представления о количественном и качественном содержании микроцистинов в исследуемой среде. Верхний предел чувствительности использовавшегося тест-набора — 10 мкг/л, что в любом случае детектирует присутствие микроцистинов, но не выявляет, насколько содержание исследуемого вещества превышает граничное значение. Тест нечувствителен к конформационным отличиям молекул различных микроцистинов и показывает только суммарное содержание всех имеющихся в среде химических вариантов микроцистинов.

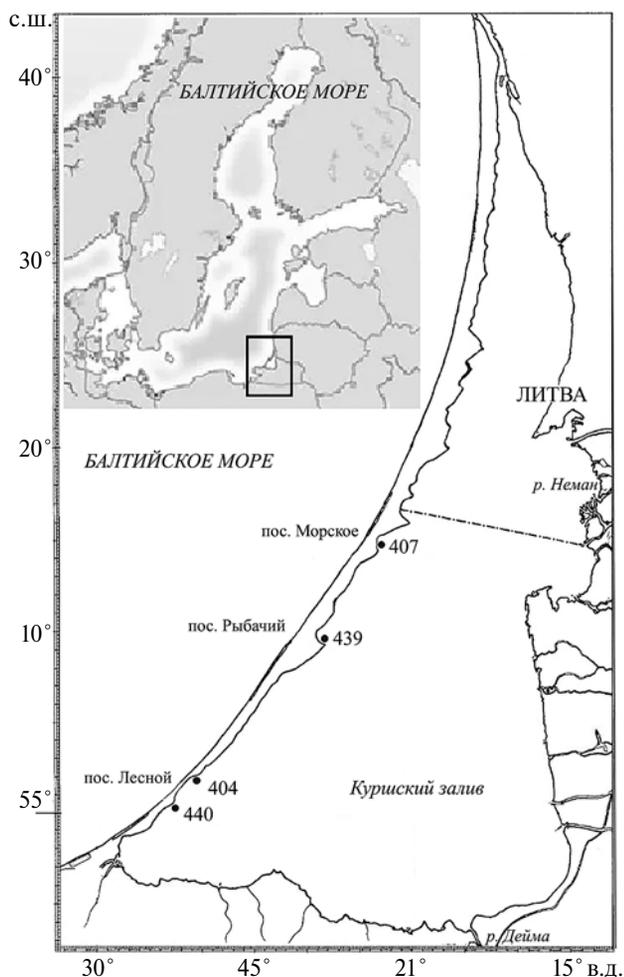


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

За период наблюдений 2011–2018 гг. присутствие микроцистинов на уровнях 1– ≥ 10 мкг/л было зарегистрировано в разные месяцы года с мая до конца ноября (табл. 1) в 57.4% проб. Наиболее часто микроцистины присутствовали в воде Куршского залива в летний и осенний периоды года на станциях 439 и 404. Весной микроцистины обнаружены лишь в 1% всех измерений, в р-не пос. Морское (центральная часть Куршской косы) (рис. 2).

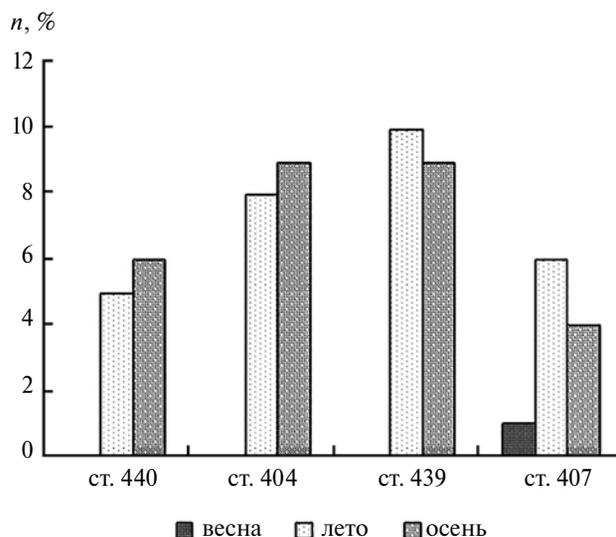


Рис. 2. Частота встречаемости проб, положительных на микроцистины, на станциях наблюдения в разные сезоны 2011–2018 гг.

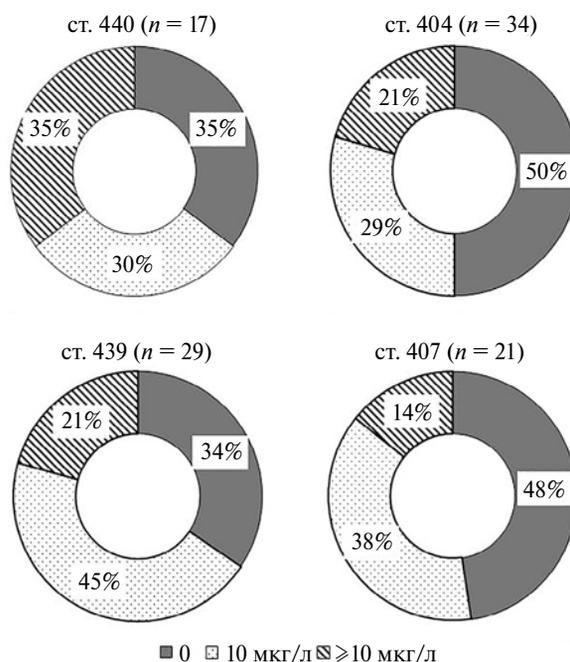


Рис. 3. Присутствие микроцистинов в воде Куршского залива на станциях наблюдения в 2011–2018 гг.

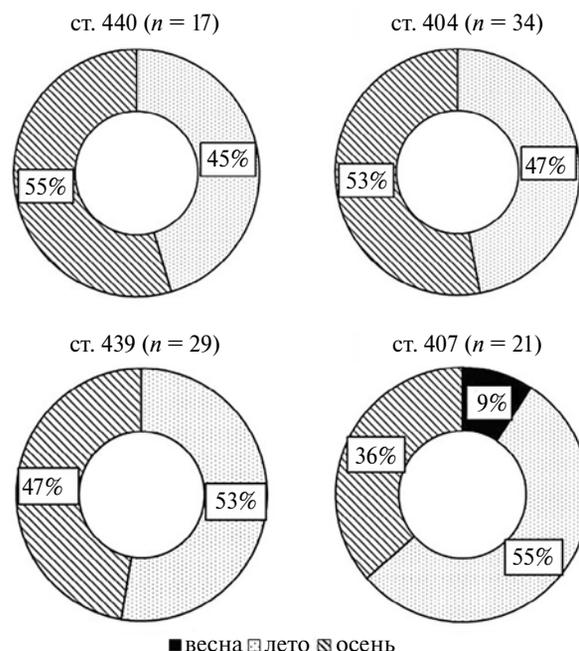


Рис. 4. Присутствие микроцистинов в воде Куршского залива на станциях наблюдения в разные сезоны 2011–2018 гг.

Содержание микроцистинов на уровне ≥ 10 мкг/л наиболее часто отмечено в кутовой части залива на ст. 440 (35% измерений на станции), реже всего — на ст. 407 (14%), расположенной в литорали средней части косы, в центральном гидрологическом районе (рис. 3). Наиболее часто (~50%), микроцистины отсутствовали на станциях 404 и 407. На станциях 440 и 439 только 1/3 проб была нетоксичной.

На станциях, расположенных в центральной части Куршской косы, микроцистины наиболее часто отмечены в летний сезон, осенью — реже. На станциях в кутовой части залива микроцистины, наоборот, чаще отмечены в осенний сезон, реже — летом. Весной микроцистины обнаружены только однажды, на станции, расположенной в центральной части косы (рис. 4).

Таблица 1. Присутствие микроцистинов в пробах воды в литорали западного побережья Куршского залива в 2011–2018 гг.

Год	Месяц						
	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI
2011	–	–	–	+	+	–	+
2012	+	+	–	+	–	+	+
2013	0	0	+	–	+	+	–
2014	–	–	–	+	–	+	–
2015	–	–	–	+	–	–	–
2017	0	+	+	+	+	+	+
2018	0	+	+	+	–	–	–

Примечание. “+” – положительный результат, присутствие микроцистинов в количестве $1 \geq 10$ мкг/л, “0” – микроцистины в пробе отсутствовали; “–” – измерения не проводили.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В южной части Куршского залива в 2010–2013 гг., количественное содержание микроцистинов варьировало в разные сезоны и разные годы. Минимальные для литорали значения (0.04–0.34 мг/л) были отмечены в 2010 г., максимальные — в 2011 г. (Ezhova et al., 2014). В 2011 г. цветение фитопланктона охватывало всю акваторию залива и длилось на протяжении трехлетних месяцев. Биомасса фитопланктона в отдельных участках достигала 200–400 г/м³, снижалась в сентябре–октябре и снова достигала максимальных значений в ноябре.

Гидрологические особенности залива в значительной степени определяют распределение микроцистинов вдоль косы. В южной части залива система преобладающих течений сориентирована против часовой стрелки вдоль берегов, в кутовой части скорость течений уменьшается (Червинскас, 1959). Западное побережье залива находится в ветровой тени по отношению к преобладающим ветрам западного направления. В периоды преобладающих южных и юго-восточных ветров фитопланктон скапливается в зарослях макрофитов в литорали западного побережья залива (Aleksandrov et al., 2018). Биомасса фитопланктона в защищенных участках прибрежной зоны может достигать 2000 г/м³ (Olenina, 1998). В 2011 г. биомасса только одного *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet & Flahault, 1886 у побережья центральной части Куршской косы достигала 3900 г/м³ (Ланге и др., 2017).

В 2014 г. была проведена совместная работа российских, литовских и польских ученых по определению содержания цианотоксинов в воде и фитомассе Куршского залива во время осеннего цианобактериального цветения. На трех станциях наблюдения было определено девять ва-

риантов микроцистинов. Наибольшее разнообразие форм и максимальное содержание цианотоксинов (153.6 мкг/л), отмечено в российской части залива, в южной части западного побережья. В течение месяца количество микроцистинов уменьшилось (Šulčius et al., 2015).

В 2017 г., по данным иммунохроматографического анализа, впервые показано присутствие микроцистинов вдоль всего побережья южной части Куршского залива в течение летне-осеннего периода. У западного побережья микроцистины обнаруживали чаще и в больших количествах, чем у восточного и южного побережий (Смирнова, 2019). Аналогичные результаты получены в 2018 г. для северной части залива, где у западного побережья микроцистины присутствовали чаще и в больших количествах, чем у восточного побережья (Overlinge et al., 2020). Также отмечена неоднородность распределения микроцистинов вдоль Куршской косы, где их количество увеличивалось в направлении с севера на юг с 20 до 186 мкг/л (Paldavičiene et al., 2009).

Микроцистины способны долго сохраняться в окружающей среде, количественное содержание в воде залива весьма варьирует в зависимости от времени и расположения станции наблюдения. В 2006 г. во время цианобактериального “цветения” с помощью ВЭЖХ в фитопланктоне северной части Куршского залива было обнаружено четыре варианта микроцистинов (MC-LR, MC-RR, MC-LY, MC-YR). Наиболее часто встречаемый MC-LR определен в количествах 0.1–134.2 мг/л. В 2007 г. “цветения” не были зарегистрированы и токсины детектированы только в четырех процентах проб (Paldavičiene et al., 2009). Также микроцистины были обнаружены в образцах донных отложений в 2007–2008 гг., несмотря на отсутствие токсинов в фитопланктоне (Paldavičiene et al., 2015).

Впервые присутствие суммарных микроцистинов в воде литорали южной части Куршского залива в течение пяти месяцев выявлено по данным 2011 г. с помощью иммуноферментного метода. Микроцистины обнаруживали в пробах воды с июля по ноябрь (5–10 мкг/л), в некоторых случаях — >20 мкг/л (Ежова и др., 2012). В 2017 году микроцистины регистрировали с июня по ноябрь — на протяжении шести месяцев (Смирнова, 2019). На данных 2011–2018 гг. показано, что микроцистины присутствуют в воде залива во все годы, т.е. выявлено регулярное присутствие микроцистинов в течение нескольких месяцев вегетационного сезона.

Регулярные исследования по определению токсичности вод Куршского залива проводят в северной (литовской) части акватории, отличающейся по гидрологическим и гидрохимическим

условиям, что делает невозможным сравнение большинства полученных результатов с нашими данными.

По нашим наблюдениям, микроцистины в мае были обнаружены только в 2012 г., в 2013, 2017, 2018 гг. микроцистины отсутствовали, что согласуется с данными, полученными в центральной (литовской) части залива в 2018 г., где показано присутствие микроцистинов в литорали западного побережья Куршского залива с июня по сентябрь и их отсутствие в мае (Overlinge et al., 2020). Там же, в центральной части, с 2013 по 2017 гг. микроцистины были детектированы во всех пробах. В 2016 г. микроцистины присутствовали в воде залива в течение всего года — с января по декабрь, т.е. даже вне вегетационного периода (Pilkaityte et al., 2021). Для российской части залива нет данных о присутствии микроцистинов вне вегетационного периода, хотя еще в 2010 г. было установлено широкое распространение и даже доминирование возможного продуцента микроцистинов *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek 1988 в зимний период (Lange, 2011). Остаточные концентрации микроцистинов в январе-марте 2016 г. не превышали 0.11 мкг/л (Pilkaityte et al., 2021), что ниже уровня обнаружения для скрининговых методов. Поскольку в российской части акватории содержание микроцистинов, как правило, превышает таковое в литовской, можно сделать предположение о токсичности вод южной части Куршского залива вне вегетационного периода (Šulčius et al., 2015).

В 2011–2018 гг. микроцистины присутствовали в воде южной части Куршского залива преимущественно летом и осенью. Аналогичная картина отмечена и в северной части залива, где наибольшее количественное и качественное содержание микроцистинов отмечено в августе и сентябре (Paldavičiene et al., 2009; Overlinge et al., 2020; 2021).

В 2011–2018 гг. в южной части Куршского залива при использовании иммунохроматографического анализа в 34–50% проб микроцистины не обнаружены, однако в северной (литовской) части залива с использованием аналитических методов, позволяющих регистрировать токсины с 0.1 мкг/л, микроцистины обнаруживали в 80–100% проб (Paldavičiene et al., 2009; Overlinge et al., 2020; 2021; Pilkaityte et al., 2021). При этом за период исследований 2013–2017 гг. количество проб с содержанием микроцистинов <1 мкг/л составило 46% общего числа проб, а в 2018 г. в 44% проб содержание микроцистинов не превышало 0.19 мкг/л (Overlinge et al., 2020; Pilkaityte et al., 2021).

Микроцистины после окончания гиперцветения фитопланктона с доминированием *Microcystis* spp. сохраняются в воде Куршского залива более одного месяца (Ежова и др., 2014; Ezhova et al.,

2014). В пробах, отобранных в литорали западного побережья южной части залива 3–22 октября 2014 г. при гиперцветении с доминированием *Aphanizomenon flosaquae*, наблюдали присутствие нескольких видов цианотоксинов в клетках фитопланктона и в воде. Суммарное содержание микроцистинов в воде варьировало от 0.1–2.8 мкг/л до 53.3–169.4 мкг/л, в биомассе фитопланктона — от 0.47 мкг/г до 0.87–1.32 мкг/г в начале и конце месяца соответственно (Ежова и др., 2015). Таким образом, максимальные отмеченные концентрации микроцистинов в воде южной части Куршского залива многократно превышали допустимые значения по рекомендациям ВОЗ (WHO, 2020).²

В гидробиологических работах по Куршскому заливу авторы отмечают вред регулярных цветений фитопланктона для экосистемы водоема, но, как правило, обосновывают его изменением гидрохимических параметров, вторичным загрязнением растворенной и взвешенной органикой и дефицитом кислорода, приводящим к заморам и гибели рыб и гидробионтов (Александров, 2003; Семенова, 2009; Aleksandrov et al., 2018).

Описаны изменения в биоте Куршского залива, предположительно связанные с цианобактериальными цветениями. Так, у леща отмечено увеличение заболеваемости в летний период, морфопатологические и гистологические изменения, сходные с симптомами воздействия токсинов водорослей (Чукалова, 2008). В зоопланктоне отмечены повышенное содержание мертвых особей и различные патологии на организменном уровне в период цветений, что интерпретируется как последствия массового развития фитопланктона, среди которого велика доля потенциально-токсичных видов (Семенова, 2009).

Во время экстремального цветения в июле 2011 г. были отмечены массовые заморы рыбы, гибель моллюсков и других беспозвоночных, рыбоядных птиц. По поведению погибающих животных сделано предположение о причине массовой гибели — присутствии цианотоксинов в воде Куршского залива (Ежова и др., 2012). Экспериментальным путем нами было показано токсическое действие природной воды Куршского залива, отобранной во время осенних цианобактериальных гиперцветений и содержащей микроцистины (их присутствие позднее детектировано аналитическими методами), на различные группы животных организмов: планктонного рачка *Daphnia magna* (Straus, 1820) (Crustacea, Cladocera), эмбрионов легочного брюхоногого моллюска *Lymnaea stagnalis* (L., 1758) (Mollusca, Gastropoda) и модельный вид рыб *Poecilia reticulata* (Peters, 1859) (Pisces, Cyprinodontiformes). Выживание экспериментальных гидробионтов (только рыб), отмечено лишь при десятикратном разведении

фильтра природной воды (Ежова и др., 2014; Ежова, Смирнова 2016; Ежова и др., 2017).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В литорали западного побережья Куршского залива, крупнейшей гиперэвтрофной лагуны Балтийского моря, в период 2011–2018 гг. выявлено ежегодное регулярное присутствие микроцистинов в течение нескольких месяцев вегетационного сезона. Такое долгосрочное исследование в южной части залива проведено впервые и доказывает, что токсичность вод залива в летний и осенний сезоны вследствие присутствия микроцистинов — характерное явление для данного водоема в современный период. Число проб, содержащих микроцистины, на каждой станции наблюдения составило $\geq 50\%$. Более половины всех проб, отобранных за 2011–2018 гг., содержали микроцистины. Присутствие микроцистинов в воде Куршского залива характерно для летнего и осеннего сезонов, и крайне редко в весенний сезон. На всех станциях наблюдения вероятность присутствия микроцистинов в воде была одинакова летом и осенью. Наиболее часто токсины отмечали на станциях, расположенных вблизи поселков Рыбачий и Лесной. Доли проб, содержащих токсины, также были максимальны вблизи пос. Рыбачий (66%) и пос. Лесной (65%). Высокое содержание микроцистинов (35% проб) наиболее характерно для самого южного участка побережья, более низкое (14%) отмечено на самом северном участке литорали района исследования. Продукция микроцистинов и их распределение в крупном высокотрофном водоеме — процессы, зависящие от большого комплекса факторов, в числе которых могут быть влияние водных масс р. Неман и точечных источников биогенного загрязнения, ортография берегов и система течений. Изучение этих аспектов остается актуальной задачей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Национального парка И.П. Жуковской и О.В. Рьлькову и многочисленным волонтерам, под руководством авторов, принимавших участие в общественном мониторинге цианобактериальной токсичности вод Куршского залива, а также ООО “Институт Балтийского моря”, предоставившей результаты скрининга микроцистинов за 2017–2018 гг.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Анализ данных выполнен в рамках госбюджетной темы Института океанологии РАН FMWE-2024-0021, данные собраны при поддержке гранта Коалиции Чистая Балтика “Водная программа Беларуси и России”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.В. 2003. Первичная продукция планктона в Вислинском и Куршском заливах Балтийского моря и ее связь с рыбопродуктивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.
- Александров С.В., Горбунова Ю.А. 2012. Продукция фитопланктона и содержание хлорофилла в эстуариях различного типа // Вестн. Балтийск. фед. ун-та им. И. Канта. № 1. С. 90.
- Белых О.И., Дмитриева О.А., Гладких А.С., Сороковикова Е.Г. 2013. Идентификация токсикогенных цианобактерий рода *Microcystis* в Куршском заливе Балтийского моря // Океанология. Т. 53. № 1. С. 78. <https://doi.org/10.7868/S0030157413010024>.
- Гидрометеорологические условия шельфовой зоны морей СССР. Балтийское море. 1985. Вып. 3. Т. 1. Л.: Гидрометеиздат. С. 72.
- Дмитриева О.А. 2017. Исследование закономерностей пространственно-временных изменений структурных и количественных показателей фитопланктона в различных районах Балтийского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 309 с.
- Ежова Е.Е., Ланге Е.К., Русских Я.В. и др. 2012. 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. статей. Вып. 8. Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта. С. 81.
- Ежова Е.Е., Молчанова Н.С., Полунина Ю.Ю. 2014. О токсичности прибрежных вод Куршского залива в период осеннего “гиперцветения” 2013 года для *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”: Сб. науч. статей. Вып. 10. Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта. С. 127.
- Ежова Е.Е., Русских Я.В., Мазур-Маржец Х. и др. 2015. Осенние цветения цианобактерий в Куршском заливе Балтийского моря: особенности, причины и экологические последствия // II Междунар. конф. “Актуальные проблемы планктонологии”: Тез. докл. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 112.
- Ежова Е.Е., Смирнова М.М. 2016. Токсичность природных вод Куршского залива в период массового развития цианобактерий для *Daphnia magna* Straus (Crustacea, Cladocera) и эмбрионов *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (Mollusca, Gastropoda) // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”: Сб. науч. статей. Вып. 12. Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта. С. 118.
- Ежова Е.Е., Смирнова М.М., Романь Н.М. 2017. Токсичность природных вод Куршского залива в период цианобактериальных “цветений” для беспозвоночных и позвоночных организмов // Проблемы природопользования, сохранения биоразнообразия и культурного наследия на особо охраняемых природных территориях России: Сб. матер. Всерос. науч.-практ. юбилейной конф., по-

- священной 30-летию национального парка “Куршская коса”, Лесной, 02–04 ноября 2017 года. Лесной: Изд-во БФУ им. И. Канта. С. 48.
- Зайцева Т.Б., Медведева Н.Г. 2022. Влияние биогенных элементов на рост нитчатых цианобактерий — возбудителей “цветения” воды — и синтез ими метаболитов // Биология внутр. вод. № 3. С. 290. <https://doi.org/10.31857/S0320965222030196>.
- Ланге Е.К. 2013. Фитопланктонный комплекс российской части Куршского залива (2001–2007 гг.) // Изв. КГТУ. Калининград: КГТУ. № 28. С. 87.
- Ланге Е.К., Герб М.А., Володина А.А. и др. 2017. Характеристика состояния западной прибрежной зоны Куршского залива по гидробиологическим показателям в 2016 году // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка “Куршская коса”: Сб. науч. статей. Вып. 13. Калининград: Изд-во БФУ им. И. Канта. С. 86.
- Семенова А.С. 2009. Изменение показателей зоопланктона Куршского залива в период “гиперцветения” сине-зеленых водорослей // Вода: химия и экология. № 9. С. 2.
- Смирнова М.М. 2019. Микроцистины в литорали Куршского залива в 2017 г. по данным иммунохроматографического анализа // Морской биол. журн. Т. 4. № 1. С. 109. <https://doi.org/10.21072/mbj.2019.04.1.10>
- Червинская Э. 1959. Основные черты гидрологического режима // Куршю Марес. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР. С. 47.
- Чукалова Н.Н. 2008. Экологические факторы, обуславливающие эпизоотическое состояние леща (*Abramis brama* L.) в Куршском заливе Балтийского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Калининград. 142 с.
- Юревичюс Р. 1959. Гидрохимическая характеристика залива Куршю марес // Куршю Марес. Вильнюс: Изд-во АН ЛитССР. С. 69.
- Aleksandrov S., Krek A., Bubnova E. et al. 2018. Eutrophication and effects of algal bloom in the south-western part of the Curonian Lagoon alongside the Curonian spit // Baltica. V. 31. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.5200/baltica.2018.31.01>
- Balode M., Purina I. 1996. Harmful phytoplankton in the Gulf of Riga (the Baltic Sea) // Harmful and Toxic Algal Blooms // Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. P. 69.
- Chorus I., Bartram J. 1999. Toxic Cyanobacteria in water: a guide to public health significance, monitoring and management // World Health Organization. L.: Für WHO durch E & FN Spon / Chapman & Hall.
- Ezhova E., Lange E., Russkikh Y. et al. 2014. Dynamics of toxic HABs in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during 2010–2013. ICES Annual Science Conference (ASC) 15–19 September 2014. H26 [элект. носитель].
- Halinen K., Jokela J., Fewer D.P. et al. 2007. Direct evidence for production of microcystins by *Anabaena* strains from the Baltic Sea // AEM. V. 73. P. 6543. <https://doi.org/10.1128/AEM.01377-07>
- Karlsson K.M., Kankaanpää H., Huttunen M., Meriluoto J. 2005. First observation of microcystin-LR in pelagic cyanobacterial blooms in the northern Baltic Sea // Harmful Algae. V. 4. I. 1. P. 163. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2004.02.002>
- Lange E.K. 2011. Structure and spatial distribution of winter phytoplankton of the Curonian Lagoon (Baltic Sea) // Ekologija. V. 57. № 3. P. 121. <https://doi.org/10.6001/ekologija.v57i3.1917>
- Lehtimäki J. 2000. Characterisation of cyanobacterial strains originating from the Baltic Sea with emphasis on *Nodularia* and its toxin, nodularin. Helsinki: University of Helsinki.
- Moffitt M.C., Blackburn S.I., Neilan B.A. 2001. rRNA sequences reflect the ecophysiology and define the toxic cyanobacteria of the genus *Nodularia* // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. V. 51. P. 505. <https://doi.org/10.1099/00207713-51-2-505>
- Olenina I. 1998. Long-term changes in the Kursiu Marios lagoon: Eutrophication and phytoplankton response // Ekologija. № 1. P. 56.
- Overlinge D., Katarzyte M., Vaičiūtė D. et al. 2020. Are there concerns regarding cHAB in coastal bathing waters affected by freshwater-brackish continuum? // Mar. Pollut. Bull. V. 159. P. 264. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111500>
- Overlinge D., Torunska-Sitarz A., Katarzyte M. et al. 2021. Characterization and Diversity of Microcystins Produced by Cyanobacteria from the Curonian Lagoon (SE Baltic Sea) // Toxins. V. 13. P. 838. <https://doi.org/10.3390/toxins13120838>
- Paldavičiene A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Baziukas A. 2009. Toxic cyanobacteria blooms in the Lithuanian part of the Curonian Lagoon // Oceanologia. № 51. P. 203. <https://doi.org/10.5697/OC.51-2.203>
- Paldavičiene A., Zaiko A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Baziukas A. 2015. Bioaccumulation of microcystin in invasive bivalves: A case study from the boreal lagoon ecosystem // Oceanologia. № 57. P. 93. <https://doi.org/10.1002/etc.548>
- Pilkaitytė R., Overlinge D., Gasiunaite Z.R., Mazur-Marzec H. 2021. Spatial and Temporal Diversity of Cyanometabolites in the Eutrophic Curonian Lagoon (SE Baltic Sea). Water. V. 13. P. 1760. <https://doi.org/10.3390/w13131760>
- Sulcius S., Pilkaitytė R., Mazur-Marzec H. et al. 2015. 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 // Mar. Pollut. Bull. V. 99. Is. 1–2. P. 264. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.07.057>

**Presence of Total Microcystins in the Littoral of the Western Coast
of the Curonian Lagoon of the Baltic Sea in 2011–2018
by the Data of Immunochromatographic Analysis**

M. M. Smirnova^{1, *}, E. E. Ezhova¹

¹Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

**e-mail: smirnova-mm@mail.ru*

Using immunochromatographic express analysis, it was shown that hepatotoxic metabolites of cyanobacteria, microcystins, were present in the littoral of the western coast of the Curonian Lagoon in 2011–2018 regularly during the summer and autumn months. More than half of all samples contained microcystins. The proportion of samples containing toxins is higher near large settlements. A high content of microcystins is more often recorded in the southern part of the coast. Water toxicity caused by the presence of microcystins is a characteristic feature of the Curonian Lagoon.

Keywords: cyanotoxins, microcystins, toxicity, Curonian Lagoon

ЗООПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ Р. ВОЛГИ: СТРУКТУРА, ОБИЛИЕ И ДИНАМИКА

© 2024 г. В. И. Лазарева^а*, С. М. Жданова^а, Р. З. Сабитова^а, Е. А. Соколова^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2023 г.

После доработки 03.08.2023 г.

Принята к публикации 24.08.2023 г.

В конце лета — начале осени 2020–2021 гг. исследован зоопланктон восьми водохранилищ р. Волги. Общая биомасса снижалась от 0.8–1.6 г/м³ сырой массы в Верхней Волге до 0.1–0.2 г/м³ в Нижней Волге. В акватории водохранилищ обилие зоопланктона достигало максимума 3.3 г/м³ в устьевых областях притоков. Кладоцера *Daphnia galeata* и копепода *Mesocyclops leuckarti* формировали основу биомассы (45–84%) большинства водохранилищ. В Волгоградском водохранилище преобладали кладоцеры *Chydorus sphaericus* и *Bosmina cf. longispina* (в сумме 43%), ниже плотины Волжской ГЭС — коловратки (56%) и копеподы *Heterocope caspia* (18%). Среди чужеродных видов доминировали копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (локально >90% биомассы) и *Acanthocyclops americanus* (>35%). Обилие зоопланктона отрицательно коррелировало с суточным притоком воды и положительно с температурой воды.

Ключевые слова: р. Волга, водохранилища, зоопланктон, структура, обилие, динамика, виды-вселенцы

DOI: 10.31857/S0320965224010136 **EDN:** yznsoe

ВВЕДЕНИЕ

Водоохранилища р. Волги отличаются высокой динамичностью состава и структуры зоопланктона (Структура..., 2018; Lazareva et al., 2014; Shurganova et al., 2019). Каскад волжских водохранилищ с 1960-х годов служит транзитным коридором для расселения северных видов на юг, а южных — на север, в том числе чужеродных форм (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Lazareva, 2019; Slyu'ko et al., 2002). Разнообразие биотопов, различия морфометрии водохранилищ р. Волги и вариации их гидродинамического режима способствуют неравномерному распределению планктона по акватории (Волга..., 1978; Шурганова и др., 2017; Структура..., 2018). Изменчивость термического режима, объема притока вод и скорости водообмена определяют существенные межгодовые колебания обилия зоопланктона в водоемах волжского каскада (Волга..., 1978; Структура..., 2018; Lazareva et al., 2014; Shurganova et al., 2019).

Изучение формирования и динамики биотических сообществ, в том числе зоопланктона, в новых крупных техногенных экосистемах началось в 1950-х годах после заполнения первых водохранилищ (Рыбинское..., 1972; Волгоград-

ское..., 1977; Ивановское..., 1978; Куйбышевское..., 1983). Анализ результатов мониторинга зоопланктона р. Волги и отдельных водохранилищ ее каскада представлен в обзорных работах (Волга ..., 1978; Структура..., 2018; Mineeva et al., 2022). Распределение и структура зоопланктона, значение в сообществе видов-вселенцев в р. Волге в последнее десятилетие обобщено в работах (Лазарева и др., 2018а, 2022; Lazareva, 2019).

Цель настоящей работы — анализ структуры, обилия зоопланктона каскада волжских водохранилищ и не зарегулированного участка Нижней Волги по данным 2020–2021 гг., оценка роли видов-вселенцев, а также межгодовой вариабельности биомассы сообщества в последнее десятилетие.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

На р. Волге между городами Тверь и Волгоград расположены восемь водохранилищ, созданных в период с конца 1930-х до начала 1980-х годов (табл. 1). Ивановское, Угличское и Рыбинское вдхр. относятся к региону Верхней Волги, Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское — к Средней Волге, Саратовское и Волгоградское,

а также незарегулированный участок реки ниже г. Волгограда — к Нижней Волге (Волга..., 1978). Наибольшую площадь ($>4000 \text{ км}^2$) водного зеркала и минимальную скорость водообмена (коэффициент условного водообмена (K) $<4 \text{ год}^{-1}$) имеют Куйбышевское и Рыбинское вдхр., характеризующиеся большими озеровидными плесами. Максимальная скорость водообмена ($K >19 \text{ год}^{-1}$) характерна для водохранилищ долинного типа Чебоксарского и Саратовского, сохраняющих форму медленно текущей реки. Средняя глубина водоемов увеличивается вниз по течению р. Волги с 3.4 до 10 м (табл. 1). Максимальная глубина (30–40 м) отмечена на затопленном русле р. Волги в Куйбышевском, Саратовском и Волгоградском водохранилищах (Волга..., 1978). Глубина в точках отбора проб варьировала в пределах 1.5–5 м в прибрежье и 5–29 м в пелагиали водохранилищ.

Гидрофизические характеристики. В период работ наблюдали очень низкое ($<350 \text{ м}^3/\text{с}$) поступление речных вод в водоемы Верхней Волги, умеренное (1100–1800 $\text{м}^3/\text{с}$) — в Горьковское и Чебоксарское вдхр. и высокое ($>4000 \text{ м}^3/\text{с}$) в остальные водоемы (табл. 1). Последнее связано с большим объемом вод (2550 $\text{м}^3/\text{с}$), поступавших в Куйбышевское вдхр. из р. Камы (Изменения..., 2023). Наполнение водохранилищ (исключая Рыбинское) в период исследований было близко к нормальному проектному уровню, поэтому вода, поступающая в водоемы ниже Рыбинской ГЭС, транзитом пропусклась в Каспий. На участках основного русла р. Волги ниже устья р. Камы формировался промывной режим, не способствовавший развитию озерных форм планктона.

В период исследований концентрацию растворенного в воде кислорода, электропроводность

и температуру воды измеряли портативным датчиком YSI ProODO (YSI, Inc., USA) от поверхности до дна с интервалом 1 м, в работе указаны средние значения для столба воды. Минерализацию вод р. Волги принимали по электропроводности согласно данным датчика YSI ProODO, при расчете вручную использовали коэффициент 0.75.

Минимальную минерализацию воды ($<150 \text{ мг/л}$) наблюдали в Рыбинском и Горьковском водохранилищах, питающихся в основном водами таежных рек (табл. 1). Содержание солей резко возрастало ($>220 \text{ мг/л}$) в Чебоксарском вдхр. из-за поступления вод с повышенной минерализацией ($>400 \text{ мг/л}$) из правобережных притоков (реки Ока и Сура). Ниже плотины Чебоксарской ГЭС средняя минерализация волжской воды варьировала в пределах 220–250 мг/л , в устьевых областях некоторых притоков (реки Свияга и Курдюм) она возрасла до 300–600 мг/л .

Прогрев вод водоемов Верхней Волги в июле и начале августа был высоким (22–24°C), близким к максимальному для сезона (табл. 1). Похолодание до 11–17°C во второй половине августа привело к значительному снижению прогрева водоемов Средней и Нижней Волги. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах в начале сентября температура воды опустилась ниже 20°C. В водоемах Верхней Волги при высокой температуре и минимальном поступлении свежей речной воды отмечали застойные явления с дефицитом растворенного в воде кислорода (O_2). В Ивановском вдхр. содержание O_2 снижалось до 3.5 мг/л ($<45\%$ насыщения) в слое 0.5 м над дном на 25% станций. В Угличском вдхр. наблюдали 2.3–4.5 мг/л (25–50% насыщения) в слое 2–7 м над дном на 56% станций, в Рыбин-

Таблица 1. Характеристика водохранилищ р. Волги

Водохранилище	Год заполнения	S , км^2	H , м	K , год^{-1}	P , $\text{м}^3/\text{с}$	M , мг/л	$T_{\text{вод}}$, °C
И	1937	327	3.4	10.6	—	199 ± 4	24.4 ± 0.6
У	1939–1943	249	5.0	10.1	90	194 ± 5	23.1 ± 0.2
Р	1940–1949	4550	5.6	1.9	310	139 ± 5	22.1 ± 0.1
Г	1955–1957	1591	5.5	6.1	1190	127 ± 2	20.9 ± 0.2
Ч	1981	1270	4.7	20.9	1780	227 ± 19	20.9 ± 0.2
К	1955–1957	6150	9.3	4.2	4360	250 ± 3	20.2 ± 0.2
С	1967–1968	1831	7.0	19.1	5400	226 ± 2	19.3 ± 0.3
В	1958–1960	3117	10.0	8.0	5290	220 ± 1	18.8 ± 0.4

Примечание. Здесь и в табл. 2, 4, 5: И — Ивановское, У — Угличское, Р — Рыбинское, Г — Горьковское, Ч — Чебоксарское, К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское водохранилища, НВ — незарегулированный участок р. Волги ниже г. Волгограда. Площадь зеркала (S), средняя глубина (H) и коэффициент условного водообмена (K) даны по: (Литвинов, 2000). Минерализация воды (M) по электропроводности и температура воды ($T_{\text{вод}}$) приведены по замерам в сроки исследования; приток воды (P) указан по данным информера РусГидро (Изменения..., 2023), “—” — отсутствие данных.

ском — до 0.9–4 мг/л (10–45%) в слое 1–6 м над дном на 25% станций. Напротив, в р. Волге ниже Рыбинской ГЭС концентрация O_2 , как правило, была не менее 6–7 мг/л (>70% насыщения), что не ограничивало развитие планктона.

Сбор и анализ зоопланктона. С 30 июля по 12 сентября 2021 г. комплексной экспедицией Института биологии внутренних вод РАН обследованы 110 станций в пелагиали, 14 в литорали и 24 в устьевых областях притоков (до 5 км выше устьевого створа) всех восьми волжских водохранилищ. С 3 по 6 сентября 2020 г. исследованы 17 пелагических станций незарегулированного участка р. Волги от г. Волгограда до дельты у г. Астрахань. Расположение и описание основных точек отбора проб приведено в работе (Лазарева и др., 2018б). При сравнительном анализе данных использованы материалы предшествующих экспедиций по р. Волге и отдельным водохранилищам с 2010 г., частично опубликованные в работах (Лазарева, 2010; Лазарева и др., 2018а; Lazareva et al., 2014), с дополнениями за последующие годы (2022 г.).

Пробы зоопланктона отбирали малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито с ячейей 74 мкм) тотально от дна до поверхности воды. Весь зоопланктон фиксировали 4%-ным формалином. Объем профильтрованной воды определяли по формуле цилиндра с основанием равным площади входа сети и высотой равной расстоянию ее хода в толще воды.

В лаборатории пробы зоопланктона просматривали в камере Богорова под микроскопами StereoDiscovery v. 12 (Carl Zeiss, Jena) и ADF U300 (ADF, China). Состав видов идентифицировали по работам (Кутикова, 1970; Боруцкий и др., 1991; Степаньянц и др., 2015; Wilke et al., 2018; Коровчинский и др., 2021).

В пробах определяли численность (экз./м³) и биомассу (г/м³ сырой массы) каждого вида, их суммарные значения для трех таксономических групп (Rotifera, Cladocera, Sorepoda), также учитывали обилие меропланктона (*Dreissena veliger*). Биомассу оценивали по формулам связи индивидуальной массы с длиной тела животных (Ruttner-Kolisko, 1977; Балущкина, Винберг, 1979). Численность видов подсчитывали с учетом науплиальных и копепоидных стадий развития Sorepoda (Лазарева, 2010). Рассчитывали суммарные численность и биомассу всего зоопланктона. Доминантные виды выделяли по их относительной биомассе (>5% общей биомассы зоопланктона).

Структура зоопланктонного сообщества водохранилищ исследована с помощью кластерного анализа, проведенного методом одиночного присоединения. В качестве меры различия доминантных комплексов использовано нормированное евклидово расстояние. Индекс сходства

структуры доминантных комплексов вычисляли по формуле Чекановского–Сьеренсена в форме “b” (Песенко, 1982)

Корреляционный анализ связи между биомассой зоопланктона, притоком вод и температурами воды и воздуха проводили с помощью параметрического коэффициента Пирсона. Для расчетов использовали пакет статистических программ STATISTICA for Windows v. 12.5 (StatSoft Russia).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Доминанты и структура сообщества. В пелагиали водохранилищ в августе основную часть биомассы (70–90%) формировали 16 видов зоопланктона, преобладали ракообразные (12 видов) (табл. 2). В каждом водоеме доминировали 3–7 видов, наиболее высокий уровень доминирования зарегистрирован в Ивановском, Угличском и Чебоксарском водохранилищах. Здесь кладоцера *Daphnia galeata* Sars, 1863 образовывала 56–69% общей биомассы зоопланктона. Этот вид и копепода *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) были главными доминантами (в сумме 45–84% биомассы) в большинстве водохранилищ р. Волги. Только в Волгоградском водохранилище ведущее значение в структуре сообщества (в сумме 43% биомассы) переходило к *Chydorus sphaericus* (Müller, 1776) и *Bosmina* cf. *longispina* Leydig, 1860. На незарегулированном участке реки ниже плотины Волжской ГЭС преобладали коловратки (56%) и понто-каспийская копепода *Heterocope caspia* Sars, 1897 (18%). Наборы второстепенных доминантов (5–25% биомассы) от водоема к водоему заметно различались. Среди них чаще других отмечали гибридную кладоцеру *Bythotrephes brevimanus* × *B. cederstroemii* (Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища) и чужеродную копеподу *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893), преимущественно форму *A. spinosus* (Чебоксарское, Куйбышевское и Волгоградское водохранилища).

В устьевых областях притоков и на мелководьях водохранилищ в состав доминантов входили 11 видов, среди них отмечены в основном (>50%) те же виды, что и в пелагиали (табл. 3). В водоемах Верхней Волги главными доминантами в указанных биотопах были *Daphnia galeata* и *Mesocyclops leuckarti* (в сумме 26% биомассы). В ряде устьевых областей притоков, особенно в реках Себла и Большой Юг, высокой численности (209–755 тыс. экз./м³) достигала южная коловратка *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883). Ее вклад в биомассу зоопланктона был в среднем 12%, локально превышал 40% (>8 г/м³).

В водохранилищах Средней и Нижней Волги доминантный комплекс сообщества устьевых областей притоков формировали преимущественно ракообразные. В Средней Волге преобладали (в сумме >70% биомассы) *Daphnia*

Таблица 2. Доминантные (>5% B) виды летнего зоопланктона пелагиали водохранилищ р. Волги

Таксон	Водохранилище																		
	И		У		Р		Г		Ч		К		С		В		НВ		
	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	N	%B	
Crustacea																			
<i>Daphnia galeata</i>	1.50	59	6.82	69	3.94	29	0.67	29	29	3.18	56	0.32	24	0.29	11	0.18	6	0	0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	17.5	7	22.5	15	36.6	16	24.2	22	7.43	9	13.1	33	7.92	40	5.34	17	0.18	—	—
<i>Daphnia cucullata</i>	0.65	10	0	0	0	0	0	0	0.02	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
<i>Thermocyclops crassus</i>	4.65	5	5.34	—	0.68	—	0.52	—	0.67	—	0.35	—	0.18	—	0.22	—	—	—	—
<i>Leptodora kindtii</i>	0.03	—	0.14	6	0.05	—	0.03	—	0	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
<i>Limnospida frontosa</i>	0.02	—	0	0	0.19	25	0.04	—	0.15	—	—	—	—	—	—	—	0	0	0
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	0	—	0.50	—	1.58	7	0.53	—	0.15	—	0.21	—	0.04	—	0.02	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	0.22	—	0	0	0.19	—	4.40	9	0.36	—	0.67	—	3.59	19	5.55	24	0	0	0
<i>Bosmina cf. longispina</i>	0	—	0	0	0	—	0.23	6	0.03	—	—	—	0.02	—	1.41	19	0.01	—	—
<i>Bithotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederstroemii</i>	0.03	—	0.09	—	0.04	—	0.01	6	0.01	5	0.01	9	0	0	0.01	—	—	—	—
<i>Acanthocyclops americanus</i>	0.09	—	0	0	0	0	0	0	4.79	13	2.42	7	0.13	—	2.72	13	0.13	—	—
<i>Heterocope caspia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.57	5	0	0	0	0	0	0	18
Rotifera																			
<i>Asplanchna herricki</i>	0	0	0	0	0.02	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euchlanis dilatata</i> f. <i>lucksiana</i>	0	0	0.05	—	1.10	—	—	—	—	—	7.21	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Synchaeta pectinata</i>	16.4	—	1.47	—	0.16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17

Примечание. Здесь и в табл. 3: N — медиана численности (тыс. экз./м³), %B — вклад вида в общую биомассу зоопланктона (%), “—” вид не входит в число доминантов. Жирным шрифтом выделены доминантные виды каждого участка р. Волги.

galeata и *Chydorus sphaericus*, ниже устья р. Сура к доминантам относился недавний вселенец *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931. В устьях притоков водохранилищ Нижней Волги доминировали (в сумме >50%) *Mesocyclops leuckarti*, *Chydorus sphaericus* и *Daphnia cucullata* Sars, 1862. Последний вид был характерен (в среднем 8–14% биомассы) для большинства притоков всех водохранилищ р. Волги. Локально в притоках Рыбинского вдхр. (реки Себла, Кесьма и Сить) на расстоянии 1–5 км от устьевого створа *D. cucullata* формировала биомассу до 2 г/м³ или 20–50% общей биомассы зоопланктона.

Исключением была р. Ока — крупнейший правобережный приток р. Волги, впадающий в Чебоксарское вдхр. В ее устьевой области в 2021 г. по численности (95%) и биомассе (40–55%) преобладали коловратки, в основном виды рода *Brachionus* (*B. angularis* Gosse, 1851, *B. calyciflorus* Pallas, 1766 и *B. budapestinensis* Daday, 1885). По этим индикаторным видам шлейф окского планктона прослеживался вдоль правого берега водохранилища до г. Кстово, где коловратки все еще формировали 80% численности и 16% биомассы сообщества. Суммарная численность указанных трех видов достигала 120 тыс. экз./м³ в р. Оке, у г. Кстово она снижалась до 8 тыс. экз./м³.

По структуре доминантного комплекса пелагического зоопланктона водохранилища р. Волги объединялись в три группы (рис. 1). Наибольшее сходство (>60%) наблюдали для Ивановьковского, Угличского и Чебоксарского водохранилищ, что определялось высоким вкладом в биомассу сообщества (56–69%) *Daphnia galeata* во всех трех водоемах (табл. 2). Сопоставимая доля этого вида (24–29%) в зоопланктоне Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ стала основой для объединения их еще в одну группу. Наиболее сильно от всех остальных водое-

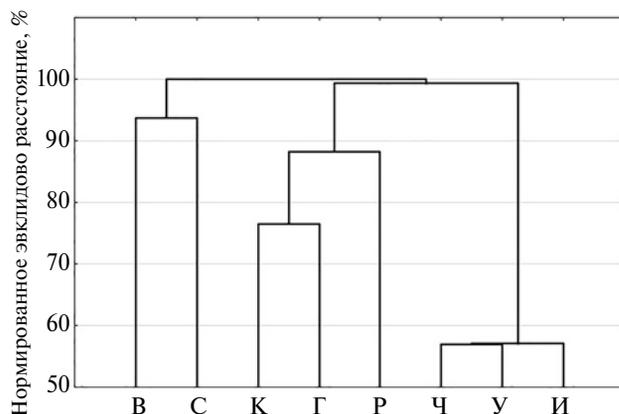


Рис. 1. Группировка водохранилищ р. Волги по уровню различия структуры доминантного комплекса. И — Ивановьковское, У — Угличское, Р — Рыбинское, Г — Горьковское, Ч — Чебоксарское, К — Куйбышевское, С — Саратовское, В — Волгоградское водохранилище.

Угличского и Чебоксарского водохранилищ, что определялось высоким вкладом в биомассу сообщества (56–69%) *Daphnia galeata* во всех трех водоемах (табл. 2). Сопоставимая доля этого вида (24–29%) в зоопланктоне Рыбинского, Горьковского и Куйбышевского водохранилищ стала основой для объединения их еще в одну группу. Наиболее сильно от всех остальных водое-

Таблица 3. Доминантные (>5% B) виды летнего зоопланктона мелководий и устьевых областей притоков водохранилищ р. Волги

Таксон	Участок					
	Верхняя Волга		Средняя Волга		Нижняя Волга	
	N	%B	N	%B	N	%B
Crustacea						
<i>Daphnia galeata</i>	3.05	15	5.01	20	0.47	7
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	71.7	11	19.6	—	20.4	21
<i>Daphnia cucullata</i>	7.29	8	1.92	8	3.77	14
<i>Diaphanosoma orghidani</i>	5.30	7	0.04	—	0.04	—
<i>Thermocyclops crassus</i>	20.0	6	0.69	—	3.78	—
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1.82	5	0	0	0	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	3.66	—	50.3	35	14.8	18
<i>Thermocyclops taihokuensis</i>	0	0	29.1	18	1.25	—
<i>Acanthocyclops americanus</i>	0	0	4.33	—	6.05	8
Rotifera						
<i>Brachionus diversicornis</i>	36.4	12	0.2	—	0	0
<i>Asplanchna priodonta</i>	1.37	7	0	0	0	0

Примечание. Верхняя Волга: Ивановьковское, Угличское и Рыбинское водохранилища; Средняя Волга: Горьковское, Чебоксарское и Куйбышевское водохранилища; Нижняя Волга: Саратовское, Волгоградское и незарегулированный участок р. Волги ниже г. Волгограда.

мов отличались водохранилища Нижней Волги. Эти различия вызваны уменьшением значения *D. galeata* (11% биомассы) в сообществе Саратовского вдхр. и сменой главных доминантов в Волгоградском вдхр. (табл. 2). Речной участок р. Волги ниже г. Волгограда почти со всеми водохранилищами не имел общих доминантных видов.

Значение в сообществе видов-вселенцев. В 2015–2021 г. в р. Волге зарегистрированы шесть понто-каспийских ракообразных вселенцев, три чужеродных вида из других регионов мира, а также три южных вида рода *Diaphanosoma*, расселяющихся к северу от места слияния р. Волги и р. Камы — границы таежной зоны (табл. 4). Ряд северных бореально-арктических форм постоянно встречались южнее устья р. Камы в степной и полупустынной зоне, часть из них была многочисленна.

В 2021 г. наибольшую численность в волжских водохранилищах формировали два чужеродных вида копепод: недавний вселенец восточноазиатский *Thermocyclops taihokuensis* (до 230 тыс. экз./м³) и североамериканский *Acanthocyclops americanus* (до 86 тыс. экз./м³). Вид *A. americanus* обитал по всему каскаду водохранилищ р. Волги (табл. 4). Локально он формировал 30–60% численности и до 14% биомассы ракообразных в средней части Ивановского вдхр., а также 40–75% и 11–36% соответственно в озерной части Чебоксарского вдхр.. Вселенец входил в состав доминантов пелагиали и устьевых областей притоков водохранилищ (табл. 2, 3). В 2021 г. *Thermocyclops taihokuensis* обнаружен от среднего участка Чебоксарского вдхр. у пос. Макарьев до дельты р. Волги у г. Астрахань (табл. 4), вид наиболее многочислен в устьевых областях при-

Таблица 4. Встречаемость ракообразных вселенцев в р. Волге в 2015–2021 гг.

Вид	Годы первых находок	Водохранилище								
		И	У	Р	Г	Ч	К	С	В	НВ
Понто-каспийские виды										
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879)	1970-е	–	–	–	–	–	+	+	+	+
<i>Podonevadne trigona ovum</i> (Zernov, 1901)	2000-е	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891)	1970-е	–	–	–	–	–	+	–	+	–
<i>Heterocope caspia</i> Sars, 1897	1950-е	–	–	–	–	–	++	++	++	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	2015	+	+	+	+	+	+	–	–	+
<i>E. caspica</i> Sukhikh et Alekseev, 2013	1890-е	–	–	–	–	–	++	–	++	+
Чужеродные виды других регионов										
<i>Acanthocyclops americanus</i> March, 1893	1960-е	++	+	+	++	++	++	++	+++	++
<i>Thermocyclops taihokuensis</i> Harada, 1931	2010-е	–	–	–	–	++	+	++	++	++
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritschagin, 1873	1960-е	–	–	–	–	–	++	+	++	+++
Южные виды										
<i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea, 1982	2000-е*	++	+	+	++	+++	++	+	+	+
<i>D. mongolianum</i> Ueno, 1938	2021*	–	–	–	+	+	+	+	+	+
<i>D. cf. dubium</i> Manuilova, 1964	2016*	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Северные виды										
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	1940-е**	++	+	+++	++	++	++	–	+	–
<i>Bosmina</i> s. str. <i>coregoni</i> Baird, 1857	1940-е**	++	+	++	+	++	++	++	+++	++
<i>B. cf. longispina</i> Leydig, 1860	1940-е**	+	+	++	+++	++	++	++	++	+++
<i>B. cf. crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	1940-е**	+	+	++	++	+	++	++	+++	++
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederstroemii</i>	1940-е**	++	+++	++	++	++	++	++	++	+
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	1940-е**	++	++	+++	+++	+++	++	++	++	+
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	1940-е**	++	++	++	+	+	+	+	+	–

Примечание. “+++” – вид встречался в большинстве проб (>80%), “++” – вид обычен (30–79% проб), “+” – редок (<30% проб), “–” – не обнаружен; жирным шрифтом выделена граница бореальной зоны.

* Находки севернее устья р. Камы.

** Находки южнее устья р. Камы. Первые находки вселенцев указаны по работам (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Тимохина, 2000; Лазарева, 2010, 2012; Лазарева и др., 2018а, 2022; Lazareva, 2019; Mineeva et al., 2022).

токов. На него приходилось ~50% численности и ~30% биомассы ракообразных в устьевой области р. Сура (Чебоксарское вдхр.) и >90% обоих показателей в р. Свяга (Куйбышевское вдхр.).

Средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873 обычна от устья р. Кама до дельты р. Волги. Однако в 2021 г. она была немногочисленна и достигала 35% численности (8 тыс. экз./м³) и 40% биомассы только в Волго-Камском плесе Куйбышевского вдхр. Малочисленными были большинство понтотаспийских видов, обитающих в основном в той же части р. Волги. Среди них лишь копепода *Eurytemora velox* обнаружена единично почти во всем каскаде волжских водохранилищ. Копепода *Heteroscope caspia* достигала численности до 7 тыс. экз./м³ и 20–25% обилия ракообразных в Тетюшинском и Ундорском плесах Куйбышевского вдхр., вид входил в состав доминантов пелагиали водоема (табл. 2). Остальные вселенцы из Каспия отмечены единично.

Среди южных видов в водохранилищах таежной зоны волжского бассейна в 2021 г. наибольшая численность (>50 тыс. экз./м³) зарегистрирована у *Diaphanosoma orghidani*, в настоящее время обитающей по всей р. Волге (табл. 4). Максимальное обилие этого вида выявлено в устьевых областях притоков Рыбинского водохранилища (реки Себла, Сить, Кесьма, Ухра, Согожа и Большой Юг), его вклад в численность зоопланктона достигал 10–35%. В притоках Верхней Волги вид входил в состав доминантов и формировал в среднем 7% биомассы зоопланктона (табл. 3).

С 2016 по 2021 гг. в р. Волге отмечено заметное увеличение встречаемости *D. mongolianum* Ueno, 1938. Вид впервые обнаружен (до 1 тыс. экз./м³) в 2016 г. в Горьковском вдхр. (Костромской разлив и участок у г. Плес) и озерной части Чебоксарского вдхр. вблизи г. Васильсурск. В 2018 г. его зарегистрировали (<100 экз./м³) в устьевой области рек Сура и Ветлуга (Чебоксарское вдхр.). В 2021 г. *D. mongolianum* впервые найдена в Черемшанском заливе и устьевой области р. Уса (160–290 экз./м³) в Куйбышевском вдхр., максимальная численность (3 тыс. экз./м³) вида отмечена в устьевой области р. Курдюм в Волгоградском вдхр. Также в 2021 г. в устье р. Ока впервые единично зарегистрирована *D. cf. dubium*. Все три вида приурочены к наиболее прогреваемым участкам водохранилищ (мелководные заливы, устьевые области притоков), их обнаруживали обычно в годы с теплым летом.

Северные виды отмечены фактически по всей р. Волге, к югу от таежной зоны они расселяются с течением реки. Максимальной встречаемостью южнее устья р. Камы характеризовались кладоцеры рода *Bosmina* и *Eudiaptomus gracilis* (табл. 4).

В 2021 г. все три морфотипа *Bosmina* (*Eubosmina coregoni* Baird, 1857) были наиболее многочисленны в Волгоградском вдхр. Локально в этом водоеме *Bosmina cf. longispina* достигала 7.5 тыс. экз./м³ или 20% численности ракообразных, что даже выше обилия вида в Рыбинском вдхр. (максимально 2.4 тыс. экз./м³). Вид входил в состав главных доминантов (19% биомассы) пелагиали Волгоградского вдхр. (табл. 2). Наибольшая численность *Bosmina* s. str. *coregoni* (9 тыс. экз./м³) и *B. cf. crassicornis* (1 тыс. экз./м³) также отмечена в Волгоградском вдхр. Однако эти виды встречались реже и не входили в число доминантных. Количество *Eudiaptomus gracilis* в Нижней Волге не превышало 250 экз./м³.

Численность и биомасса. Наибольшую биомассу зоопланктона (>0.8 г/м³) в конце лета 2021 г. регистрировали в Верхней Волге, ниже плотины Рыбинской ГЭС она не превышала 0.3 г/м³ (рис. 2). Основу биомассы (60–80%) в водохранилищах формировали кладоцеры и лишь в Куйбышевском — копеподы (55%) (табл. 5). Максимум численности зоопланктона (150 ± 46 тыс. экз./м³) наблюдали в Ивановском вдхр., минимум (20 ± 3 тыс. экз./м³) — в Саратовском (рис. 2). В большинстве водохранилищ основу численности сообщества (~90%) образовывали почти поровну копеподы и коловратки, только в Ивановском вдхр. заметно преобладали (>60%) коловратки, а в Угличском (>70%) — кладоцеры (табл. 5). На речном участке р. Волги ниже г. Волгограда коловратки формировали 90% численности и 70% биомассы. Количество велигеров моллюсков рода *Dreissena* было невелико, максимальные значения (>21 тыс. экз./м³) отмечены в Ивановском вдхр. (табл. 5). Их вклад в численность сообщества не превышал 15, в биомассу — 8%.

Распределение численности и биомассы сообщества по продольному профилю волжского каскада было близко к отмеченному в предыдущие годы, однако в 2021 г. значения обоих показателей в большинстве водохранилищ оказались немного ниже, чем в 2013–2017 гг. (рис. 2).

По акватории водохранилищ р. Волги обилие зоопланктона распределено неравномерно. Повсеместно его наибольшее количество регистрировали в устьевых областях притоков, наименьшее — в пелагиали (рис. 3). Уменьшение количества зоопланктона от Верхней Волги к Нижней Волге отмечено во всех биотопах. В период с 2010 по 2022 гг. наблюдали существенные (до семи раз) межгодовые колебания летней (август) биомассы зоопланктона в Ивановском, Рыбинском и Чебоксарском водохранилищах (рис. 4а). Максимальные значения (>2 г/м³) регистрировали в 2010, 2012 и 2022 гг., минимальные

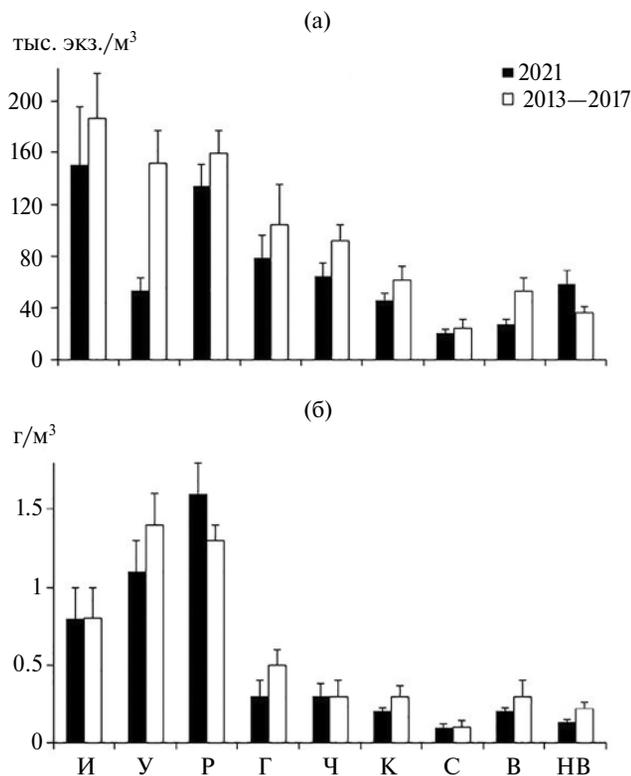


Рис. 2. Численность (а) и биомасса (б) пелагического зоопланктона р. Волги. Здесь и на рис. 3 приведено среднее с его стандартной ошибкой; данные 2013–2017 гг. (по: (Лазарева и др. 2018а)) с дополнениями; обозначения водохранилищ, как на рис. 1, НВ — незарегулированный участок р. Волги ниже г. Волгограда.

(< 1 г/м³) — в 2015 и 2017 гг. Анализ литературных данных показал, что с 1960 по 2021 г. наибольшую биомассу сообщества всегда отмечали в Ивановском вдхр., минимальную — в Чебоксарском (рис. 4б). В последнее десятилетие в Ивановском вдхр. наблюдается тенденция к снижению в 1.5–2 раза обилия зоопланктона (с 2–3 до 1.5 г/м³). Для Рыбинского и Чебоксарского водохранилищ выявлены периодические фактически синхронные колебания биомассы с максимумами в 1980–1990-х и 2010-х годах. В обоих водоемах уровень биомассы зоопланктона в 2010–2021 гг. был близок к таковому 1980–1999 гг.

Влияние абиотических факторов среды. Обилие зоопланктона отчетливо снижалось вниз по течению р. Волги. Численность и биомасса пелагического зоопланктона значимо отрицательно коррелировали со среднесуточным притоком вод в водохранилища ($r = -0.76, p < 0.05$). Кроме того, биомасса была положительно связана с температурой воды р. Волги ($r = 0.80, p < 0.05$).

В последние 13 лет (2010–2022 гг.) для озеровидного, наиболее подробно обследованного Рыбинского вдхр., зарегистрирована положительная

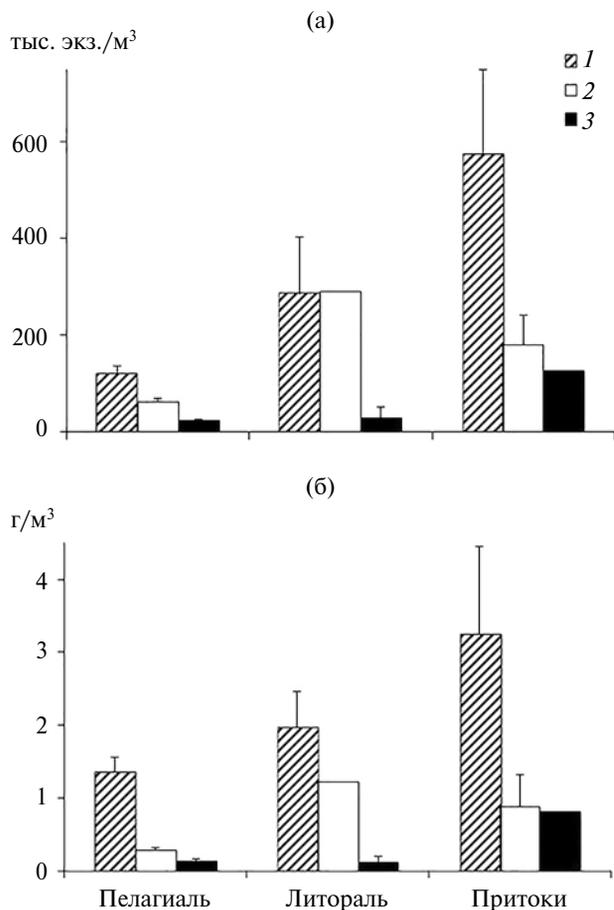


Рис. 3. Распределение численности (а) и биомассы (б) зоопланктона по акватории водохранилищ р. Волги в 2021 г. 1 — Верхняя Волга, 2 — Средняя Волга, 3 — Нижняя Волга.

связь биомассы зоопланктона в августе с температурой воды ($r = 0.80, p < 0.01$), а также с температурой воздуха в месяце (июль), предшествующем отбору проб ($r = 0.70, p < 0.01$). Для Чебоксарского и Ивановского водохранилищ долинного типа с высоким коэффициентом водообмена подобных связей не выявлено.

В 2021 г. более половины участков затопленного русла р. Волги в Угличском вдхр. характеризовались низким содержанием O_2 в слое 2–8 м над дном. На участках в нижней части водохранилища вблизи городов Калязин и Углич регистрировали содержание O_2 2.5–4.5 мг/л в слое 7–8 м над дном (до 40% столба воды). При этом наблюдали снижение на 35–40% численности и биомассы сообщества относительно участков без дефицита O_2 , которое происходило из-за уменьшения количества клadoцер и коловраток (табл. 6). Состав доминантных видов ракообразных не изменялся, но снижалась доля *Daphnia galeata* и заметно возрастал (до 85%) вклад в численность ракообраз-

Таблица 5. Численность (*N*, тыс. экз./м³) и биомасса (*B*, мг/м³) основных групп зоопланктона в пелагиали водохранилищ р. Волги

Водохранилище	<i>n</i>	Группа зоопланктона										Весь зоопланктон (без велигеров)	
		Сладосета		Соперода		Rotifera		<i>Dreissena veliger</i>		<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
		<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>				
И	10	22.6 ± 6.4	642 ± 231	36.4 ± 8.9	128 ± 28	91.3 ± 38.2	78 ± 49	21.8 ± 9.1	29 ± 14	150.3 ± 46.3	847 ± 237		
У	7	7.6 ± 1.2	863 ± 168	39.0 ± 10.3	189 ± 60	6.2 ± 2.5	2 ± 1	1.7 ± 0.5	4 ± 2	53.0 ± 10.0	1055 ± 187		
Р	32	12.6 ± 2.4	1011 ± 213	63.6 ± 5.8	434 ± 58	57.8 ± 13.3	122 ± 31	13.0 ± 4.0	13 ± 3	134.0 ± 17.0	1567 ± 241		
Г	17	10.5 ± 2.8	207 ± 78	33.1 ± 7.0	90 ± 18	35.3 ± 10.2	16 ± 4	4.0 ± 0.9	3 ± 1	78.9 ± 17.0	312 ± 94		
Ч	11	6.1 ± 1.4	242 ± 69	35.1 ± 6.8	97 ± 20	22.4 ± 7.3	7 ± 2	10.7 ± 2.5	9 ± 2	63.6 ± 11.0	347 ± 80		
К	14	3.1 ± 0.3	74 ± 20	25.0 ± 2.5	114 ± 20	17.7 ± 3.7	17 ± 4	7.4 ± 1.6	11 ± 2	45.9 ± 5.4	205 ± 34		
С	10	7.2 ± 1.3	55 ± 10	9.8 ± 1.3	50 ± 7	2.7 ± 0.7	3 ± 1	1.4 ± 0.4	2 ± 0.5	19.7 ± 2.8	108 ± 15		
В	10	13.2 ± 2.9	107 ± 22	9.8 ± 0.9	54 ± 8	3.7 ± 0.9	4 ± 1	2.4 ± 1.1	4 ± 2	26.7 ± 3.9	165 ± 27		
НВ	17	2.0 ± 0.4	5 ± 1	2.6 ± 0.4	34 ± 9	53.3 ± 10.8	87 ± 17	6.9 ± 1.2	10 ± 2	57.9 ± 11.0	126 ± 21		

Примечание. Приведено среднее по водохранилищу значение и его стандартная ошибка, материал по водохранилищам дан за 2021 г., на участке незарегулированной Волги — за 2020 г.; *n* — число проб.

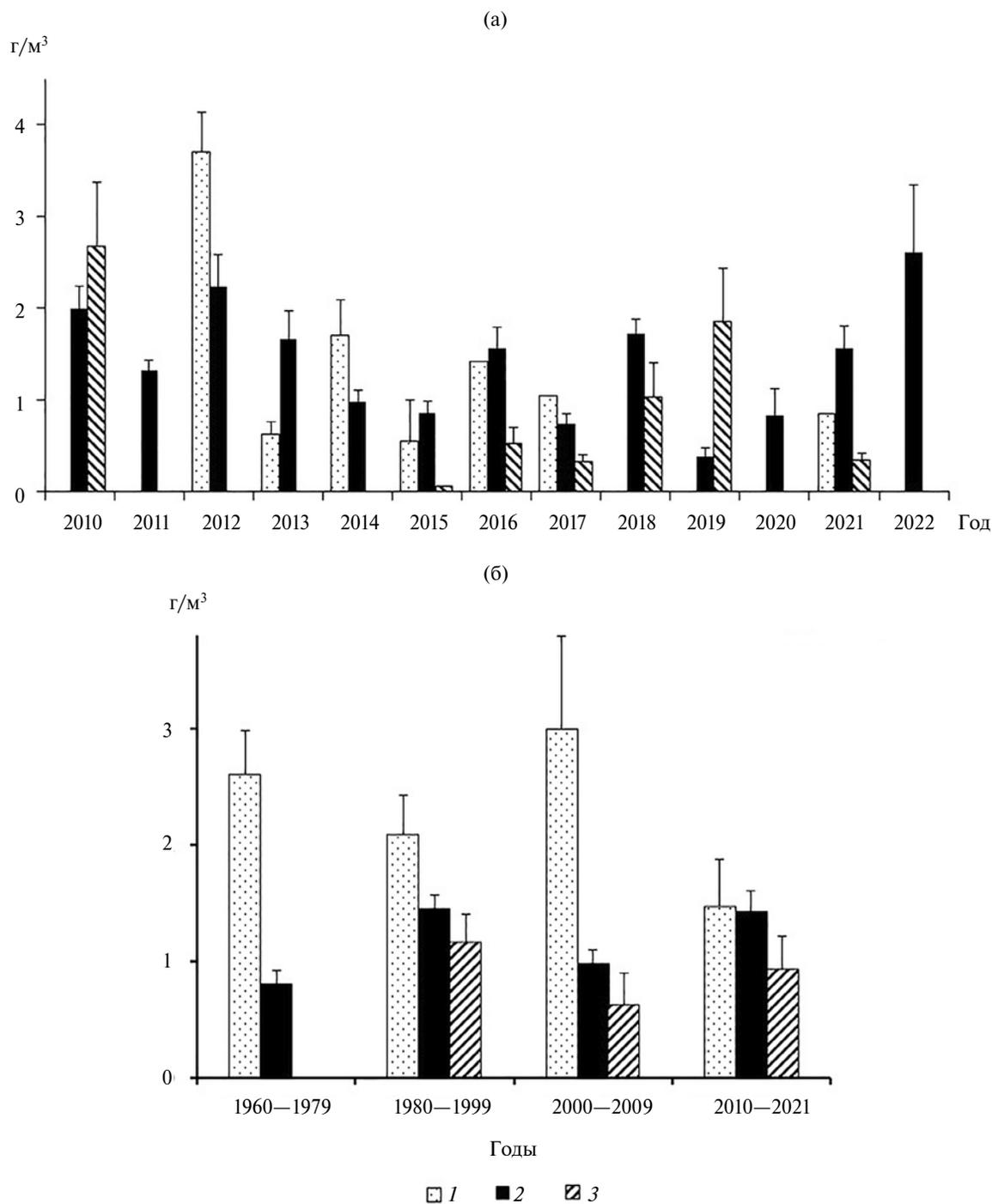


Рис. 4. Вариации летней биомассы зоопланктона некоторых водохранилищ р. Волги в 2010–2022 гг. (а) и в 1960–2021 гг. (б). 1 – Ивановское, 2 – Рыбинское, 3 – Чебоксарское водохранилища. Данные за период до 2010 г. (по: (Волга..., 1978; Ивановское..., 1978; Столбунова, 1999, 2009; Шурганова, 2007; Лазарева, 2010; Лазарева и др., 2018а; Структура..., 2018; Lazareva et al., 2014; Shurganova et al., 2019)).

ных циклопидных копепод (*Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus* (Fisher, 1853)). В условиях дефицита O_2 отмечено фактически полное исчезновение доминантных коловраток рода *Synchaeta* и замена их мелкими видами родов *Pompholyx*,

Keratella и *Trichocerca*, которые обычны для эвтрофированных водоемов с дефицитом O_2 . Общая численность Rotifera снижалась в 5 раз, а количество велигеров моллюсков рода *Dreissena* уменьшалось вдвое.

Таблица 6. Изменение обилия и структуры зоопланктона Угличского водохранилища при формировании дефицита O_2 (<5 мг/л) в августе 2021 г.

Показатель	$O_2 > 5$ мг/л во всем столбе воды		$O_2 < 5$ мг/л (2.5–4.5 мг/л) в слое 7–8 м над дном	
	Медиана, тыс. экз./м ³	% <i>N</i>	Медиана, тыс. экз./м ³	% <i>N</i>
<i>N</i>	67.0	—	43.0	—
<i>B</i>	1.22**	—	0.75**	—
<i>N</i> _{clad}	8.0	17.0	5.0	13.0
<i>N</i> _{cop}	39.0	83.0	34.0	87.0
Veliger	2.0	—	1.0	—
Crustacea:				
<i>Daphnia galeata</i>	7.0	15.0	5.0	13.0
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	31.0	66.0	28.0	72.0
<i>Thermocyclops crassus</i>	5.0	11.0	5.0	13.0
Rotifera:				
<i>N</i> _{rot}	16.0	24.0*	3.0	7.0*
<i>Synchaeta pectinata</i>	6.0	38.0	0.0	0.0
<i>S. oblonga</i>	7.5	47.0	0.0	0.0
<i>Pompholyx sulcata</i>	1.2	8.0	0.9	30.0
<i>Keratella cochlearis</i>	0.9	6.0	0.6	20.0
<i>Trichocerca similis</i>	0.0	0.0	0.5	17.0

Примечание. Численность: *N* — общая зоопланктона, *N*_{clad} — Cladocera, *N*_{cop} — Copepoda, *N*_{rot} — Rotifera, Veliger — личинок *Dreissena*; *B* — общая биомасса зоопланктона; “—” — показатель не может быть рассчитан.

*Доля в общем количестве зоопланктона (Crustacea + Rotifera).

**Биомасса (*B*) приведена в г/м³.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследований 2020–2021 гг. указывают на значимое снижение количества зоопланктона от водохранилищ Верхней Волги к водохранилищам Нижней Волги, которое прослеживалось и ранее (Лазарева и др., 2018а). Выявлена достоверная обратная связь обилия летнего зоопланктона с суточным притоком вод в водохранилища. Промывной режим, формирующийся при максимальном наполнении водохранилищ в межень вдоль русла р. Волги и усиливающийся ниже слияния рек Волги и Камы, лимитирует развитие озерных форм зоопланктона, способных образовывать наибольшую биомассу сообщества. Влияние на зоопланктон водохранилищ особенностей гидрологического режима и, в частности, скорости водообмена отмечали еще в 1960–1970-х годах (Волга..., 1978).

Трофический статус водохранилищ р. Волги, определенный по хлорофиллу *a* фитопланктона, варьируется год от года (Минеева и др., 2020, 2022). В 2019–2020 гг. статус экосистем Ивань-

ковского, Угличского и Чебоксарского водохранилищ определен как эвтрофный (Минеева и др., 2022). Для Горьковского и Куйбышевского водохранилищ выявлены вариации от мезотрофии до умеренной эвтрофии, водохранилища Рыбинское, Саратовское и Волгоградское отнесены к мезотрофным. Вкупе с гидрологическими факторами это, вероятно, тоже способствует поддержанию существенно более низкого обилия зоопланктона в мезотрофных водохранилищах Нижней Волги. Группировка водохранилищ по структуре зоопланктона (рис. 1) близка к таковой по уровню трофности (Минеева и др., 2022). Это подтверждает влияние трофических условий на развитие летнего зоопланктона.

В августе 2021 г. зарегистрирован очень большой вклад кладоцер (60–80%) в биомассу сообщества во всех водохранилищах р. Волги, за исключением Куйбышевского (35%). Даже в Угличском вдхр., где локально отмечали значительный дефицит растворенного O_2 , кладоцеры (в основном *Daphnia galeata*) образовывали

в среднем >80% общей биомассы зоопланктона (табл. 2). В этом водоеме с 2013 г. содержание кислорода <5 мг/л наблюдается в слое до 11 м над дном (Лазарева и др., 2018б). В Ивановском вдхр. ранее отмечали снижение доли кладоцер до ~30% биомассы зоопланктона из-за заморных явлений на русле р. Волги (Лазарева и др., 2018б). Однако 2021 г. в этом водоеме зарегистрирован лишь придонный дефицит O₂ на небольшом количестве станций, а вклад кладоцер в биомассу сообщества достигал 75%. Это близко к отмеченному в 1970–1990-х годах, когда в конце лета доля кладоцер превышала 60% биомассы зоопланктона (Иваньковское..., 1978; Столбунова, 1999, 2009).

В Чебоксарском вдхр. выделяют отдельную правобережную речную группировку зоопланктона, образованную биостоком из р. Ока, ее шлейф прослеживается вдоль правого берега р. Волги до г. Кстово, иногда до пос. Лысково (>75 км ниже г. Нижнего Новгорода) (Шурганова и др. 2003, 2022; Shurganova et al., 2019). В 2021 г. почти всю численность (>90%) и >40% биомассы зоопланктона устьевой области р. Ока формировали коловратки рода *Brachionus*, что отмечали и ранее (Шурганова и др. 2003; Лазарева и др., 2018а). Окский планктон прослеживался вдоль правого берега Чебоксарского вдхр. до г. Кстово (>20 км ниже г. Нижнего Новгорода), ниже по течению он размывался волжской водой. Высокую численность коловраток рода *Brachionus* указывают также для нижнего течения некоторых других крупных притоков р. Волги (р. Цивиль) (Подшивалина, 2021).

В устьевых областях прочих притоков водохранилищ р. Волги в 2021 г. преобладали ракообразные, среди них высокую биомассу образовывали виды рода *Daphnia* (*D. galeata* и *D. cucullata*). Эти два вида, особенно *D. cucullata*, отмечают как наиболее массовые в эвтрофированных устьевых областях притоков Средней Волги (Подшивалина, 2021; Zhikharev et al., 2022). Там же были многочисленны чужеродные виды копепода *Thermocyclops taihokuensis* и *Acanthocyclops americanus*, а в притоках Верхней Волги в массе обнаруживали теплолюбивую южную кладоцеру *Diaphanosoma orghidani*. Эти три вида и некоторые другие вселенцы (копепода *Eurytemora velox*, коловратка *Keratella tropica*) обычны в притоках волжских водохранилищ (Лазарева, 2012; Подшивалина, 2021; Лазарева и др., 2022; Zhikharev et al., 2022). Это подтверждает сделанное ранее заключение об аккумуляции вселенцев с юга в высокопродуктивных и хорошо прогреваемых устьевых областях притоков р. Волги с последующим расселением в акваторию водохранилищ (Лазарева, 2010, 2012; Лазарева и др., 2022). В пелагиали водохранилищ заметную численность и биомассу формировали только два вселен-

ца *Acanthocyclops americanus* и *Heterocope caspia* (табл. 2).

С 1990-х гг. в Куйбышевском вдхр. >50% биомассы зоопланктона формируют копеподы, среди них преобладает *H. caspia* (Тимохина, 2000; Куйбышевское..., 2008; Лазарева и др., 2018а). Однако в августе 2021 г. численность Calanoida оказалась низкой (в среднем ~3 тыс. экз./м³), в планктоне водохранилища доминировали Cyclopoidea (в среднем ~22 тыс. экз./м³), преимущественно *Mesocyclops leuckarti*. Подобную ситуацию наблюдали также в Саратовском и Волгоградском водохранилищах, здесь тоже значительную часть биомассы сообщества (до 40%) определяли Cyclopoidea, а Calanoida даже не входили в состав доминантов (табл. 2). Для сравнения, в 2015–2017 гг. на долю вселенцев *Heterocope caspia* и *Calanipeda aquaedulcis* в этих водоемах приходилось 35–50% биомассы копепод и 10–15% общей биомассы зоопланктона (Лазарева и др., 2018а).

В 2021 г. средняя биомасса зоопланктона в Ивановском вдхр. (0.9 г/м³) фактически не отличалась от зарегистрированной в 2010-х годах. Ее современный уровень существенно (до двух раз) ниже по сравнению с 1980–1990-е годами (2–3 г/м³) (Столбунова, 1999, 2007). Напротив, в Угличском вдхр., биомасса сообщества (1.1 г/м³) оказалась выше наблюдавшейся в эти сроки (~0.8 г/м³) в середине 1980-х (Столбунова, 1999). Еще более высокой (1.4 г/м³) она была в 2010-х годах (Лазарева и др., 2018а). В Рыбинском вдхр. во второй половине лета 2021 г. средняя биомасса зоопланктона (1.6 г/м³) оказалась даже выше, чем жарким летом 2010 г. (1.4 г/м³) (Lazareva et al., 2014). Высокая биомасса (в среднем 1.3 г/м³) отмечена в водоеме и в предыдущие годы (Лазарева и др., 2018а). Это заметно выше обычных ее значений (0.8–1.0 г/м³) в конце лета, зарегистрированных в 2004–2009 гг. и 1960–1970-х годах (Рыбинское..., 1972; Лазарева, 2010).

Многолетние колебания биомассы зоопланктона водоемов Верхней Волги носят квазипериодический характер с периодом ~20 лет, пик биомассы (до 3 г/м³ в среднем за май–октябрь) наблюдали в 1980-х годах (Лазарева, 2010). С 2010 г. в Рыбинском вдхр. происходит очередной подъем биомассы (Лазарева и др., 2018а; Mineeva et al., 2024). Ее средние значения (1.5 ± 0.3 г/м³) в 1980–1990-х и 2010-х годах фактически сравнялись (рис. 4б). В Угличском вдхр. рост биомассы, вероятно, дополнительно усилился за счет повышения трофического статуса экосистемы. С 2015 г. этот водоем классифицируют как стабильно эвтрофный, тогда как в конце прошлого века он был мезотрофным (Mineeva и др., 2020, 2022).

Средняя биомасса зоопланктона в Горьковском вдхр. в августе 2021 г. была низкой (0.3 г/м^3), на речном участке водоема — $<0.1 \text{ г/м}^3$, на озерном — $\leq 0.8 \text{ г/м}^3$. Это сопоставимо с таковой ($0.2\text{--}0.7 \text{ г/м}^3$) в 2000–2010-х годах в речной части водоема (Ривьер, 2007; Шурганова, 2007; Lazareva et al., 2014). На его озерном участке в конце лета биомасса обычно выше и достигает $1\text{--}4 \text{ г/м}^3$ (Ривьер, 2007; Lazareva et al., 2014; Шурганова и др., 2017; Лазарева и др., 2018а).

Низкой (в среднем 0.4 г/м^3) была биомасса сообщества в Чебоксарском вдхр., ее значения совпадают с отмеченными сравнительно холодным летом 2008 г. (Lazareva et al., 2014). Низкие значения ($0.1\text{--}0.5 \text{ г/м}^3$) указывают как обычные для верхней речной части водохранилища (Шурганова и др., 2003; Шурганова, 2007; Охапкин и др., 2016). В нижней озерной части водохранилища биомасса достигает $>4 \text{ г/м}^3$ (Шурганова, 2007; Lazareva et al., 2014), однако в 2021 г. на этом участке она тоже была небольшой ($<0.8 \text{ г/м}^3$).

Низкий уровень биомассы зоопланктона (в среднем 0.2 г/м^3 , максимум 1.2 г/м^3) наблюдали в 2021 г. в Куйбышевском вдхр.. Это близко к отмеченному в те же сроки (в среднем 0.3 г/м^3) в 2015–2017 гг. (Лазарева и др., 2018а). Наибольшую биомассу в этом водоеме регистрируют в июне (Тимохина, 2000), в 2017 г. за счет массового развития кладоцер *Daphnia galeata* и *D. cucullata* она локально достигала 11 г/м^3 (Мухортова, 2018). Летом 2014–2015 гг. в Волжском плесе водохранилища отмечены вариации биомассы зоопланктона от 0.4 до 3.2 г/м^3 (Кузьмина и др., 2019). Близкие значения ($0.7\text{--}3.5 \text{ г/м}^3$) зарегистрированы в 1970-х годах (Куйбышевское..., 1983). В августе 1980-х годов указывали сравнительно высокую (в среднем 1.4 г/м^3) биомассу сообщества в приплотинном участке водоема (Тимохина, 2000).

Минимальную для р. Волги биомассу зоопланктона (в среднем 0.1 г/м^3) регистрировали в Саратовском вдхр., то же отмечали в августе 2015 и 2017 гг. (Попов, Мухортова, 2016; Лазарева и др., 2018а). В 2010–2014 гг. средняя за вегетационный период биомасса сообщества достигала $\sim 0.75 \text{ г/м}^3$, низкие значения (0.2 г/м^3) отмечены в 2014 г. (Малинина и др., 2016). В июле–августе 2007–2011 гг. на пике развития зоопланктона в пелагиали водоема зарегистрирована сравнительно высокая ($0.7\text{--}0.9 \text{ г/м}^3$) биомасса (Попов, Мухортова, 2016). Ранее (2004–2006 гг.) средне-сезонная биомасса варьировала в пределах $0.2\text{--}0.9 \text{ г/м}^3$, в августе в отдельные годы достигала 4 г/м^3 за счет массового развития *Heteroscope caspia* (Попов, 2006).

В Волгоградском вдхр. в конце августа 2021 г. тоже регистрировали низкую биомассу зоопланктона (в среднем 0.17 г/м^3), более высокие значения (0.3 г/м^3) отмечены летом 2017 и 2018 гг. (Лазарева и др., 2018а; Тюлин, 2019). В начале

2000-х годов в районе г. Саратов летняя биомасса достигала 0.5 г/м^3 , эти значения классифицированы как “низкие” по сравнению с наблюдавшимися в 1970-х годах (Малинина и др., 2005). В конце 1960-х годов средняя за вегетационный период биомасса (1.3 г/м^3) в этом водоеме была почти втрое выше таковой летом в 2000-х годах (Волгоградское..., 1977).

В начале сентября 2020 г. в р. Волге ниже г. Волгограда биомасса зоопланктона была очень низкой (в среднем 0.13 г/м^3), наибольшие значения не превышали 0.22 г/м^3 . Тот же уровень биомассы зарегистрирован в августе 2017 г. (Лазарева и др., 2018а). Однако другие исследователи в р. Волге выше г. Астрахань летом и осенью 2021 г. отмечали существенно более высокие значения ($0.7\text{--}0.9 \text{ г/м}^3$) при доминировании в сообществе Cyclopoida (Крайнова и др., 2022). В 1970-х годах здесь биомасса достигала 0.45 г/м^3 (Вольвич, Кравцова, 1976).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2021 г. в большинстве водохранилищ р. Волги основную часть биомассы зоопланктона ($45\text{--}84\%$) формировали кладоцера *Daphnia galeata* и копепода *Mesocyclops leuckarti*. Смену доминантов отмечали в Волгоградском водохранилище, где ведущее значение в структуре сообщества ($>40\%$ биомассы) переходило к кладоцерам *Chydorus sphaericus* и *Bosmina cf. longispina*. В 2020 г. в реке ниже плотины Волжской ГЭС преобладали коловратки (56% биомассы) и понто-каспийская копепода *Heteroscope caspia* (18%). Во всех волжских водохранилищах выявлен значительный вклад в структуру и обилие сообщества видов-вселенцев. Наибольшую численность и биомассу формировали восточноазиатский *Thermocyclops taihokuensis* и североамериканский *Acanthocyclops americanus* в водохранилищах Средней Волги. Максимальное количество зоопланктона ($0.8\text{--}1.6 \text{ г/м}^3$) наблюдали в Верхней Волге, наименьшее ($0.1\text{--}0.2 \text{ г/м}^3$) — в Нижней Волге. В акватории всех водохранилищ обилие зоопланктона в устьевых областях притоков ($0.8\text{--}3.3 \text{ г/м}^3$) было существенно выше, чем в литорали ($0.1\text{--}2.0 \text{ г/м}^3$) и, особенно, в пелагиали ($0.1\text{--}1.4 \text{ г/м}^3$). Уменьшение биомассы сообщества вниз по течению р. Волги отмечено во всех биотопах. В многолетнем аспекте показаны различные тенденции изменения биомассы зоопланктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги. Выявлена обратная корреляция обилия сообщества с суточным притоком воды в водохранилища и прямая корреляция с ее температурой. Установлено, что при значительном дефиците кислорода ($2.5\text{--}4.5 \text{ мг/л}$ в слое до 40% столба воды над дном) на $35\text{--}40\%$ снижается обилие зоопланктона, в 5 раз уменьшается количество коловраток и вдвое — величье моллюсков, а также почти на 10% возрастает вклад Cyclopoida в численность ракообразных.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках госзадания № 121051100109-1, тема “Систематика, разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных, структура популяций и сообществ в континентальных водах”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г.* 1979. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 58.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С.* 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Волгоградское водохранилище (население, биологическое продуцирование и самоочищение). 1977. Саратов: Саратов. ун-т.
- Вольвич Л.И., Крайцова Г.В.* 1976. Современное состояние планктона Нижней Волги в пределах Волгоградской области // Рыбохозяйственное использование водоемов Волгоградской области. Волгоград: Ниж.-Волж. кн. изд-во. С. 51.
- Иваньковское водохранилище и его жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Изменения уровней водохранилищ ГЭС РусГидро. Электронный ресурс. URL: <http://www.rushydro.ru/hydrology/informer/> (обращение апрель 2023 г.)
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др.* 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea, Cladocera) северной Евразии. Т. 2. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Крайнова А.В., Мельник И.В., Васильева Е.Г.* 2022. Продукционно-экологическая характеристика зоопланктона водоемов нижней и дельтовой частей реки Волги // Вестн. Астрахан. гос. техн. ун-та. Сер: Рыбн. хоз-во. № 4. С. 39. <https://doi.org/10.24143/2073-5529-2022-4-39-46>.
- Кузьмина К.А., Кузьмина И.А., Кривина Е.С.* 2019. Оценка качества воды Волжского плеса Куйбышевского водохранилища по состоянию зоопланктона // Научно-практический журнал Водное хозяйство России. № 2. С. 90. <https://doi.org/10.35567/1999-4508-2019-2-7>
- Куйбышевское водохранилище. 1983. Л.: Наука.
- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Кутикова Л.А.* 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
- Лазарева В.И.* 2010. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Лазарева В.И.* 2012. Распространение видов рода *Diarphanosoma* (Crustacea, Cladocera) в водохранилищах Волги и Шексны: влияние факторов среды // Биология внутр. вод. № 3. С. 33.
- Лазарева В.И., Жданова С.М., Сабитова Р.З.* 2022. Расселение восточно-азиатской копеподы *Thermostocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (Crustacea, Cyclopoida) в бассейне реки Волги // Биология внутр. вод. № 2. С. 147. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010065>.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др.* 2018а. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 83(86). С. 62. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10030>
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др.* 2018б. Изменение кислородного режима водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 47. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0005>
- Литвинов А.С.* 2000. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Ярослав. гос. техн. ун-т.
- Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Филинова Е.И.* 2005. Гидробиологическая оценка качества воды Волгоградского водохранилища в зоне влияния промышленного центра // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Рыбинский дом печати. С. 200.
- Малинина Ю.А., Джаяни Е.А., Филинова Е.И. и др.* 2016. Оценка темпов многолетних изменений качественных и количественных параметров экосистемы Саратовского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. Всерос. конф. Казань: Гос. ин-т речн. рыб. хоз-ва. С. 618.
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Макарова О.С.* 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017, 2018 гг.) // Биология внутр. вод. № 2. С. 205. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020102>.
- Минеева Н.М., Семадени И.В., Соловьева В.В., Макарова О.С.* 2022. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2019, 2020 гг.) // Биология внутр. вод. № 4. С. 367. <https://doi.org/10.31857/S0320965222040210>.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А.* 1976. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука. С. 67.
- Мухортова О.В.* 2018. Зоопланктон Куйбышевского водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек — 6: Матер. междунар. конф., приуроченной к 35-летию Института экологии Волжского бассейна РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции (15–19 октября 2018 г. Тольятти). Тольятти: Анна. С. 224.

- <https://doi.org/10.24411/9999-002A-2018-10096>
- Охапкин А.Г., Шурганова Г.В., Пухнаревич Д.А. и др. 2016. О современном гидроэкологическом состоянии зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища // Приволжский науч. журн. № 1(37). С. 104.
- Песенко Ю.А. 1982. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука.
- Подшивалина В.Н. 2021. Особенности распределения зоопланктона в зоне влияния притоков водохранилищ Средней Волги // Биология внутр. вод. № 5. С. 472.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221050156>.
- Попов А.И. 2006. Зоопланктон Саратовского водохранилища: общие сведения и роль биоинвазийных видов // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 8. № 1. С. 263.
- Попов А.И., Мухортова О.В. 2016. Пелагический и литоральный зоопланктон Саратовского водохранилища: видовой состав, биологические инвазии, особенности формирования фауны. Тольятти: Кассандра.
- Ривьер И.К. 2007. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 242.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л.: Наука.
- Степаньянц С.Д., Хлебович В.В., Алексеев В.Р. и др. 2015. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 2. СПб.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Столбунова В.Н. 1999. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. № 1–3. С. 92.
- Столбунова В.Н. 2007. Зоопланктон Ивановского и Угличского водохранилищ в летний период 2003–2004 гг. // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 337.
- Столбунова В.Н. 2009. Пелагические Cladocera в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 41.
- Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. 2018. М.: Российская академия наук.
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Тюлин Д.Ю. 2019. Состояние кормовой базы средней зоны Волгоградского водохранилища и ее влияние на воспроизводство рыб: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: Астрахан. гос. техн. ун-т. 19 с.
- Шурганова Г.В. 2007. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород: Нижегород. гос. ун-т. 395 с.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е. и др. 2017. Особенности видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона верхнего бьефа Нижегородской ГЭС, зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища и устьевой области реки Оки // Вестн. Волжск. гос. академии водного транспорта. № 53. С. 116.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е. 2022. Динамика сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища // Матер. IV-й Всерос. конф. с междунар. участием “Актуальные проблемы планктонологии”. Калининград: Калин. гос. тех. ун-т. С. 74.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. 2003. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжск. экол. журн. № 3. С. 297.
- Lazareva V.I. 2019. Spreading of alien zooplankton species of Ponto-Caspian origin in the reservoirs of the Volga and Kama rivers // Rus. J. Biol. Invasions. V. 10. № 4. P. 328.
<https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Lazareva V.I., Mineeva N.M., Zhdanova S.M. 2014. Spatial distribution of plankton from the upper and Middle Volga reservoirs in years with different thermal conditions // Biol. Bull. V. 41. № 10. P. 869.
<https://doi.org/10.1134/S1062359014100070>
- Mineeva N., Lazareva V., Litvinov A. et al. 2022. Volga River Basin // Rivers of Europe. Amsterdam: Elsevier. P. 27.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-102612-0.00002-x>.
- Mineeva N.M., Lazareva V.I., Poddubny S.A. et al. 2024. Structure and functioning of plankton communities of the Rybinsky Reservoir under the conditions of climate change // Inland Water Biol. V. 17. № 1. P. <https://doi.org/10.1134/S1995082924010127>
- Ruttner-Kolisko A. 1977. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. Bd 8. P. 71.
- Slyn'ko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. 2002. Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Alien species in European waters. Dordrecht: Kluwer Publ. P. 339.
- Shurганова Г.В., Zhikharev V.S., Gavrilko D.E. et al. 2019. Zooplankton communities of the Middle River part of the Cheboksary Reservoir and factors influencing their species structure // Povolzhskiy J. Ecol. № 3. P. 384.
<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-3-384-395>
- Wilke T., Ahlrichs W.H., Bininda-Emonds O.R.P. 2018. A comprehensive and integrative re-description of *Synchaeta oblonga* and its relationship to *Synchaeta tremula*, *Synchaeta rufina* and *Synchaeta littoralis*.
- Zhikharev V., Vodeneeva E., Kudrin I. et al. 2022. The Species structure of plankton communities as a response to changes in the trophic gradient of the mouth areas of large tributaries to a Lowland Reservoir // Water. V. 15. P. 74.
<https://doi.org/10.3390/w15010074>

Zooplankton of Volga River Reservoirs: Structure, Abundance and Dynamics

V. I. Lazareva^{1,*}, S. M. Zhdanova¹, R. Z. Sabitova¹, E. A. Sokolova¹

¹*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

The taxonomic structure and spatial distribution of the late-summer zooplankton in the Volga River from the upper Ivankovo reservoir to Volga Delta near Astrakhan during the period 2020–2021 were studied. Zooplankton biomass in the most of the Volga reservoirs was dominated by cladoceran *Daphnia galeata* and copepod *Mesocyclops leuckarti* (up to 45–84%). However different dominant species were observed in the Volgograd reservoir. Cladocerans *Chydorus sphaericus* and *Bosmina* cf. *longispina* formed there up to 43% of the total zooplankton biomass. Rotifers and Ponto-Caspian copepod *Heteroscope caspian* are dominated in the Volga River below the dam of the Volzhskaya hydropower plant (56% and 18% of the total zooplankton biomass respectively). Among the invasive species, most abundant are East Asian copepod *Thermocyclops taihokuensis* (up to 230 thsd. ind./m³ and locally >90% of the total biomass) and North American copepod *Acanthocyclops americanus* (up to 86 thsd. ind./m³ and >35% of the total biomass). The maximum abundance of the zooplankton (0.8–1.6 g/m³) was observed in the Upper Volga reservoirs while the minimum abundance (0.1–0.2 g/m³) – in the Lower Volga. The maximum abundance of zooplankton (0.8–3.3 g/m³) was recorded in the mouth areas of the reservoir tributaries, while the minimum abundance (0.1–1.4 g/m³) – in the pelagic zone of the reservoirs. A decrease in the zooplankton community biomass from Upper to Lower Volga was observed in all biotopes. A negative correlation between the community abundance and daily water inflow into the reservoirs and a positive correlation between the community abundance and water temperature were revealed. Long-term variations in zooplankton biomass and their relationship with water body trophic state, thermal and oxygen regimes were discussed.

Keywords: Volga River, reservoir, zooplankton, structure, abundance, dynamics, invasive species

УДК574.52

СОСТОЯНИЕ ЗООПЛАНКТОНА В ОЗЕРАХ БЕЛАРУСИ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ КЛИМАТА

© 2024 г. В. В. Вежновец^{а, *}

^аГосударственное научно-практическое объединение “Научно-практический центр
Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам”, Минск, Республика Беларусь

*e-mail: vezhn47@mail.ru

Поступила в редакцию 04.04.2023 г.

После доработки 13.09.2023 г.

Принята к публикации 26.09.2023 г.

Проанализированы многолетние (за >35-летний период) данные по зоопланктону мезотрофных озер Беларуси для определения способов оценки влияния климатических изменений. Показаны возможности применения параметров зоопланктонных сообществ для регистрации изменений климата. Установлено, что изменения численности холодолюбивых видов могут быть использованы для регистрации последствий повышения температуры.

Ключевые слова: зоопланктон, озера, численность, температура, изменение климата, условия обитания

DOI: 10.31857/S0320965224010141 EDN: yznnsd

ВВЕДЕНИЕ

Внимание на повышение температуры поверхностных вод (тепловое загрязнение) обращали давно (Мордухай-Болтовской, 1975), когда начали использовать водные объекты в качестве водоемов-охладителей ТЭЦ и АЭ. Для прогноза изменений под влиянием климата и потепления полученные данные для водоемов-охладителей экстраполировали на водоемы с естественным температурным режимом (Безносков, Суздалева, 2004). Считается, что повышение температуры изменяет скорость биологического круговорота в водных экосистемах за счет интенсификации биологических процессов, что ведет к повышению их продуктивности и термическому эвтрофированию (Веригин, 1977). Под воздействием климатического фактора происходят значительные перестройки в экосистемах, изменение путей трансформации вещества и энергии, снижение качества воды и биоразнообразия (De Stasio et al., 1996).

Кроме сравнения подогреваемых и естественных зон водоемов, биологические последствия изменения температурного режима водоемов, обусловленные потеплением климата, изучают путем анализа многолетних данных о состоянии естественных водоемов (Фефилова и др. 2014).

Однако методология оценки влияния климата и потепления на малые континентальные водоемы в настоящее время находится на начальной стадии развития (Безносков, Суздалева, 2004).

Цель работы — проанализировать изменения характеристик зоопланктона и его массовых популяций по многолетним данным и оценить возможности их использования для определения влияния климатического фактора.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

К настоящему времени имеются собственные материалы многолетних исследований зоопланктона для 13 озер Беларуси. На большинстве из них были периодические или неоднократные сборы с 1980-х гг. Ежегодные наблюдения длительностью ≥ 10 лет проведены на шести озерах. В основу легли данные по озерам Южный Волос и Северный Волос, где периодические наблюдения были с 1973 г., а полноценные ежегодные сборы проводили с 1985 г. по настоящее время. В сравнительных целях использовали материалы по двум другим мезотрофным озерам Беларуси — оз. Ричи и оз. Сита. До 2010 г. эти озера исследовали трижды, после — ежегодно. Использовали только материалы, полученные в период последней декады июля и первой декады августа, когда поверхностная температура воды была максимальной.

Сокращения: ЗНЖ — зона нормальной жизнедеятельности, N — численность, t — температура, O_2 — содержание кислорода.

Пробы зоопланктона собирали количественной замыкающей планктонной сетью Джеди с ячейей фильтрующего конуса ~100 мкм. Все сборы проведены в летнюю межень на станциях с максимальной глубиной послойно через пять метров, от поверхности до дна.

Температуру и содержание кислорода измеряли термометром HANNA HI 76407/20 (Германия) с помощью глубоководного датчика, прозрачность — белым диском Секки. Камеральную обработку проводили под бинокулярным микроскопом в камере Богорова, уточнение морфологических особенностей — с помощью микроскопа Leica MD 1000 (Германия). Для таксономической идентификации животных использовали работы (Кутикова, 1970; Монченко, 1974; Определитель..., 2010) и др. Численность зоопланктона рассчитывали по средней величине в столбе воды, в экз./м³.

Изученные озера димиктические, с максимальной глубиной 28.5–51.9 м, летней термической стратификацией, разной насыщенностью кислородом гипolimниона и разной прозрачностью воды (табл. 1). Озера расположены в Браславском районе Витебской обл. Беларуси.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Температура. Все изученные озера термически стратифицированы и в летнее время имеют три хорошо обособленные зоны в столбе воды: эпилимнион, металимнион и гипolimнион (рис. 1). В течение длительного времени наблюдений такое расслоение водной толщи не менялось.

Температура в поверхностном слое была чуть больше 20°C и фактически совпадала во всех исследованных озерах. В придонных слоях воды разница большая: минимальные значения (5.5°C) наблюдали в оз. Южный Волос, максимальные — 7.3°C у дна оз. Северный Волос. Как правило, более низкая температура была в более глубоких водоемах. В гипolimнионе эти величины также были стабильными и характерными для этих озер в течение продолжительного периода времени. Из особенностей распределения температуры следует указать, что металимнион четче выражен в более глубоких озерах.

Самые долговременные ряды изменения температуры получены для озер Южный Волос и Северный Волос. На рис. 2а показаны величины поверхностной температуры только для оз. Южный Волос, но учитывая, что озера соединяются между собой протокой, полученные данные можно экстраполировать и на оз. Северный Волос.

За почти сорокалетний период изучения при межгодовых колебаниях самая низкая температура (17.5°C) была отмечена в 1990 г., самая высокая (28.6°C) — в 2010 г. Наблюдается тенденция повышения температуры. Если разбить исследуемый период на десятилетия и рассчитать для них среднюю температуру, то в оз. Волос с 1983 г. по 1993 г. она достигает 19.9°C, с 1994 г. по 2004 г. — 22.3, с 2005 г. по 2014 г. — 22.8, с 2015 по 2022 г. — 22.4°C. Таким образом, средняя величина температуры за время наблюдений поднялась приблизительно на два градуса, но в последние восемь лет происходило не только снижение темпов роста поверхностной температуры, но даже некоторое снижение, вероятнее всего, из-за межгодовых колебаний.

Температура в гипolimнионе летом в этих озерах оставалась почти постоянной, диапазон межгодовых изменений не превышал 2°C.

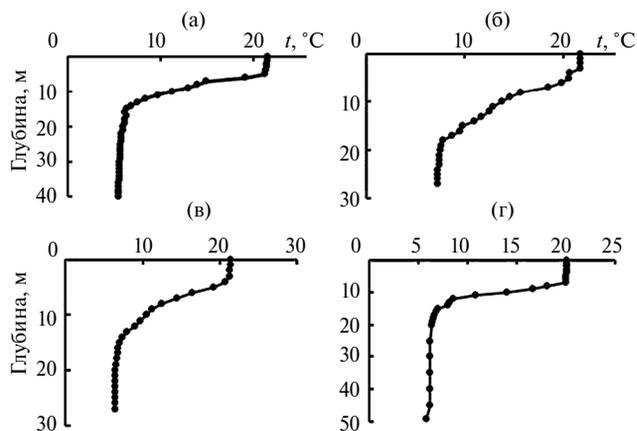


Рис. 1. Вертикальное изменение температуры (t , °C) в исследованных озерах: а — Южный Волос (22.07.2020 г.); б — Северный Волос (21.07.2020 г.); в — Сита (23.07.2020 г.); г — Ричи (24.7.2020 г.).

Таблица 1. Краткая характеристика изученных озер Беларуси (Иванов–Смоленский, 2013)

Озеро	Длина, км	Мах. ширина, км	Мах. глубина, м	Координаты	
				с.ш.	в.д.
Ю. Волос	2.50	0.70	40.4	55.731373°	27.137375°
С. Волос	3.56	2.50	29.2	55.756066°	27.123986°
Ричи	6.27	3.73	51.9	55.701535°	26.715046°
Сита	3.80	0.79	28.5	55.672466°	26.795650°

Примечание. Ю. Волос — Южный Волос, С. Волос — Северный Волос.

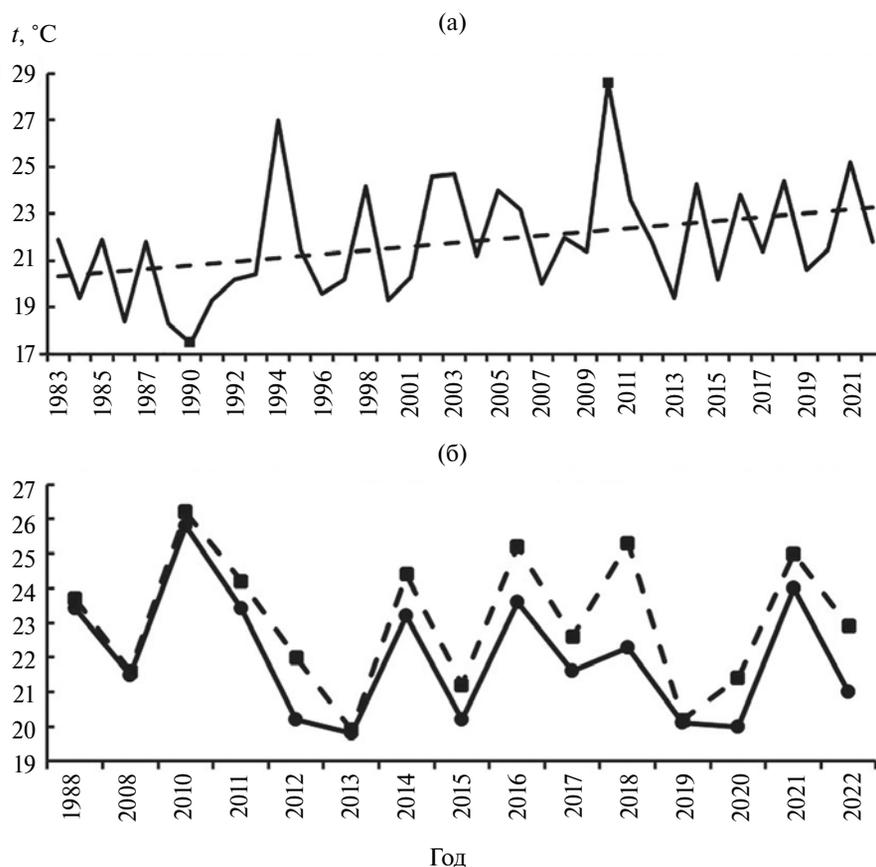


Рис. 2. Изменение поверхностной температуры (t , °C) в озерах Южный Волос (а), Ричи (б) и Сита (б) по многолетним данным.

Долговременные ряды по температуре получены для трансграничных озер Ричи и Сита (Латвия) ежегодно, начиная с 2008 г. Ход изменения температуры в течение этого периода многолетних наблюдений представлен на рис. 2б.

В оз. Ричи максимальные значения температуры у поверхности (25.8°C) были 28 июля 2010 г., минимальные (19.8°C) – 25 июля 2013 г., средние значения за этот период – 22.0°C. В оз. Сита максимальные значения температуры (26.2°C) в поверхностном слое были тоже в 2010 г., минимальные (19.9°C) – в 2013 г., при средних значениях 23.0°C. В обоих озерах изменения температуры у поверхности проходили синхронно. Согласно тренду за этот период исследований поверхностная температура при межгодовых колебаниях в обоих озерах оставалась фактически постоянной, даже с некоторым снижением, что объясняется высокой температурой в 2010 г., в начале этого периода наблюдений. Придонная температура была более стабильна – при изменениях от 4.1°C в 2012 г. до 6.4°C в 2015 г. Средние значения для изученного периода в оз. Сита были 5.4°C. Наблюдаемые колебания температуры в гипolimнионе оз. Ричи немного выше – 4.8–7.0°C при

средней за этот период 6.2°C. Зависимость придонной температуры от поверхностной не выявлена, коэффициент корреляции был 0.15.

Таким образом, несмотря на колебания приповерхностной температуры, у дна димиктических озер температурный режим остается постоянным и не зависит от колебаний у поверхности. За 15 лет наблюдений (с 2008 г. по настоящее время) повышения температуры в изученных озерах не обнаружено. Единственное достоверное повышение температуры (>25°C) было зафиксировано летом 2010 г. Это повышение формировало тенденцию к постоянству и снижению температуры за этот период. Однако при увеличении сроков наблюдений обнаруживается явная тенденция возрастания поверхностной температуры, что подтверждается данными повышения средних значений поверхностной температуры за последние три десятилетия в озерах Беларуси (Кирвель, 2011; Логинов, 2012). Таким образом, только долговременные ряды наблюдений показывают изменения климата, которые проявляются через увеличение температуры в поверхностных слоях воды озер.

Содержание кислорода, в отличие от температуры в толще воды этих озер, значительно различалось (рис. 3). Эпилимнион всех озер был насыщен кислородом, и в пределах этой зоны изменение в концентрации зависело только от температуры и перемешивания.

В металимнионе наблюдали разные и даже противоположные изменения содержания кислорода. В озерах Южный Волос и Северный Волос в этой зоне фиксировали рост концентрации O_2 или металимниальный максимум, в озерах Сита и Ричи, наоборот, — минимум. В гипolimнионе во всех озерах концентрация O_2 ко дну снижалась, при этом в оз. Сита наблюдался дефицит O_2 , а в оз. Северный Волос — его отсутствие. При многолетних наблюдениях концентрация кислорода в гипolimнионе оставалась относительно постоянной в озерах Южный Волос и Ричи, в озерах Северный Волос и Сита изменения концентрации O_2 в гипolimнионе были значительны. В оз. Северный Волос содержание O_2 ежегодно снижалось до нуля.

В гипolimнионе оз. Сита в зависимости от года исследований складывались самые различные ситуации. Если учитывать, что концентрация кислорода < 2 мг/л неблагоприятна для развития планктонных организмов и вычесть из всего столба воды глубины, где она встречается, то в оз. Сита имелись резкие межгодовые колебания так называемой “зоны нормальной жизнедеятельности” с достаточным количеством кислорода (рис. 4).

Ранее показано (Vezhnovets, 2018), что если соотносить эту зону с поверхностной температурой, то в годы ее повышения концентрация кислорода снижается и зона становится уже, что создает неблагоприятные условия для всего зоопланктона и некоторых его популяций. Поскольку для холодолюбивой фауны высокая температура у поверхности — ограничивающий фактор, то в годы с высокой температурой их пространственная ниша резко сокращается.

Прозрачность воды может служить показателем уровня трофности водоема. Известно, что с ростом температуры прозрачность падает (Шабурова, Шевелева, 2014). В водоемах идут естественные процессы эвтрофирования, которые обычно сопровождаются снижением прозрачности. Повышение температуры через интенсификацию процессов продуцирования должно ускорять эвтрофикацию.

В исследованный период средняя величина глубины прозрачности в оз. Южный Волос была 6.7 м, в оз. Северный Волос — 6.0 м. Многолетние тренды показывали рост прозрачности в оз. Южный Волос и ее снижение в оз. Северный Волос. Следует отметить, что до 2005 г. величины прозрачности были близки в обоих озерах и нередко воды Северного плеса оказывались прозрачнее (рис. 5а). Начиная с 2006 г., прозрачность в оз. Южный Волос при ежегодных наблюдениях была всегда выше.

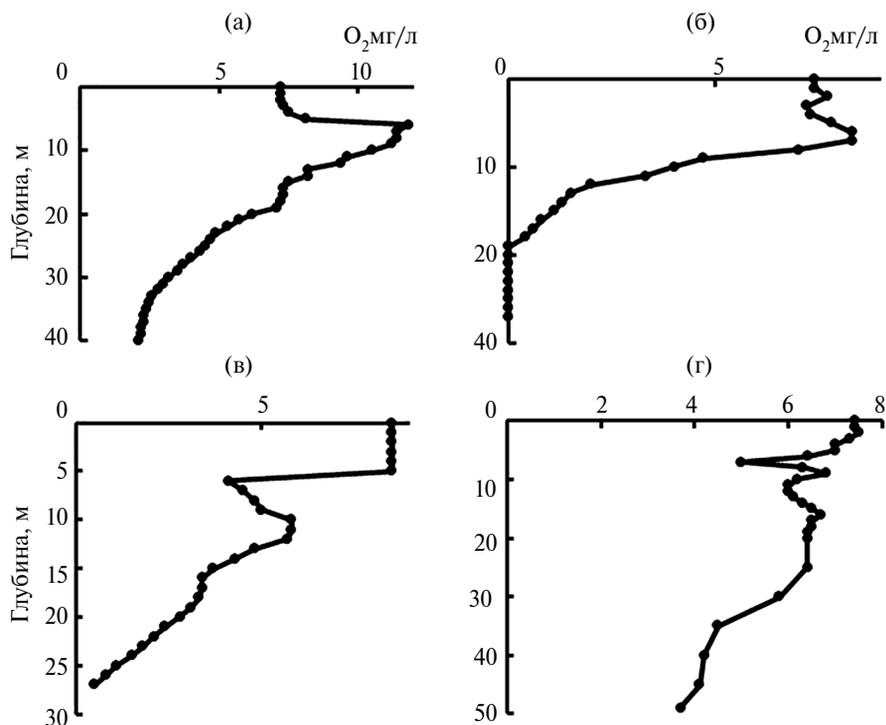


Рис. 3. Вертикальное изменение концентрации кислорода (O_2 , мг/л) в толще воды изученных озер: а — Южный Волос; б — Северный Волос; в — Сита; г — Ричи.

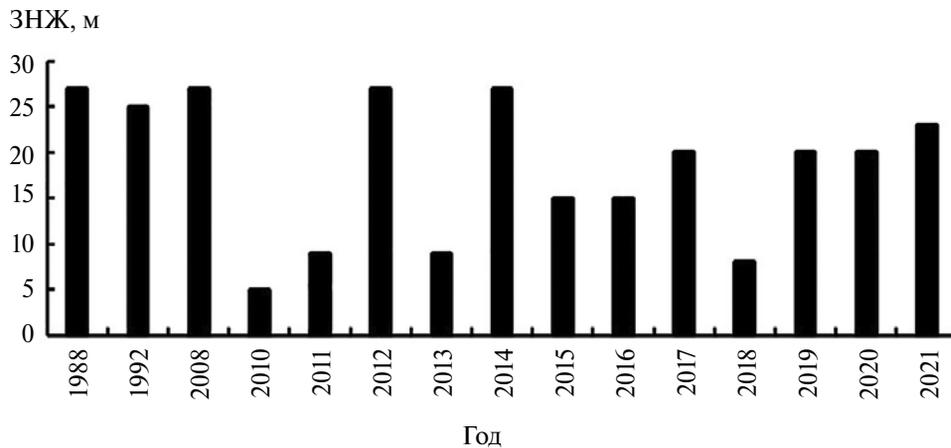


Рис. 4. Зона нормальной жизнедеятельности (ЗНЖ) в вертикальном столбе воды оз. Сита.

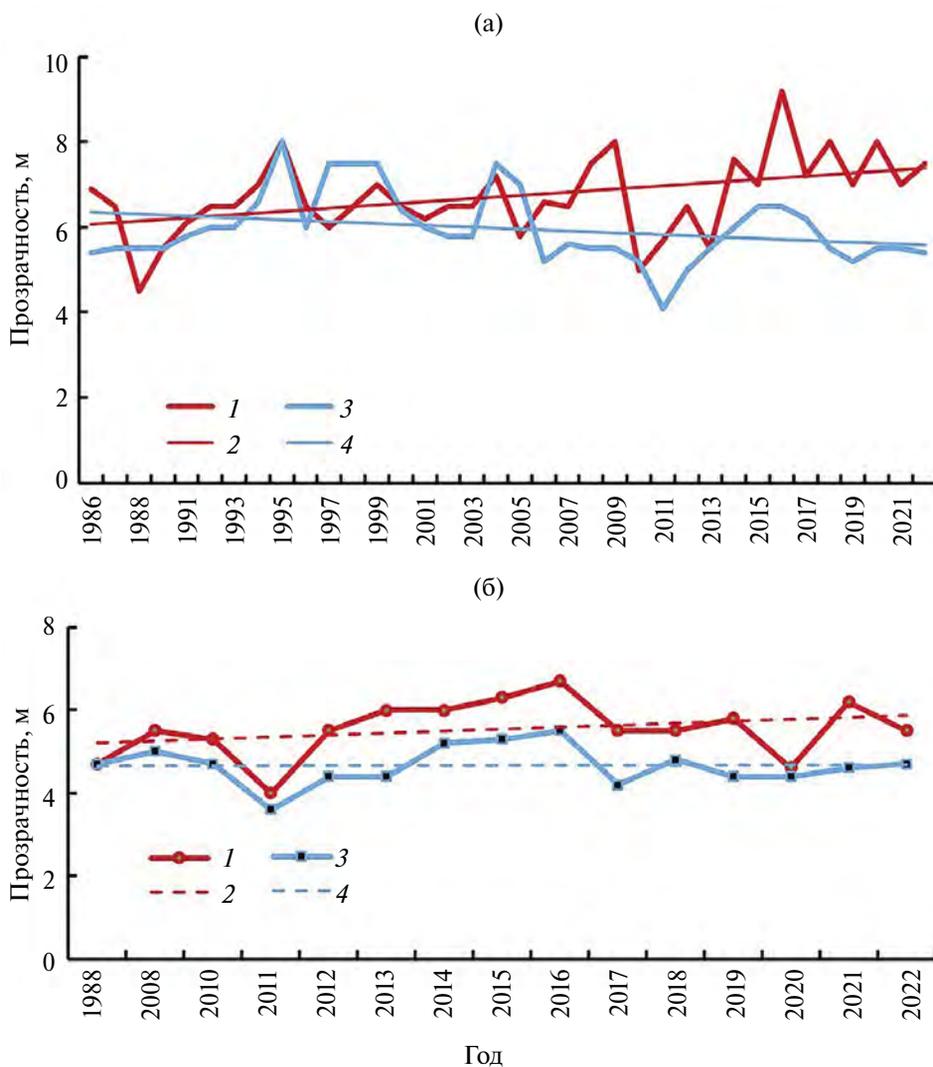


Рис. 5. Изменение глубины прозрачности (м) в озерах: а — Южный Волос (1, 2) и Северный Волос (3, 4); б — Ричи (1, 2) и Сита (3, 4). 1, 3 — изменение по годам; 2, 4 — линии тренда.

Многолетняя динамика величины прозрачности воды показывала постепенное снижение трофности в оз. Южный Волос и увеличение — в оз. Северный Волос.

В озерах Ричи и Сита прозрачность за меньший период наблюдений изменялась почти синхронно (рис. 5б). Более прозрачными были воды оз. Ричи при средней величине 5.5 м, в оз. Сита этот показатель был 4.7 м. Согласно линии тренда в оз. Ричи, прозрачность, как и в оз. Южный Волос, несколько повышается, а в оз. Сита остается постоянной.

Следует отметить, что аналогичные изменения прозрачности зарегистрированы и в других озерах Беларуси, где проводятся многолетние наблюдения. Это связывают с колонизацией озер инвазивным видом моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), которые относятся к активным фильтраторам и оказывают значительное трансформирующее воздействие на экосистемы, в первую очередь, ускоряя процессы осаждения органического вещества. Этот процесс назвали *бентификация* (Mayer et al., 2014). Считается, что вследствие бентификации уменьшается содержание органического вещества в толще воды и соответственно происходит рост прозрачности. В нашем случае увеличение прозрачности наблюдается в озерах с достаточным содержанием кислорода в глубоких слоях воды (озера Южный Волос и Ричи). В озерах, где постоянно или периодически наблюдается дефицит кислорода (озера Северный Волос и Сита), возможно, нет таких благоприятных условий для развития этого моллюска, и его фильтрационные возможности реализуются не в такой степени, чтобы повлиять на процессы трансформации органического вещества.

В целом для исследованных озер величина прозрачности не коррелирует с поверхностной температурой, лишь в 2010 г. с аномально высокой температурой некоторое понижение прозрачности наблюдалось почти

во всех озерах и сохранялось в последующий 2011 г. (рис. 5).

Таксономическую структуру за длительный период можно проследить в озерах Северный и Южный Волос. Для примера, на рис. 6 показаны изменения в видовом богатстве пелагического зоопланктона оз. Южный Волос. Среднее значение за период наблюдений (с 1985 по 2021 г.) — 33 таксона, определенных до вида. Количество видов изменялось от 22 в 1996 г. до 42 в 1994 г. Самый большой размах колебаний видового богатства был в 90-е годы XX в. Исходя из представленных данных (рис. 6), наблюдалась слабая тенденция к снижению числа видов в пелагиали. Такие изменения в сторону уменьшения количества видов могут свидетельствовать об идущих процессах эвтрофирования, однако, это противоречит данным по прозрачности. Детальный анализ показал, что в последние годы из коловраток перестали регистрироваться или начали встречаться реже следующие виды: *Chromogaster ovalis* (Bergental, 1892), *Conochilloides natans* (Seligo, 1900), *Gastropus stylifer* Imhof, 1891, *Ploesoma truncatum* (Levander, 1894).

Несмотря на межгодовые колебания, видовой состав ракообразных оставался относительно постоянным и только “случайные” виды из литорали или побережья могли изменять межгодовые значения видового богатства. Из ранее встречавшихся видов дафний необходимо отметить выпадение в последние годы из состава фауны *Daphnia longiremis* Sars, 1862.

В целом анализ таксономической структуры пелагического планктона за более чем 35-летний период ежегодных наблюдений показал его значительную межгодовую вариабельность, которая происходила за счет всех составляющих зоопланктон групп. Самые значительные колебания в видовом составе происходили в 90-е годы XX века. Видовое богатство пелагического планктона имеет тенденцию к снижению, в основном, за счет некоторых видов коловраток.

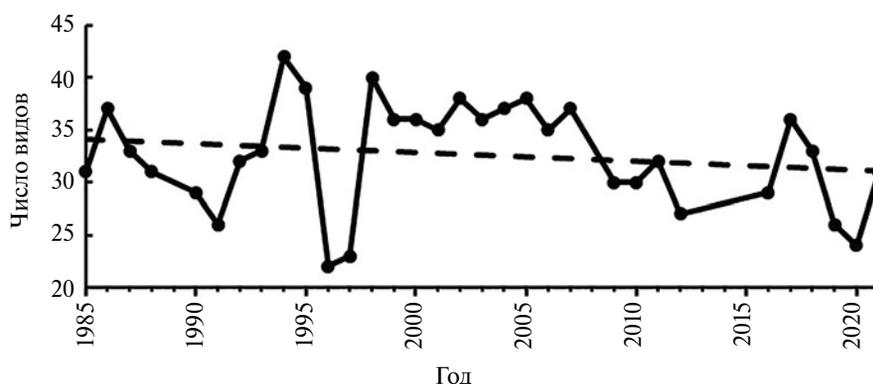


Рис. 6. Изменение видового богатства в пелагическом зоопланктоне оз. Южный Волос при многолетних наблюдениях.

Общая численность зоопланктона по имеющимся данным в оз. Южный Волос постепенно снижалась (рис. 7а), о чем свидетельствует тренд изменения этого показателя, начиная с 1985 г. Средняя численность зоопланктона за этот промежуток времени была 48.3 тыс. экз./м³. Согласно анализируемым данным на примере этого озера можно наблюдать процесс деэвтрофикации, о причинах которого сказано выше.

Для соседнего оз. Северный Волос изменение численности пелагического зоопланктона за исследованный период приведено на рис. 7б. Средняя численность была 94.0 тыс. экз./м³. Минимальные значения этого показателя (48 тыс. экз./м³) отмечали в 1990 г., следующий минимум численности (60 тыс. экз./м³) был в 1997 г. В последние годы наблюдений также регистрировали значения ниже средней величины,

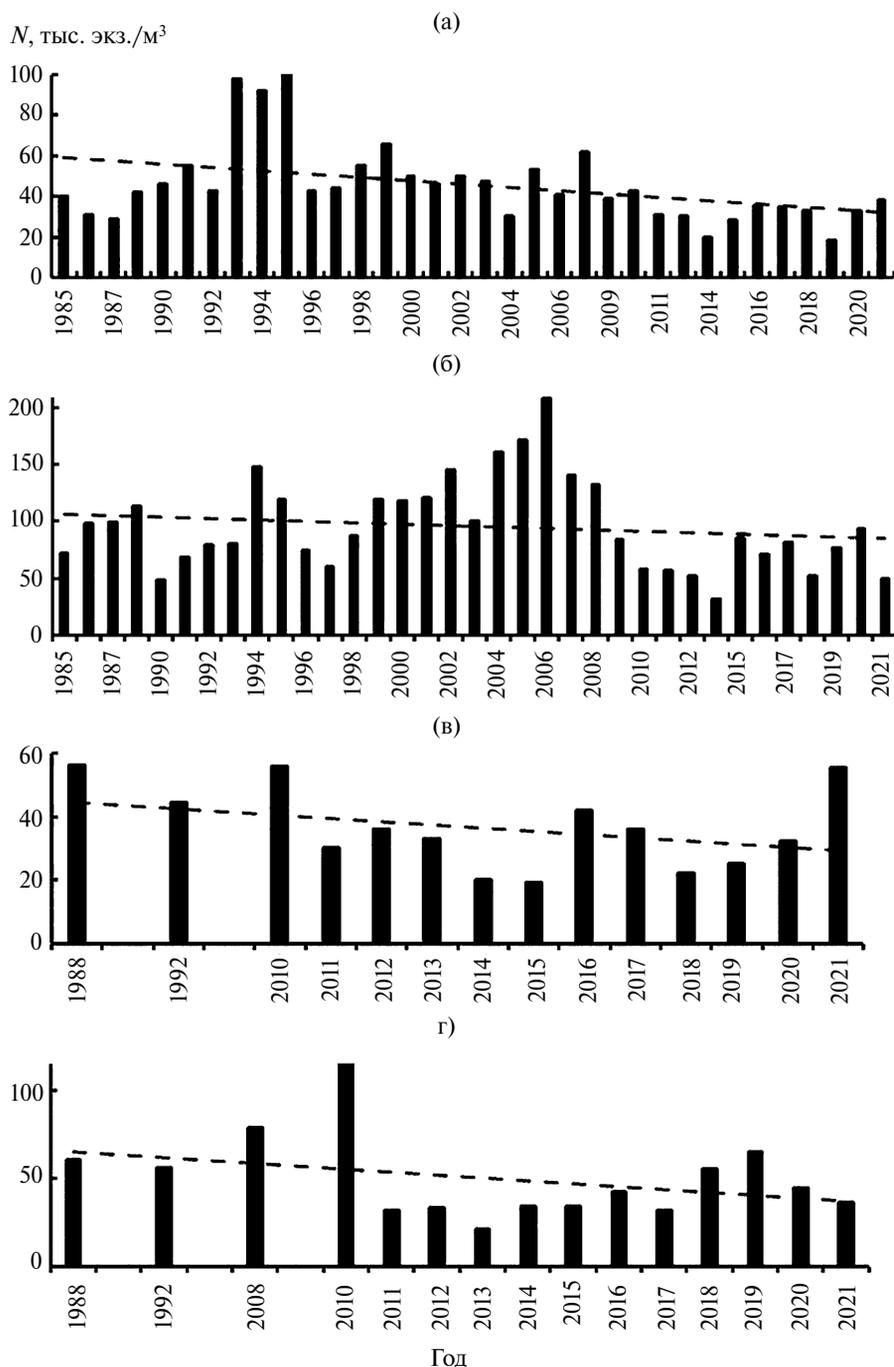


Рис. 7. Изменение общей численности зоопланктона (N , тыс. экз./м³) по многолетним данным: а — оз. Южный Волос; б — оз. Северный Волос; в — оз. Ричи; г — оз. Сита.

особенно в 2010 г. и 2011 г. За это время зафиксировано четыре максимума плотности зоопланктона: в 1988 г. — 114 тыс. экз./м³, 1994 г. — 148, 2002 г. — 146, 2006 г. — 208. Линия тренда, в отличие от соседнего водоема, показывает постоянство общей численности в многолетнем плане.

По сравнению с оз. Южный Волос, численность была в два раза больше, а ее межгодовые колебания более значительны. Это свидетельствует о более высокой трофности оз. Северный Волос. Одна из возможных причин роста трофности оз. Северный Волос — антропогенное воздействие двух рекреационных объектов, функционирующих на его берегу.

Таким образом, для обоих озер на фоне межгодовых колебаний не наблюдается резкого изменения численности. Несмотря на соединительный протокой, озера Южный и Северный Волос значительно отличаются по величине общей численности зоопланктона. В годы с максимальными температурными условиями (2010 г.) только в оз. Северный Волос наблюдали снижение, которое сохранялось в четыре последующие годы.

Тренды снижения общей численности зоопланктона зарегистрированы и в озерах Ричи и Сита (рис. 7в, 7г). В этих озерах в самый теплый год было явное повышение численности с резким снижением в последующие годы наблюдений. Особенно ярко это проявилось в оз. Сита, где в 2011 г. численность снизилась в 3.6 раза.

Если предположить, что повышение температуры должно стимулировать развитие теплолюбивых видов и, наоборот, угнетать популяции холодолюбивых, целесообразно рассмотреть изменение численности их популяций во временном аспекте. Разделение по термопреферендуму сделано нами на основе вертикального расположения популяций в термически стратифициро-

ванном столбе воды (Вежновец, Журавлев, 2022). В эпилимнионе обитали теплолюбивые виды, в гиполимнионе — холодолюбивые, для некоторых популяций было сложно определить их отношение к температуре.

К теплолюбивым видам отнесены эпилимниальные копеподы *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops oithonoides* Sars, 1863 и *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888). Однако, если для холодноводного *Limnocalanus macrurus* Sars, 1863 известно, что он моноциклический и имеет одну генерацию в году, то для перечисленных выше видов нет сведений о циклах развития, и для них возможны колебания плотности в течение года за счет размножения. Поэтому в качестве теплолюбивых видов мы рассматривали ветвистоусых ракообразных, которые размножаются партеногенетически в течение летнего периода, имеют достаточную численность и располагаются в теплых прогреваемых слоях эпилимниона. К таким видам в исследованных озерах относятся почти все виды рода *Daphnia*, некоторые представители рода *Bosmina* и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848). Наиболее распространена среди дафний *Daphnia cucullata* Sars, 1862 — легко определяемый вид, в течение лета постоянно встречающийся в пелагическом планктоне. Вместе с этим видом постоянно присутствует и *Diaphanosoma brachyurum*.

Многолетние данные по численности для этих видов в столбе воды наиболее изученного оз. Южный Волос приведены на рис. 8. Для дафний зарегистрированы значительные межгодовые незакономерные колебания плотности при средних значениях 1002 экз./м³. Линия тренда указывает на постепенное снижение их численности за промежуток времени >35 лет. У другого анализируемого теплолюбивого вида *Diaphanosoma*

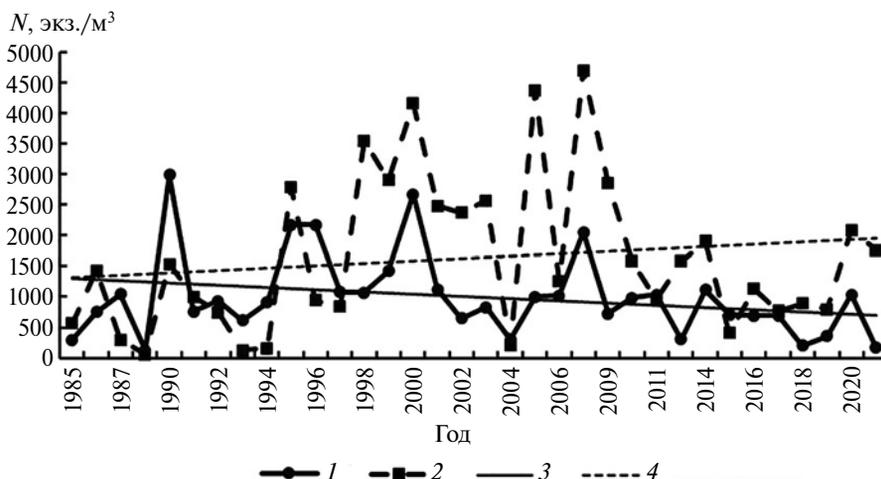


Рис. 8. Многолетняя динамика численности (N , экз./м³) *Daphnia cucullata* (1, 3) и *Diaphanosoma brachyurum* (2, 4) в оз. Южный Волос.

brachyurum на фоне значительных колебаний плотности наблюдается явный рост численности за этот же период. Такие разные тенденции динамики численности близких по спектру питания видов возможны за счет конкуренции. В 2010 г. при повышенной температуре численность обоих видов существенно не изменялась, что не позволяет использовать их популяции в качестве индикаторов при повышении температуры.

В качестве холодолюбивого вида приведен *Limnocalanus macrurus*. В оз. Южный Волос при почти ежегодных наблюдениях средняя численность его в столбе воды на станциях с максимальной глубиной была 1265 экз./м³, основные значительные колебания плотности отмечены в 1980-е годы — от 81 экз./м³ в 1985 г. до 2493 экз./м³ в 1987 г. (рис. 9а). Последние годы изменения менее значительны — от 619 в 2009 г. до 2616 экз./м³ в теплом 2010 г. В долговременном ряду наблюдался тренд роста численности. Реакции снижением численности на теплый 2010 г. у холодноводного *L. macrurus* в этом озере не обнаружено. Вероятно, это связано с высокой степенью устойчивости экосистемы оз. Южный Волос к такому воздействию. Температура у поверхности была максимальной и достигала 28.6 °С — абсолютный рекорд для этого озера за весь период наблюдений. Тем не менее, при такой температуре сохранился металимниальный рост концентрации кислорода, а придонные значения оставались на уровне многолетних — 4 мг/л, что позволяло *L. macrurus* успешно существовать в непрогрываемом гипolimнионе.

В оз. Северный Волос средняя численность этого реликтового вида не превышала 11 экз./м³, в некоторые годы он не встречался в планктоне. Как и в оз. Южный Волос, в теплом 2010 г. наблюдали максимум численности (рис. 9б). Низкая плотность была вызвана отсутствием или малым количеством кислорода в гипolimнионе оз. Северный Волос, что не позволяло сформироваться здесь постоянной воспроизводимой популяции. По-видимому, живущие здесь животные — часть популяции из соседнего оз. Южный Волос, проникающие сюда во время размножения зимой и ранней весной со стоком из соседнего озера и частично сохраняющиеся в летнее время. Кроме того, при таких низких показателях численности сложно их интерпретировать и использовать для оценки влияния потепления.

В оз. Ричи при наблюдениях не обнаружено влияние теплого лета 2010 г. на популяцию реликта (рис. 9в) — средние значения численности 2221 экз./м³, межгодовые колебания — от 919 экз./м³ в 2016 г. до 5558 экз./м³ в 1992 г. Следует отметить высокое содержание кислорода в гипolimнионе озера (4–5 мг/л), что способствует нормальной жизнедеятельности этого рачка в этом водоеме. В целом, в последнее 10-летие популя-

ция не подвержена резким колебаниям плотности, а наблюдаемая отрицательная тенденция может быть связана с высокой плотностью в 1992 г.

Несмотря на рост численности, согласно линии тренда (рис. 9г), только в оз. Сита повышенная температура в 2010 г. отразилась на популяции лимнокалянуса. Средняя численность за представленные годы достигала 2962 экз./м³ при изменениях от 4 экз./м³ в 2011 г. до 7761 экз./м³ в 2018 г. В год повышенной температуры численность популяции была 2483 экз./м³ и мало отличалась от среднегодового значения, но резко снизилась (до 3 экз./м³) в последующем 2011 г. Восстановление численности популяции длилось четыре года — с 2011 г. по 2014 г., когда плотность в столбе воды достигла 1776 экз./м³. Последующий рост численности до максимума в 2018 г. возможно шел за счет компенсационных механизмов. В последний год наблюдений (2021 г.) плотность популяции приблизилась к среднегодовой. Кроме высокой поверхностной температуры в 2010 г., зарегистрировано резкое снижение концентрации кислорода в гипolimнионе до его полного исчезновения. В результате, жизненное вертикальное пространство (пространственная ниша) для этого холодолюбивого стенотерма критически уменьшилось, что детально описано в работе (Vezhnovets, 2018). Ответной реакцией на такие условия обитания было дневное вертикальное перемещение в узкий слой воды на нижней границе термоклина. Здесь доступность лимнокалянуса для планктоядных рыб значительно возрастала, что и привело к предельно низкой плотности в последующем 2011 г. Кроме этого, при таких условиях могла резко вырасти и его естественная смертность из-за отсутствия кислорода или высокой температуры.

Анализ изменения численности при многолетних наблюдениях представителя холодолюбивой фауны показывает разные тенденции в разных озерах. Реакция на повышение температуры проявляется только в годы с экстремально высокими ее значениями, превышающими 25 °С в летнюю межень, но не во всех озерах. Только в одном из изученных озер найдена хорошо выраженная реакция холодолюбивого вида на резкое потепление, схожая с влиянием повышения трофности при сочетании двух лимитирующих факторов — высокой температуры и низкого содержания кислорода в гипolimнионе. При этом наблюдаемое снижение численности было не в год экстремальных значений температуры, а в последующие годы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Одним из методов определения влияния потепления в естественных водоемах можно считать многолетние ряды наблюдения за сообществом

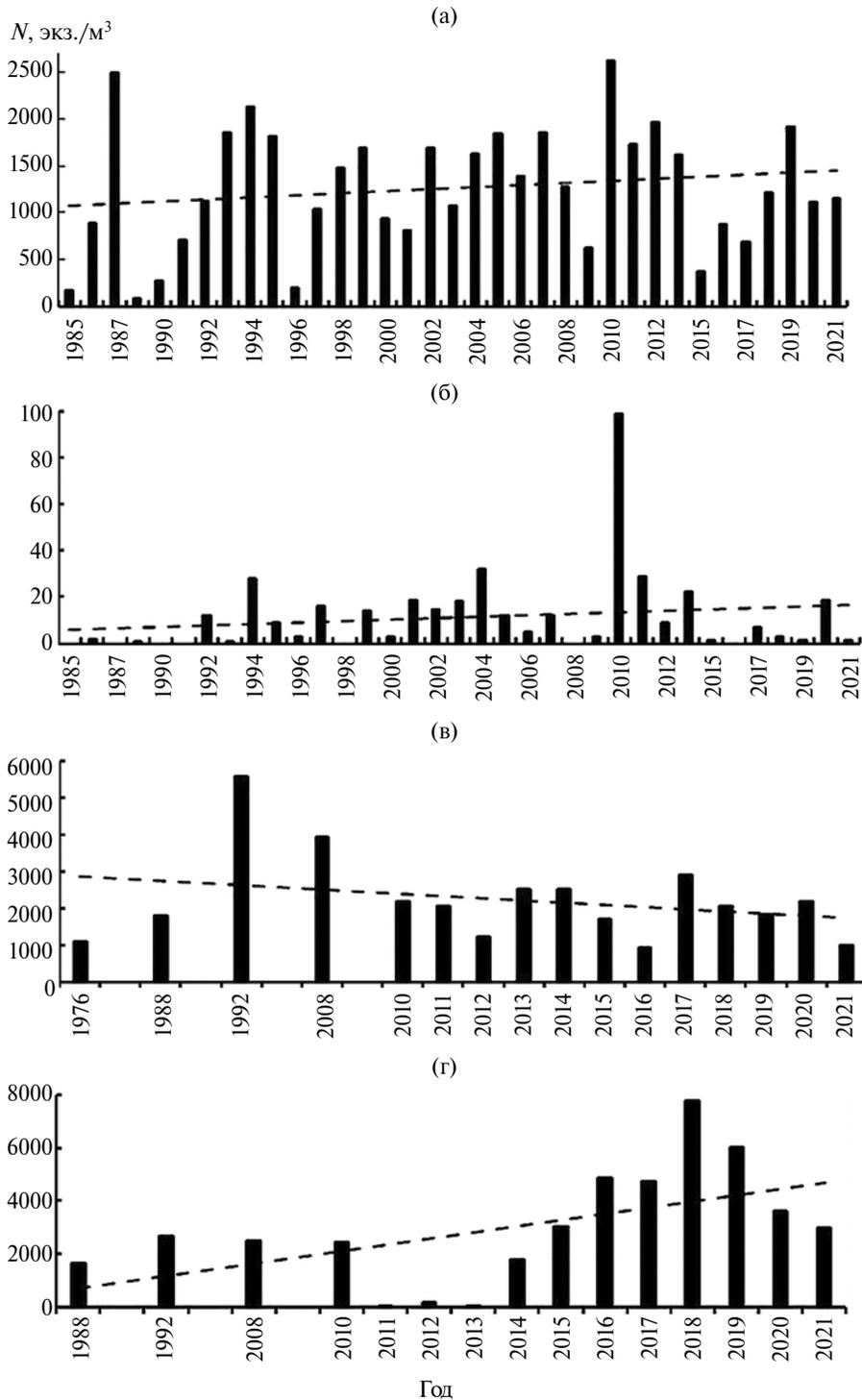


Рис. 9. Многолетняя динамика численности (N , экз./м³) *Limnocalanus macrurus* в озерах Южный Волос (а), Северный Волос (б), Ричи (в) и Сита (г).

зоопланктона. Однако при интерпретации результатов возникают трудности с установлением истинной причины наблюдающихся явлений. Из-за идущих процессов эвтрофирования, сезонных и межгодовых изменений бывает сложно вы-

делить как фактор собственно потепление климата. Влияние потепления зачастую нивелируется адаптивными возможностями водных экосистем. Величина этих возможностей может превосходить величину воздействия и тогда эффект влияния

не проявляется или остается в пределах сезонных или межгодовых изменений. Многолетние изменения таксономического разнообразия за >35-летний период ежегодных наблюдений показывают значительную межгодовую вариабельность и слабую тенденцию к снижению биоразнообразия за счет выпадения из фауны только некоторых видов коловраток. Холодолюбивые и теплолюбивые формы зоопланктона в разных озерах при одинаковых сроках синхронных наблюдений показали разные тенденции изменения плотности, что ограничивает их возможности для регистрации изменения климата или потепления. Изменения при повышении температуры схожи с эвтрофированием и проявляются через снижение концентрации кислорода в металимнионе и гиполимнионе. Однако, вместо ожидаемого роста численности зоопланктона в большинстве наблюдаемых озер идет ее понижение. Это несоответствие возможно объяснить только с позиций бентификации, причина которой — колонизация озер чужеродным моллюском *Dreissena polymorpha*. Наряду с постепенным ростом, когда температура остается в пределах границ толерантности для водных животных, в отдельные годы регистрируют значительное повышение ее в поверхностных слоях воды и достижение критических величин для водных животных средней полосы, что наблюдали в водоемах Европы в 2010 г., во время “теплой европейской волны” (Barriopedro et al., 2011). Опосредованное влияние на зоопланктон в димиктических озерах летом в такие годы может проявляться через активизацию процессов трансформации вещества и энергии в верхних слоях воды. Это приводит к интенсивному потреблению кислорода на окислительные процессы органического вещества в нижележащих горизонтах и дефициту кислорода, возникновению бескислородных зон. Создающиеся неблагоприятные условия ведут к уменьшению жизненного пространства для глубоководных пелагических видов зоопланктона и рыб (Vežhnovets, 2018). В этом случае для полноценного анализа получаемых данных необходимо иметь достаточно длинный ряд ежегодных наблюдений, охватывающий не только момент воздействия, но и предыдущий и последующий периоды. Последствия могут проявляться не только в этот год, но и после воздействия теплового фактора с лаг-эффектом в последующие годы наблюдений. При этом, наиболее уязвимы представители холодолюбивого комплекса, которые обитают в гиполимнионе и для которых существенно уменьшается пространство для нормальной жизнедеятельности или выживания из-за высокой температуры в верхних горизонтах и дефицита кислорода в гиполимнионе. Достоверно под влиянием потепления отмечено лишь резкое снижение численности холодолюбивого реликтового вида *Limnocalanus macrurus* в мезотрофном озере с недостатком кислорода в гиполимнионе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при поддержке грантов Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований Б21АРМ-006 и Б23МС-001.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Безносков В.Н., Суздалева А.Л.* 2004. Возможные изменения водной биоты в период глобального потепления климата // Вод. ресурсы. Т. 31. № 4. С. 498.
- Вежновец В.В., Журавлев М.Д.* 2022. Вертикальная структура зоопланктона в стратифицированных озерах Беларуси с разной степенью трофии // Биология внутр. вод. № 6. С. 725. <https://doi.org/10.31857/S0320965222060195>.
- Веригин Б.В.* 1977. О явлении термического эвтрофирования водоемов // Гидробиол. журн. Вып. 13(5). С. 98.
- Иванов-Смоленский В. Г.* 2013. Все озера Беларуси: справочник. Минск: РИФТУР ПРИНТ.
- Кирвель П. И.* 2011. Рост температуры воды в озерах Беларуси в условиях изменения климата // Сахаровские чтения 2011 года: экологические проблемы XXI века: Матер. 11-й Междунар. науч. конф. (Минск, 19–20 мая 2011 г.). Минск. С. 451.
- Кутикова Л.А.* 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
- Логинов В.Ф.* 2012. Радиационные факторы и доказательная база изменений климата. Минск: Бел. наука.
- Монченко В.И.* 1974. Челюстноротые циклообразные. Циклопы (Cyclopidae) // Фауна Украины. Киев: Наук. думка. Т. 27. Вып. 3.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.* 1975. Проблема влияния тепловых и атомных электростанций на гидробиологический режим водоемов // Тр. ИБВВ АН СССР. Вып. 27(30). С. 7.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Шабурова Н.И., Шевелева Н.Г.* 2014. Сукцессия зоопланктона оз. Северное (северо-западное побережье Байкала) после подледного замора // Бюл. Москов. об-ва испыт. природы. Отд. биологии. Т. 119. Вып. 1. С. 28.
- Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кононова О.Н. и др.* 2014. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах // Журн. Сибир. фед. ун-та. Биология. 3. С. 240.
- Barriopedro D., Fischer E.M., Luterbacher J. et al.* 2011. The hot summer of 2010: redrawing the temperature record map of Europe. (Trigo, R.M. and García-Herrera, R.) // Science. V. 332. Iss. 6026. P. 220.
- De Stasio B.T., Hit D.K., Kleinhans J.M. et al.* 1996. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton // Limnol., Oceanogr. V. 41. № 5. P. 1136. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.5.1136>

- Mayer C.M. et al. 2014. Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. Quagga and Zebra mussels // Biology, impact and control. Ch. 36. London: Taylor & Francis Group, P. 575.
- Vezhnovets V.V. 2018. Change of *Limnocalanus macrurus* (Copepoda, Calanoida) Population State under High Summer Temperature // Hydrobiol. J. V. 54. № 3. P. 24.

Zooplankton Condition in Lakes of Belarus under Climate Change

V. V. Vezhnovets^{1, *}

¹Scientific and Practical Centre of the National Academy of Sciences
of Belarus on Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

*e-mail: vezhn47@mail.ru

The analysis of long-term data on zooplankton of mesotrophic lakes of Belarus was carried out in order to determine ways to assess the impact of climate change. The possibilities of using the parameters of zooplankton communities to register climate change are shown. It is indicated that changes in the density of cold-loving species can be used to register the effects of temperature increase.

Keywords: zooplankton, lakes, abundance, temperature, climate change, habitat conditions

УДК 574.52

ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА ПОЙМЕННЫХ ВОДОЕМОВ СРЕДНЕЙ ОБИ

© 2024 г. Н. И. Ермолаева^{а,*}, Ю. А. Носков^{б,с}, И. В. Крицков^с

^аИнститут водных и экологических проблем Сибирского отделения
Российской академии наук, Барнаул, Россия

^бИнститут систематики и экологии животных Сибирского отделения
Российской академии наук, Новосибирск, Россия

^сТомский государственный университет, Томск, Россия

*e-mail: hope413@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2022 г.

После доработки 22.07.2023 г.

Принята к публикации 31.07.2023 г.

Исследован зоопланктон пойменных водоемов Средней Оби, расположенных на различном удалении от основного русла реки. Показано, что в водоемах поймы развитие летнего комплекса зоопланктона начинается одновременно с прохождением паводка, в летние месяцы в них отмечено наибольшее видовое разнообразие и наибольшая биомасса. Чем чаще происходит заполнение водоема полыми водами, тем выше в нем видовое разнообразие и численность зоопланктона. Выявлены факторы, статистически значимо определяющие развитие зоопланктона в пойменных водоемах: частота затопления, температура воды, содержание органических веществ и для ряда таксонов — газовый режим. Подтверждено, что зоопланктон пойменных водоемов значимо отличается от сообществ материнской реки и от озер надпойменной террасы значительным фаунистическим разнообразием, повышенным видовым богатством и специфической видовой структурой.

Ключевые слова: зоопланктон, пойменные озера, факторы среды

DOI: 10.31857/S0320965224010151 EDN: yzhblq

ВВЕДЕНИЕ

Пойменные озера, известные своим высоким биоразнообразием и экологической ценностью, являются важными элементами ландшафта крупных рек (Amoros, Bornette, 2002; Funk et al., 2009; Górski et al., 2013). Это, как правило, мелкие, астатичные водоемы с различными экологическими условиями. Их можно рассматривать как переходные зоны от речных к непроточным озерным экосистемам (Baranyi et al., 2002; Dembowska, Napiórkowski, 2015; Obolewski et al., 2016). В соответствии с концепцией импульса половодья (Junk et al., 1989), функционирование пойменных озер зависит от речных паводков. Концепция предполагает, что волна паводка служит гомогенизирующим фактором, выравнивающим условия в озерах и главным фактором формирования их биологических ресурсов за счет взаимного обмена водой, питательными веществами и организмами (Thomaz et al., 2007; Paidere, 2009; Chaparro et al., 2018; Obolewski et al., 2018). Степень, продолжительность и частота затопления пойменных озер, а также уровень воды в озерах зависят от многих факторов — расположения озера, его удаленности

от реки, колебаний уровня реки во время паводка и т.д. (Amoros, Bornette, 2002; Chaparro et al., 2015, 2021). Характер связи пойменных водоемов с рекой играет значимую роль в формировании структуры сообществ гидробионтов, в частности зоопланктона (Schöll et al., 2012; Dias et al., 2016; Dittrich et al., 2016).

К настоящему времени накоплено достаточно большое количество данных по зоопланктону пойменных озер различных речных систем. Как правило, такие исследования, в том числе и многолетние мониторинговые, касаются какого-то конкретного сезона: летнего или летне-осеннего в пик развития зоопланктонных организмов (Крылов, Жгарева, 2016; Шурганова и др., 2018), весеннего (Подшивалина, 2022). Наиболее подробно исследованы в плане динамики зоопланктона в период открытой воды некоторые пойменные озера р. Висла (Napiórkowski et al., 2019). Работ, посвященных зоопланктону пойменных водоемов Западной Сибири, к настоящему моменту очень мало. Проведены исследования на р. Иртыше в среднем (Литош и др., 2021) и в нижнем (Сустанов, 2019) течении. На р. Оби

выполнены обширные работы по исследованию динамики планктона в крупных сорах нижнего течения (Семенова, Алексюк, 2009), тогда как малые водоемы, расположенные на пойме, оказались вне внимания исследователей.

Уникальность р. Обь и ее отличие от остальных сибирских рек заключается в обширной пойме, которая, благодаря равнинному рельефу и заболоченности Западной Сибири, может достигать 60 км в поперечнике. Это вторая по величине в мире пойма после р. Амазонки (Vorobyev et al., 2015). Однако данных по биотической структуре пойменных водоемов р. Оби, в том числе и по зоопланктону, в настоящее время крайне мало.

Пойма крупной равнинной реки представляет собой сложный геоморфологический комплекс, находящийся под воздействием основной реки и отличающийся гидрологическими, микроклиматическими, почвенно-растительными характеристиками из-за затопления водами половодий и паводков. При этом особый гидрологический режим свойственен каждой высотной отметке поймы. В зависимости от уровня волны паводка озера, находящиеся на различных отметках, объединяются с рекой не ежегодно (Савичев, 2010; Хромых, 2007). На выбранном отрезке р. Обь левый берег представляет собой участок обширной поймы с множеством озер, правый — высокий яр.

Озера, расположенные на правом берегу, никогда не подвергаются воздействию паводковых вод. Такое разнообразие объектов позволяет провести сравнительное исследование разнотипных озер поймы и надпойменных террас, расположенных на сравнительно небольшой площади в одних и тех же климатических условиях.

Цель настоящей работы — исследование состава и количества зоопланктона пойменных водоемов Средней Оби с различным характером затопления и сравнение структуры их летнего зоопланктона с таковой в озерах надпойменной террасы. Работа выполнена в рамках комплексного исследования поймы р. Оби.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили с сентября 2018 по сентябрь 2019 г. на участке Средней Оби. Изучены основное русло р. Оби и ряд пойменных и надпойменных водоемов, расположенных на различном удалении от основного русла (рис. 1). Рассматриваемый участок расположен приблизительно в 165 км на северо-запад от г. Томска, в Кривошеинском р-не Томской обл. Среди пойменных водоемов для изучения на левобережной пойме были выбраны временный водоем (согра), оз. Инкино, Иштанское болото, оз. Щучье, 5 — р. Обь.

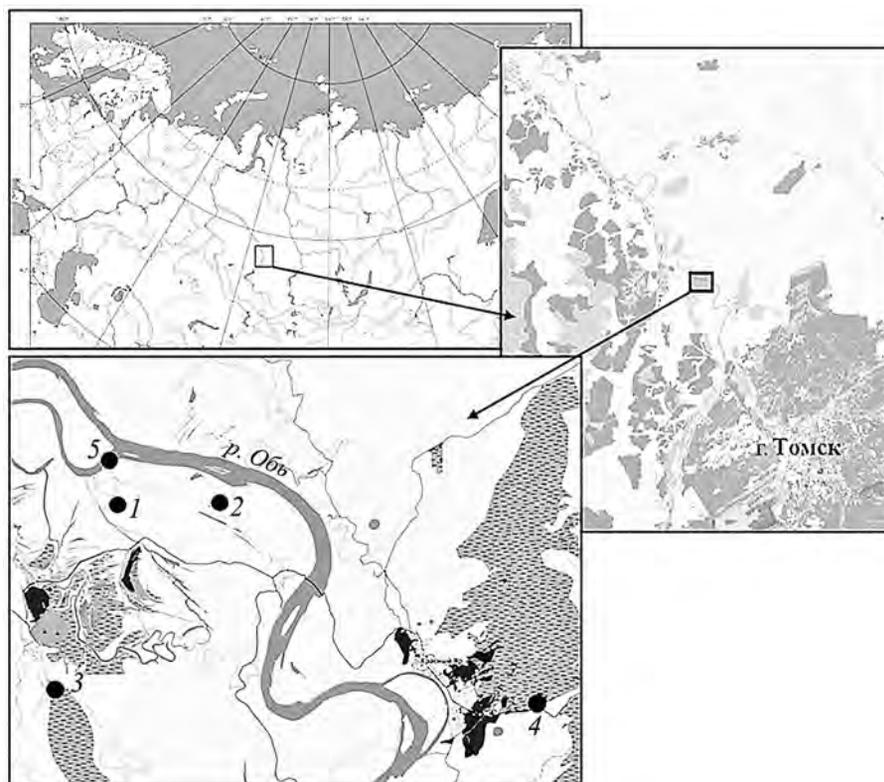


Рис. 1. Карта-схема расположения исследованных озер. 1 — временный водоем (согра), 2 — оз. Инкино, 3 — Иштанское болото, 4 — оз. Щучье, 5 — р. Обь.

лото, среди надпойменных водоемов — таежное оз. Щучье, расположенное в 3.5 км восточнее с. Красный Яр на правом берегу р. Оби (рис. 1). В р. Оби пробы отбирали с лодки в рипали в левом рукаве реки, прилегающем к исследуемой территории поймы (57.2541° с.ш., 84.1970° в.д.) (рис. 1).

Озеро Инкино (57.2318° с.ш., 84.2559° в.д.) находится на террасе высотой 6 м выше среднего уровня р. Оби в летнюю межень на расстоянии 2200 м от ближайшего берега реки. Площадь водного зеркала в сентябре 2019 г. была 7.72 га, средняя глубина 1.7 м. В летний период проективное покрытие макрофитов превышает 40% площади. Доминантный вид макрофитов — телорез алоэвидный, содоминанты — несколько видов осок, водокрас, рогоз узколистный.

Согра (57.2364° с.ш., 84.19864° в.д.) находится на расстоянии 3200 м и выше уровня р. Оби на 7 м. Временный водоем площадью ~0.05 га, глубина в весенний период не превышает 0.6 м. Водоем сильно заболоченный, зарастает тростником и осоками, их проективное покрытие достигает ~70% площади водоема. Растительность представлена молодью ивы, в воде активно развиваются сообщества пузырчатки обыкновенной. Подверглась затоплению паводковыми водами в 2018 г. В 2019 г. к сентябрю пересохла. Зимой полностью промерзает.

Иштанское болото (57.1392° с.ш., 84.1409° в.д.) находится на расстоянии 3000 м от ближайшего меандра р. Оби, поступление воды на этот низменный участок ограничивают гривы высотой 7.5–8.0 м выше уровня реки. Площадь достигает >2.5 тыс. га. Болото представляет собой обводненный кочкарник, степень зарастания макрофитами >90%. Кочки сформированы различными видами осок. У водоема не было связи с рекой с 2015 г., и к моменту проведения работ он сильно обмелел. Глубина в месте отбора проб не превышала 0.3 м, осенью снижалась до 0.1 м. Зимой полностью перемерзает.

Озеро Щучье (57.130298° с.ш., 84.606291° в.д.) — типичное для данного региона таежное озеро округлой формы с площадью водного зеркала 16.1 га и глубиной до 2 м. Водная растительность представлена на дне мхами, по периметру бордюры из различных осок и разреженные заросли тростника и рогоза.

Уровень воды в р. Оби, по данным ближайшего к участку работ гидрометрического поста Молчаново, в течение года претерпевает значительные колебания. Абсолютный минимум за 22 года наблюдений (25 см над нулем поста (по Балтийской системе)) зарегистрирован 01.03.2012 г., абсолютный максимум (951 см) наблюдали 06.05.2015 г. Половодье на Средней Оби начинается со второй половины апреля, его пик приходится на начало июня.

Средний перепад уровней в р. Обь во время паводка достигает ~6 м. Озеро Инкино затопляется при уровнях половодья >600 см (средний и выше среднего), время стояния воды до 2 мес. Частота затопления согры — один раз в 5–6 лет, время стояния водой, как правило, ≤2 нед. Иштанское болото заливается водой в среднем раз в 11 лет, оз. Щучье не затопляется.

Для сбора зоопланктона процеживали 50–100 л воды (в зависимости от уровня трофности водоема и сезона) через сеть Апштейна с размером ячеек 64 мкм. Пробы отбирали в центре водоемов из верхнего 0.5-метрового горизонта, чтобы исключить захват взвеси из придонных слоев. В некоторых случаях глубину отбора ограничивала глубина водоема. Отобранные пробы фиксировали 4%-ным раствором формалина и обрабатывали общепринятыми в гидробиологии методами (Руководство..., 1992). Науплиальные и младшие копепоидитные стадии веслоногих рачков до вида не определяли.

Индекс Шеннона вычисляли с учетом показателей численности и биомассы. Для оценки уровня сапробности водоемов использовали индекс Пантле и Букк (Sládeček, 1973). При расчете индекса использованы значения региональных показателей индикаторной значимости, полученные для зоопланктонных организмов водоемов юга Западной Сибири (Ермолаева, Двуреченская, 2013). Дополнительно вычисляли фаунистический индекс трофности Мяземса (Е) (Мяземс, 1980) и индекс трофности по Андрониковой (I) (Андроникова, 1996).

Расчет индекса трофности Е базируется на количестве видов-индикаторов эвтрофных и олиготрофных вод с учетом соотношения таксономических групп планктонных организмов:

$$E = \frac{K \cdot (x + 1)}{(A + V) \cdot (y + 1)},$$

где K — число видов Rotifera, A — число видов Copepoda, V — число видов Cladocera, x — число мезо-эвтрофных видов, y — число олиго-мезотрофных видов. Виды-индикаторы трофических типов определяли по: (Андроникова, 1996) также с учетом региональных показателей индикаторной значимости (Ермолаева, Двуреченская, 2013).

Индекс трофности по Андрониковой (I) — соотношение биомассы смежных трофических уровней:

$$I = \frac{B_{\text{хищников}}}{B_{\text{мирных}}} \times 100.$$

Растворенный кислород (CellOx 325; точность ± 5%), электропроводность (TetraCon 325; ± 1.5%), температура воды (± 0.2°C) и pH (с по-

грешностью 0.01 единицы рН) измеряли *in situ* в месте отбора проб зоопланктона, на глубине 20 см с помощью мультиметра ProfiLineMulti3320 (WTW, Германия), растворенный CO_2 в воде измеряли с помощью портативного регистратора GM70 (Vaisala, Финляндия).

Поглощение ультрафиолета при длинах волн 245 и 254 нм (UV 245 и UV 254) измеряли с использованием 10-мм кварцевой кюветы на спектрофотометре EppendorfBioSpectrometer. UV 245 и UV 254 используются как показатели содержания органического вещества, поскольку выявлена высокая корреляция UV 254 с концентрацией общего (ТОС) и растворенного органического углерода (DOC) (Albrekhtiené et al., 2012; Szerzyna et al., 2017), а UV 245 — с ХПК (Namour, Jaffrezic, 2010).

Оценка степени различия озер по гидрофизическим характеристикам проведена на основе анализа данных по температуре воды, концентрации растворенного O_2 , электропроводности, рН, UV 245, UV 254 и концентрации CO_2 и подтверждена с использованием непараметрического критерия Краскела—Уоллиса (Hammer et al., 2001). Относительную значимость факторов окружающей среды в объяснении изменчивости количественных показателей отдельных видов зоопланктона определяли с помощью пошагового регрессионного анализа в пакете программ STATISTICA v. 12. (TerBraak, 1995; Zuur et al., 2010; Legendre, Legendre, 2012). Данные подвергнуты преобразованию Хеллингера ($\log(x+1)$), что позволяет придать одинаковый вес всем переменным (TerBraak, 1995; Zuur et al., 2010; Legendre, Legendre, 2012).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

По данным Западно-Сибирского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды в 2018 г. высота паводка на исследованном участке р. Обь была 748 см. В 2019 г. перепад уровней достигал ~610 см (Доп. мат. рис. S1).

Соединение Иштанского болота с поймой в последний раз произошло в 2015 г. с 15 мая по 22 июня. Согра объединилась с поймой с 4 по 20 мая 2018 г., оз. Инкино сохраняло связь с рекой через протоки в 2018 г. с 20 апреля по 22 июня, в 2019 г. — с 16 апреля по 18 мая. Все водоемы вне паводка изолированы от основного русла р. Оби.

Неметрическое многомерное шкалирование (nMDS) выявило значительные различия в экологических условиях исследуемых пойменных озер в период открытой воды (температура (T), концентрация растворенного кислорода (O_2), концентрация растворенного углекислого газа (CO_2), электропроводность (Cond), УФ-поглощение при длинах волн 245 и 254 нм (UV 245 и UV 254), рН) (рис. 2). Все исследованные водоемы имели статистически значимые различия по концентраци-

ям O_2 и CO_2 , электропроводности, содержанию органического углерода по UV 254, ХПК по UV 245 и рН (табл. 1).

Средние показатели электропроводности возрастают от ежегодно заливаемого оз. Инкино к Иштанскому болоту, наиболее редко подвергающемуся воздействию паводков. Воды р. Оби относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция и обогащены железом (в среднем 3 ПДК_{вх}), марганцем (в среднем 2 ПДК_{вх}), медью и цинком (до 10 ПДК_{вх}). Причина вышеуказанных отклонений от нормативных значений — не антропогенное загрязнение, а геохимические особенности водосбора (Современное..., 2012).

Половодье временно гомогенизирует химический состав пойменных озер. После обособления водоемов от основного русла основное влияние на гидрохимические показатели оказывают процессы испарения. Чем дольше период изоляции водоема от реки — тем выше в нем концентрации растворенных элементов, т.е. наблюдается закономерный рост минерализации.

Низкое среднее содержание кислорода в Иштанском болоте, согре и оз. Щучье объясняется в первую очередь активными биохимическими процессами. Разложение органического вещества, фотоокисление и биоокисление железоорганических коллоидов и прочих способствуют снижению концентрации кислорода в согре и оз. Щучье. Иштанское болото на момент обследования представляло собой типичный дистрофический водоем с дефицитом кислорода. Озеро Инкино в летние месяцы обогащается кислородом за счет фотосинтеза погруженной растительности и переходит в разряд заморных при разложении этой накопленной растительной биомассы.

Всего в результате исследования зарегистрировано 133 вида и формы зоопланктона, в том числе 58 видов Rotifera (44% всех видов), 44 вида Cladocera (33%), и 31 вид Copepoda (24 Cyclopoida, пять Calanoida и два Harpacticoida), а также науплиальные и копеподитные стадии Copepoda, которые не были определены до вида (Доп. мат. табл. S1).

Наибольшее количество видов в течение года было зарегистрировано в оз. Инкино, наименьшее — в Иштанском болоте (табл. 2). Самая высокая плотность зоопланктона в июле отмечена в оз. Инкино, в сентябре — в согре, наименьшая в течение всего периода исследования — в Иштанском болоте (рис. 3).

В Иштанском болоте в период открытой воды наблюдали постоянный дефицит кислорода. В мае при температуре 9°C содержание кислорода было 4.56 мг/л. В июле, при прогреве воды до 19°C, содержание растворенного кислорода упало до 0.04 мг/л, а в сентябре при снижении температуры до 12°C повысилось до 1.15 мг/л. Зоопланктон

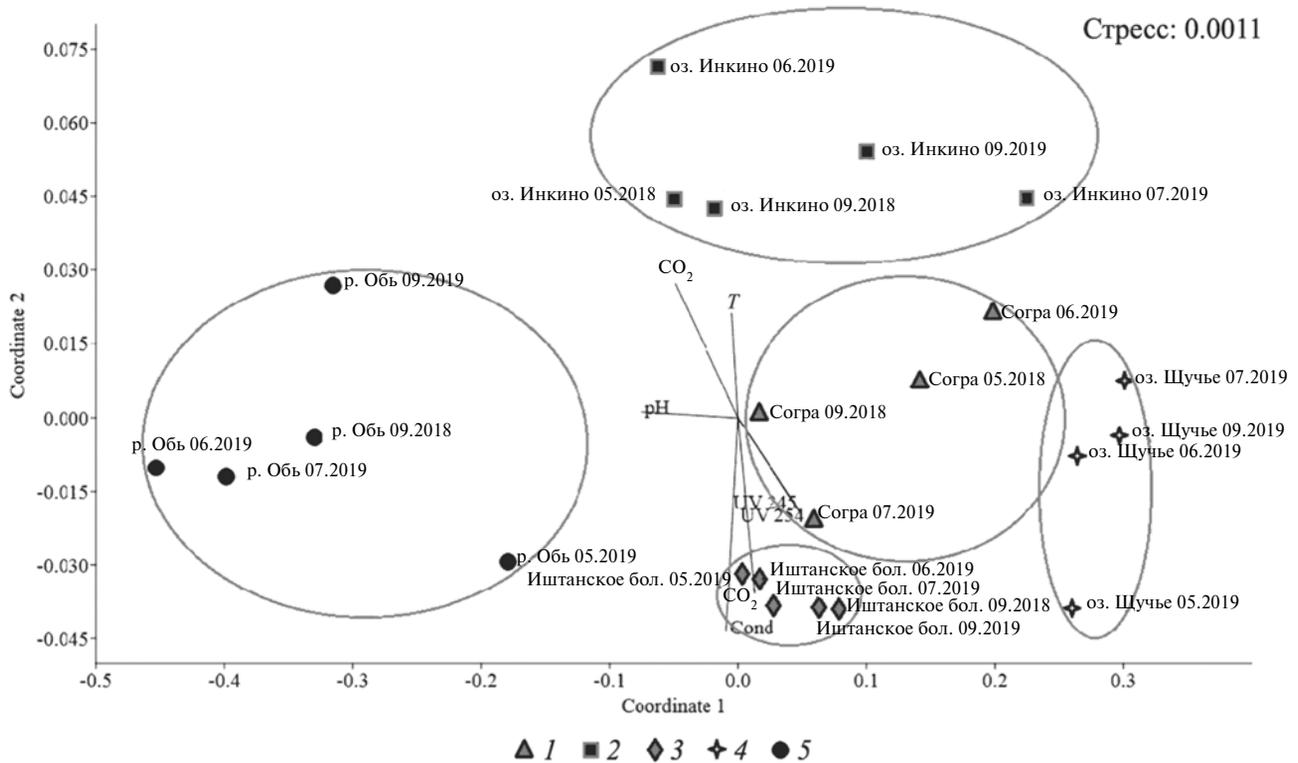


Рис. 2. Отображение результатов многомерного шкалирования (nMDS) в пространстве двух шкал, полученных на основе Евклидовых расстояний между условиями окружающей среды в исследованных водоемах. 1 – временный водоем (согра), 2 – оз. Инкино, 3 – Иштанское болото, 4 – оз. Щучье, 5 – р. Обь. T – температура, O_2 – концентрация растворенного кислорода, CO_2 – концентрация растворенного углекислого газа, Cond – электропроводность, UV 245 и UV 254 – УФ-поглощение при длинах волн 245 и 254 нм и pH. (Стресс: 0.0011).

Таблица 1. Физико-химические параметры воды исследованных пойменных озер и р. Оби

Показатель	Иштанское болото	Согра	оз. Инкино	р. Обь	оз. Щучье
$T, ^\circ C$	0.9–19.6 14.1 ± 4.9	0.4–25.0 17.6 ± 7.4	0.4–23.8 16.9 ± 5.3	0.4–22.9 15.4 ± 7.5	0.7–23.0 13.1 ± 9.8
$O_2, \text{мг/л}^{**}$	0.04–4.56 2.28 ± 2.24	3.05–7.68 4.98 ± 2.70	0.20–8.45 7.19 ± 2.03	1.42–11.95 11.09 ± 1.62	2.94–6.34 5.50 ± 1.84
Cond, мкС/см ^{**}	446–879 605 ± 159	100–220 162 ± 23.0	14–183 108 ± 36	193–393 207 ± 93	37–60 48 ± 8.0
pH ^{**}	7.21–7.59 7.43 ± 0.22	7.00–7.65 7.24 ± 0.11	6.65–7.86 7.41 ± 0.78	7.50–9.13 8.67 ± 0.46	6.47–6.78 6.59 ± 0.21
UV 245*	0.105–0.486 0.235 ± 0.134	0.703–1.875 1.205 ± 0.493	0.177–0.422 0.260 ± 0.070	0.050–0.121 0.094 ± 0.034	1.376–1.963 1.625 ± 0.174
UV 254*	0.099–0.477 0.227 ± 0.131	0.643–1.732 1.109 ± 0.458	0.165–0.388 0.241 ± 0.064	0.045–0.155 0.086 ± 0.036	1.268–1.827 1.502 ± 0.164
$CO_2, \text{мМ/л}^{**}$	4040–26000 14030 ± 9990	119–6052 2717 ± 2223	670–5265 2001 ± 1331	80–3310 239 ± 159	1600–2820 2233 ± 465

Примечание. Над чертой – min–max показателя, под чертой – среднее ± стандартное отклонение. Жирным шрифтом выделены существенно различающиеся показатели среди водных объектов. Непараметрический критерий Краскела–Уоллиса,

* $p \leq 0.05$;

** $p \leq 0.001$.

Таблица 2. Структура зоопланктона исследованных озер и р. Обь

Водный объект	n	$n_{\text{Cоп}}$	n_{Clad}	n_{Rot}	E	I	S	H_{N}	H_{B}
Иштанское болото	15	14	0	1	0.01	0	1.68/1.66	1.06/1.28	0.97/0.63
Согра	53	18	15	20	0.19	0.02	1.58/—	1.34/—	1.67/—
оз. Инкино	68	17	31	20	0.25	0.76	1.62/1.58	1.26/1.84	2.00/2.39
р. Обь	47	12	12	23	0.35	0.04	1.67/1.62	1.09/1.30	1.67/2.08
оз. Щучье	35	10	11	14	0.36	0.02	1.58/1.58	1.24/1.91	1.97/1.16

Примечание. n — общее число видов, n_{Clad} — число видов Cladocera, $n_{\text{Cоп}}$ — число видов Copepoda, n_{Rot} — число видов Rotifera, E — фаунистический индекс трофности Мязметса, I — индекс трофности по Андрониковой ($B_{\text{хищников}}/B_{\text{мирных}}$, июль 2019), S — индекс сапробности Пантле и Букк (июль/сентябрь 2019), H — индекс Шеннона по численности (бит/экз.) и биомассе (бит/мг) (июль/сентябрь 2019). “—” — отсутствие данных (р. Согра высохла).

представляли веслоногие ракообразные, лишь в конце мая и в июне в пробах встречались единичные коловратки *Mytilina trigona* (Gosse) (рис. 3). В мае, наряду с доминирующим *Cyclops vicinus* Uljanin, в пробах было отмечено значительное количество фитофильных и нектобентосных форм: *Ectocyclops phaleratus* (Koch), *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg), *Paracyclops fimbriatus* (Fischer). Высокую численность обеспечивали науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoida. В июне при снижении общей численности биомасса возросла, доминировали крупные половозрелые *Megacyclops viridis* (Jurine) и *M. gigas* (Claus). В июле, с повышением температуры до 19°C, *M. gigas* выпал из состава зоопланктона, при этом значительное развитие получили тепловодно-стенотермный *Microcyclops bicolor* (Sars G.O.) и *Macrocyclops albidus* (Jurine). Численность и биомасса зоопланктона возросли синхронно. В сентябре отмечен только *Cyclops kolensis* Lilljeborg, количественное обилие снизилось (рис. 3).

Согра оказалась самым прогреваемым из всех исследованных водоемов (табл. 1). Уже в мае температура в ней достигала 16°C, в июле — 25°C. В период открытой воды в зоопланктоне преобладали веслоногие ракообразные (рис. 3). В мае коловратки в сообществе встречались единично, доминировали науплиусы и младшие копеподитные стадии рода *Cyclops*. В июне возрастала доля ветвистоусых и в численности, и в биомассе сообщества. Доминировали по численности *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller), *Megacyclops viridis*, *Macrocyclops albidus*. В биомассу значительный вклад обеспечивали, помимо вышеперечисленных видов, *Simocephalus vetulus* (O.F. Müller) и *Polyphemus pediculus* (L.). За счет развития крупных форм при незначительном изменении численности биомасса зоопланктона заметно возросла (рис. 3). В июле по мере прогревания водоема происходило ухудшение кислородного режима (снижение концентрации растворенного кислорода с 7.68 мг/л до 3.89 мг/л) и повышение уровня трофности водоема (коэффициент спектрального

поглощения UV 254 возрастал с 0.70 до 1.88). При этом снижались видовое разнообразие и количественные показатели ветвистоусых и возрастала роль коловраток. В состав доминантов по численности вошли *Trichotria pocillum* (Müller), *Asplanchna priodonta* Gosse, *Anuraeopsis fissa* (Gosse), *Lecane crenata* (Harring), *L. luna* (Müller), *L. styrax* (Harring & Myers), *Rotaria rotatoria* (Pallas). По биомассе доминировали *Megacyclops viridis*, *Thermocyclops crassus* (Fischer) и *Daphnia pulex* Leydig. В сентябре, несмотря на еще большее снижение концентрации растворенного кислорода (3.05 мг/л) и снижение температуры до 11°C, были отмечены самые высокие для согры показатели численности и биомассы зоопланктона (рис. 3). Основу сообщества представляли *Megacyclops viridis* и *Daphnia pulex*, коловратки отсутствовали.

Температура воды в оз. Инкино в мае в период паводка была 12°C, максимальная в июле — 24°C. Озеро отличалось наибольшим видовым разнообразием и самыми высокими показателями биомассы зоопланктона. В период паводка доминировали веслоногие ракообразные, главным образом, ювенильные стадии. Доминировали по численности и биомассе *Cyclops scutifer* Sars G.O., *Eucyclops macruroides*, *Eurytemora affinis* (Poppe). В мае—июне возрастало видовое разнообразие и численность коловраток и ветвистоусых (табл. 2, рис. 3). Максимальная численность и биомасса зоопланктона были зарегистрированы в июне. Лидерами по численности были из ветвистоусых *Chydorus sphaericus*, из коловраток *Conochilus unicornis* Rousselet и *Euchlanis incisa* Carlin, из веслоногих *Cyclops scutifer*, *Eucyclops serrulatus* (Fischer), *Thermocyclops crassus*. В биомассу значительный вклад вносили *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller), *Simocephalus serrulatus* (Koch), *Megacyclops viridis*, *Macrocyclops albidus*. По мере ухудшения газового режима (в мае содержание растворенного кислорода достигало 8.27 мг/л, снижаясь к июлю по мере прогрева воды до 5.16 мг/л) произошло сокращение численности всех групп и изменение видовой структуры.

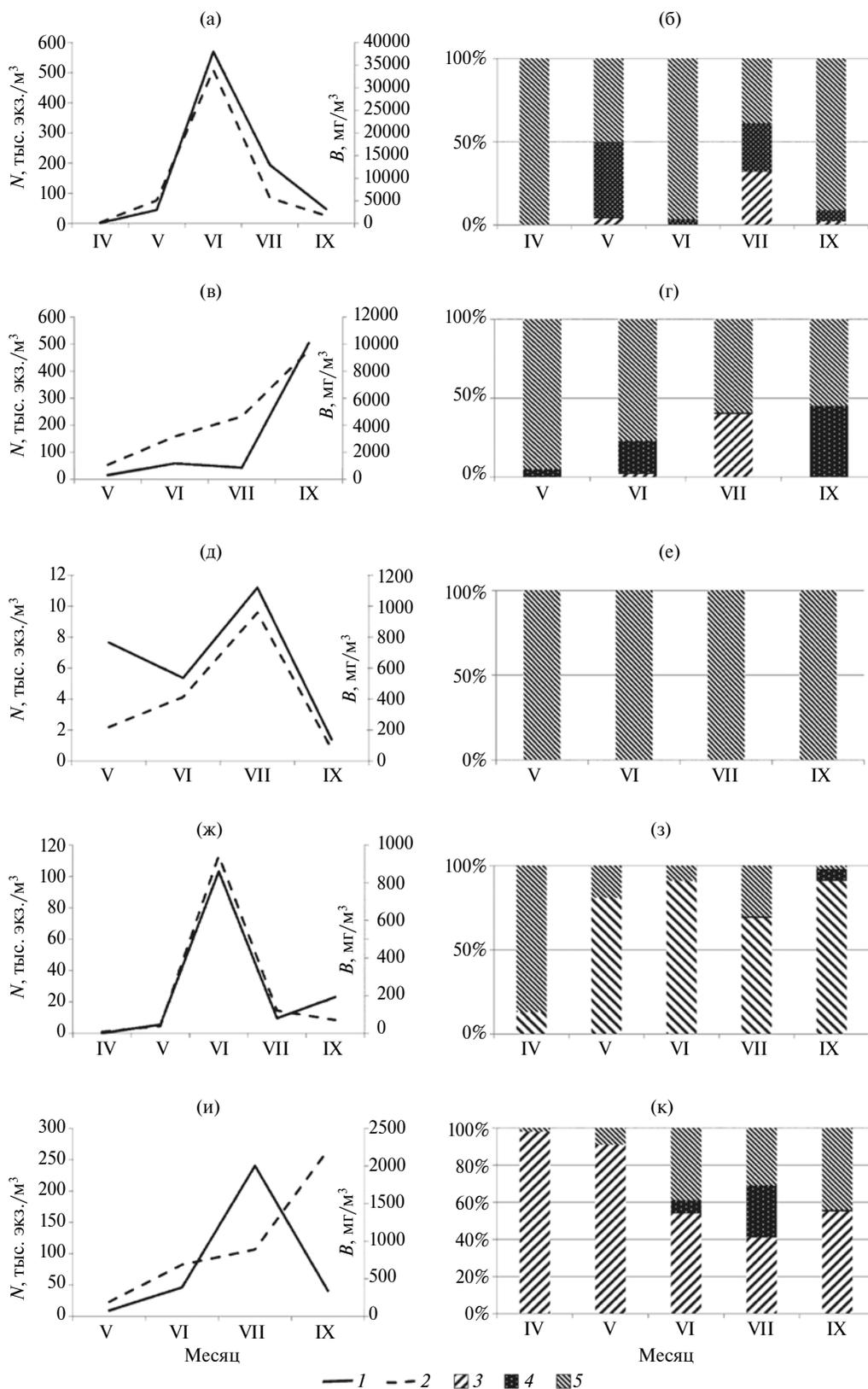


Рис. 3. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , мг/м³) (а, в, д, ж, и) и соотношение таксономических групп зоопланктона (% общей численности) (б, г, е, з, к) в период открытой воды в водных объектах: а, б — оз. Инкино; в, г — согра; д, е — Иштанское болото; ж, з — р. Обье; и, к — оз. Щучье. 1 — численность, 2 — биомасса, 3 — Rotifera, 4 — Cladocera, 5 — Copepoda.

В сентябре в сообществе доминировали по численности из веслоногих *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Cyclops kolensis* Lilljeborg и *Thermocyclops crassus*, из ветвистоусых *Ceriodaphnia pulchella* Sars и *Eubosmina coregoni* Baird, из коловраток *Euchlanis incisa* и *Polyarthra dolichoptera* Idelson.

В р. Оби динамика зоопланктона была схожа с таковой в оз. Инкино. Минимальные показатели численности и биомассы зарегистрированы во время паводка, максимальные — в июне (рис. 3). Во время паводка в русле реки сообщество зоопланктона в основном было представлено веслоногими, главным образом, ювенильными стадиями. Доминировали по численности *Cyclops scutifer* и *C. strenuus* Fischer. На спаде волны половодья в составе зоопланктонного сообщества доминировали коловратки *Synchaeta pectinata*, *S. stylata* Wierzejski, *Polyarthra dolichoptera*. В летний период по численности преобладали коловратки за счет массового развития *Ascomorpha ecaudis* (Perty) (до 45 тыс. экз./м³), *Synchaeta pectinata* Ehrenberg (до 12 тыс. экз./м³), *Keratella quadrata* (Müller) (>19 тыс. экз./м³). Высокой численности достигали и представители рода *Brachionus*: *B. angularis* Gosse, *B. calyciflorus* Pallas, *B. calyciflorus* var. *dorcas* Gosse, *B. quadridentatus* Hermann, *B. leydigii* Cohn. В осенне-зимний период доминирующая роль переходила к веслоногим *Mesocyclops leuckarti*, *Megacyclops viridis* и *Cyclops vicinus*. В сентябре 2019 г. в реке отмечена достаточно высокая биомасса Cladocera за счет появления в планктоне значительного количества фитофильных форм: *Pleuroxus striatus* (Schödler) (740 экз./м³), *Alona intermedia* Sars (400 экз./м³), *Disparalona rostrata* (Koch) (240 экз./м³) и др. По-видимому, эти виды скатились в основное русло с песчаной литорали при снижении уровня реки.

В оз. Щучье видовой состав зоопланктона характерен для малых материковых озер таежной зоны Западной Сибири (Ермолаева, 2020). Видовое разнообразие невысокое (табл. 2). В подледный период и в период распаления льда основу численности представляют коловратки *Kellicottia longispina*, *Polyarthra remata* Skorikov, *Synchaeta longipes* Gosse. В летне-осенний период в состав структурообразующего комплекса входят, помимо вышеперечисленных видов, *Polyarthra dolichoptera* и *Asplanchna priodonta*. Численность зоопланктона возрастает с апреля по сентябрь. Максимальная численность отмечена в июле за счет массового развития коловраток и большого количества науплиев и копеподитов веслоногих раков. К осени количественные показатели снижаются. Ветвистоусые входят в состав сообщества зоопланктона в летне-осенний период. Доминируют эврибионты *Bosmina longirostris*, *Daphnia longispina* (O.F. Müller), *Diaphanosoma brachyurum* (Lévin). Из веслоногих круглогодично встречались *Mesocyclops leuckarti* и *Megacyclops*

viridis. Весной в состав доминирующего комплекса входил *Cyclops strenuus*, в сентябре высокой численности достигал *Megacyclops gigas*. Летом субдоминантами среди ракообразных были в основном высокоспециализированные виды ветвистоусых, приспособленные к жизни на подводных субстратах, — *Graptoleberis testudinaria* (Fischer), *Pleuroxus truncatus* (O.F. Müller) и нейстонный *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller).

Индекс видового сходства Серенсена между зоопланктонными сообществами р. Оби и оз. Инкино в апреле перед паводком достигал 0.18; в мае (период паводка, когда ожидается максимальная гомогенизация зоопланктона реки и пойменных водоемов) — 0.26; в июле — лишь 0.10. Сходство между зоопланктонными сообществами реки и остальных пойменных водоемов было значительно ниже. Кластерный анализ на основе видового разнообразия зоопланктона, выявленного за весь период наблюдения, выделил р. Обь и материковое оз. Щучье в отдельный кластер, в другом объединились все пойменные водоемы (рис. 4).

Сравнивая годовые вариации численности различных групп зоопланктона материкового оз. Щучье и пойменного оз. Инкино, можно отметить, что в оз. Щучье развитие летнего зоопланктонного сообщества начинается в июне, в пойменном озере — в мае в период залития водоема паводковыми водами (рис. 5). В пойменных озерах основу численности и биомассы в весенние месяцы представляли веслоногие раки, летом, по мере прогревания водоемов, увеличивалась доля коловраток и ветвистоусых. В материковом озере по численности в весенний период доминировали коловратки, максимальное видовое разнообразие и численность ракообразных также отмечены летом.

По трофическому индексу Андрониковой все исследованные водные объекты относятся к олиготрофному типу. По фаунистическому индексу Мяэметса ультраолиготрофное только Иштанское болото. Показатель индекса в согр уже пограничный между олиго- и мезотрофным типом. Река Обь, озера Инкино и Щучье — мезотрофные водные объекты (табл. 2).

Индекс сапробности Пантле и Букк позволяет отнести все водоемы к β-мезосапробному типу. В материковом оз. Щучье этот индекс сохраняет стабильность, в пойменных водоемах наблюдается некоторое снижение индекса от лета к осени (табл. 2).

Индекс Шеннона характеризует разнообразие и выравненность в структуре сообщества. Максимальные показатели и по численности, и по биомассе характерны для оз. Инкино. В оз. Щучье в сентябре снижаются число видов и численность зоопланктона, растет доля некоторых домини-

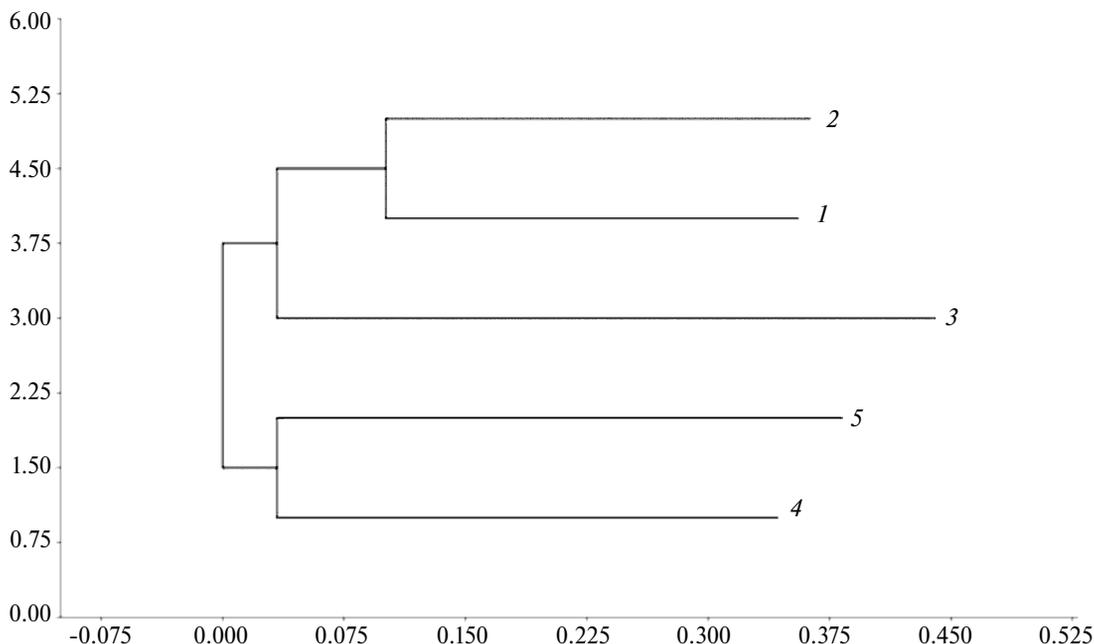


Рис. 4. Дендрограмма биоценологического сходства зоопланктона изученных водоемов на основе значений меры Брея–Кертиса (группировка по принципу Neighbour joining clustering (Saitou & Nei, 1987)). 1 – временный водоем (согра), 2 – оз. Инкино, 3 – Иштанское болото, 4 – оз. Щучье, 5 – р. Обь.

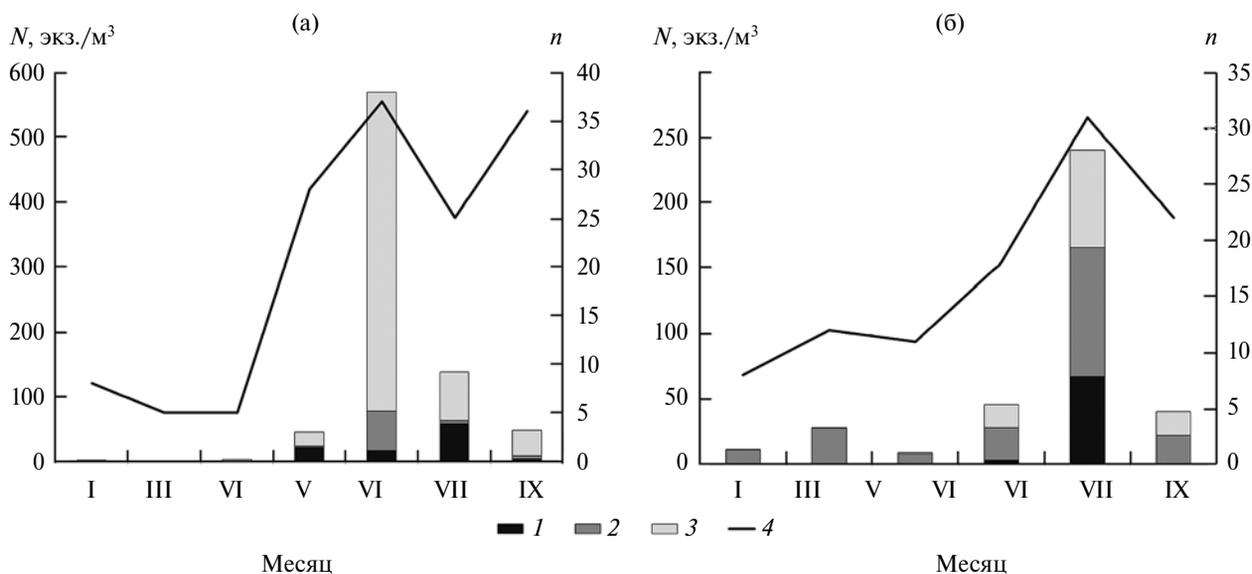


Рис. 5. Годовая динамика численности (N , тыс. экз./м³) и число видов (n) зоопланктона пойменного оз. Инкино (а) и материкового оз. Щучье (б). 1 – Сорепода, 2 – Cladocera, 3 – Rotifera, 4 – число видов.

рующих видов, в оз. Инкино продолжается формирование сообщества, выравнивается по представленности видов возрастает, как и количество видов.

В пойменных водоемах обнаружен ряд видов, которые ранее не были отмечены ни в русле Средней Оби, ни в озерах надпойменных террас в зоне

южной тайги Западной Сибири (Ермолаева, 2020; Yermolaeva et al., 2021). Это, например, характерные для заболоченных водоемов *Tretocephala ambigua* (Lilljeborg), *Euchlanis incisa*, *E. meneta* Myers, *Kurzia latissima* (Kurz), *Acantholeberis curvirostris* (O.F. Muller), *Streblocerus serricaudatus* (Fischer), *Ectocyclops phaleratus*; приуроченные к зарослям макрофитов

Lecane bulla (Gosse), *L. crenata*, *L. styrax*, *Trichocerca ruttus* (Müller), *T. ruttus* f. *carinata* (Ehrenberg), *Alonella exigua* Lilljeborg, *Mytilina trigona*, *M. ventralis* (Ehrenberg); для временных водоемов *Diacyclops bisetosus* (Rehberg), *Microcyclops bicolor*, *M. varicans* (Sars G.O.); холодноводные формы, зарегистрированные в русле р. Оби севернее 60° с.ш., либо в северных дистрофных болотистых водоемах — *Monommata longiseta* (Müller), *Keratella serrulata* f. *curvicornis* Rylov, *Rotaria rotatoria*, *Ophryoxus gracilis* (Sars G.O.), *Holopedium gibberum* Zaddach, *Eurytemora affinis*; и напротив, характерный для мелких и теплых водоемов степной и лесостепной зоны *Plationus patulus* (Müller, 1786).

С помощью множественной пошаговой регрессии выявлено, что частота затопления пойменных водоемов наиболее значимо влияет на численность зоопланктона и на число видов (табл. 3). В первую очередь от этого показателя положительно зависит численность Cladocera. Веслоногие при рассмотрении группы в целом не показали значимой зависимости от изученных факторов.

Поскольку в течение сезона открытой воды происходила замена одного вида другим в каждой группе, проведен анализ методом пошаговой множественной регрессии. В анализ включили 59 видов зоопланктона, отмеченных хотя бы в трех разных водоемах и в течение хотя бы трех месяцев наблюдения, чтобы вариабельность показателей была статистически достоверной. Значимые зависимости численности от изученных факторов продемонстрировали 14 видов (табл. 4). В этот перечень не вошли виды с широкой экологической лабильностью и узкие отмеченные единично стенобионты.

Число видов зоопланктона определялось сложным сочетанием факторов среды, зачастую имеющих разнонаправленное действие. Основное значение для большинства видов имела частота затопления водоема, для ряда таксонов определя-

ющими оказались содержание органического вещества (UV254), ХПК (UV254) и газовый режим.

Значимый вклад в объяснение изменчивости видовой структуры вносила и температура. Численность ряда видов (*Chydorus ovalis*, *Graptoleberis testudinaria*, *Asplanchna priodonta*, *Thermocyclops crassus*) продемонстрировала достоверную положительную связь с ростом температуры. По мере роста температуры в пойменных водоемах наблюдали некоторое снижение pH (уравнение регрессии для *Graptoleberis testudinaria* в табл. 4) и снижение уровня минерализации (уравнение регрессии для *Chydorus ovalis* в табл. 4), что связано с поступлением болотных вод с прилегающих территорий.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Ежегодные весенне-летние паводки на р. Обь вызывают включение пойменных озер в речную систему. Ряд авторов указывает на значимую корреляцию между периодичностью затопления и рядом физико-химических и биологических параметров пойменных водоемов, а, следовательно, и их населения (Baranyi et al., 2002; Gruberts et al., 2007; Крылов, Жгарева, 2016). Считается, что паводки дестабилизируют экологические условия в пойменных озерах за счет уменьшения прозрачности воды, понижения температуры воды и подавляя развитие (Paillex et al, 2017; Chaparro et al., 2018; Zhang et al, 2018). Однако эти выводы справедливы, по-видимому, для высоких паводков, когда происходит физическая промывка пойменных озер речными водами. Такие паводки редки. В период наших наблюдений высота паводковой волны соответствовала средним показателям в многолетнем ряду. Постепенное заполнение озера речной водой в таких гидрологических условиях могло простимулировать развитие зоопланктона в соответствии с теорией “промежуточного нарушения”, а не в соответствии

Таблица 3. Значимые зависимости численности и видового богатства таксономических групп зоопланктона от факторов среды по результатам пошагового регрессионного анализа ($p < 0.05$)

Зависимый показатель	R^2	Уравнение регрессии
N	0.52	$19417.05 + 48469.48 \times Ff$
N_{Clad}	0.70	$75371.85 + 36937.24 \times Ff - 3728.48 \times O_2$
N_{Rot}	0.66	$-44647.71 + 95798.78 \times UV245 - 96535.23 \times UV254$
$N_{Cоп}$	—	—
n	0.78	$14.54 + 16.39 \times Ff - 0.02 \times Cond$
n_{Clad}	0.80	$20.41 + 14.43 \times Ff - 0.02 \times Cond$
n_{Rot}	0.79	$-18.19 + 35.89 \times UV245 - 36.51 \times UV254 - 2.35 \times pH$
$n_{Cоп}$	—	—

Примечание. N — общая численность; n — общее число видов; Ff (flood frequency) — частота затопления, Cond (conductivity) — электропроводность, UV245, UV254 — поглощение ультрафиолета при длинах волн 245 и 254 нм, R^2 — коэффициент детерминации. “—” — зависимости не выявлены.

Таблица 4. Зависимости численности некоторых видов зоопланктона от факторов среды по результатам пошагового регрессионного анализа ($p < 0.05$)

Вид	R^2	Уравнение регрессии
<i>Alona intermedia</i> Sars	0.65	$10623.27 + 3590.51 \times Ff - 1417.34 \times pH$
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> G.O. Sars	0.59	$72379.06 + 16354.80 \times Ff - 9567.83 \times pH - 1466.58 \times O_2$
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller)	0.48	$-236.44 + 8826.5 \times Ff$
<i>C. ovalis</i> Kurz	0.78	$2980.97 - 313.51 \times O_2 + 298.14 \times T - 6.09 \times Cond - 959.44 \times UV254$
<i>Daphnia pulex</i> Leydig	0.58	$-879.57 + 23268.60 \times UV254 - 21269.58 \times UV245$
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer)	0.62	$14004.46 + 3505.92 \times Ff - 1859.27 \times pH - 285.44 \times O_2 + 139.22 \times T$
<i>Kurzia latissima</i> (Kurz)	0.47	$-63.32 + 622.74 \times Ff$
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	0.68	$-26071.48 + 37392.88 \times UV254 + 224.55 \times T - 36659.00 \times UV245$
<i>A. herricki</i> de Guerne	0.30	$899.26 - 120.09 \times pH$
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse)	0.53	$-1494.53 + 501.05 \times Ff$
<i>Cyclops strenuus</i> Fischer	0.34	$-540.12 + 158.14 \times O_2$
<i>Thermocyclops crassus</i> (Fischer)	0.26	$-210.75 + 5327.13 \times Ff + 312.41 \times T$
<i>Microcyclops bicolor</i> (Sars G.O.)	0.29	$-9.54 + 0.01 \times CO_2$
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer)	0.24	$19.53 + 3444.68 \times Ff$

Примечание. Обозначения, как в табл. 3.

с концепцией импульса половодья (Thomaz et al., 2007; Wantzen et al., 2008. Paidere, 2009; Liu et al., 2022). Гипотеза промежуточного нарушения предполагает, что разнообразие местных видов максимально, когда значимое изменение экологических условий не слишком редкое, не слишком частое и не слишком интенсивное. В условиях такого “мягкого” воздействия большее число видов успевает адаптироваться к флуктуациям окружающей среды. Как правило, плотность и разнообразие зоопланктона выше в озерах, соединенных даже временно с основным руслом реки по сравнению с изолированным, поскольку в таких условиях происходит обогащение фауны пойменного водоема организмами из речного потока (Hein et al., 2004; Kobayashi et al. 2015; Napiórkowski et al., 2019).

Ветвистоусые и коловратки частично поступают в пойменные водоемы с паводковыми водами, но, вероятно, в основном за счет развития покоящихся яиц из донных отложений. Это объясняет отсутствие гомогенизации всех водоемов и низкий уровень сходства по видовому и численному составу зоопланктона в период наводнения, и тем более в период изоляции от основного русла, поскольку в каждом водоеме в летний период формируется собственное сообщество и свой собственный банк покоящихся стадий (Charatto et al., 2021).

В пойменных водоемах, затапливаемых редко, сообщества зоопланктона зависят в первую очередь от местных эколого-морфологических параметров, а зачастую и от локальных биологических факторов (например, эффективный хищник по-

пал в ловушку в конкретном пойменном водоеме, а не в другом, или произошло заселение растениями, ранее не присутствовавшими в данной локальной экосистеме и т.п.). Например, отсутствие мелких коловраток в согре вполне может быть связано с присутствием хищной пузырчатки.

Различия в сроках развития летних группировок зоопланктона в пойменном оз. Инкино и в таежном озере, расположенном на надпойменной террасе оз. Щучье, в первую очередь можно объяснить сдвигом в темпах прогрева воды. В оз. Щучье, питающемся за счет грунтовых вод, распаление льда происходит позже, чем наступает затопление поймы водами р. Оби. В апреле в оз. Инкино льда уже нет и температура воды $>4^\circ C$, а в мае — $12^\circ C$, тогда как в оз. Щучье в апреле еще наблюдается ледовый покров, а в мае температура не превышает $8^\circ C$. Соответственно и развитие летнего зоопланктонного сообщества начинается в пойменном водоеме примерно на месяц раньше (рис. 5).

Отметим, что концентрация растворенного кислорода для ряда видов и всей группы кладоцер в регрессионных уравнениях включена со знаком “минус”, т.е. численность данных представителей зоопланктона сокращается при улучшении кислородного режима, что может показаться парадоксальным. Однако следует учитывать, что множество измеренных значений концентрации кислорода даже после преобразования Хеллингера не вписываются в линейную модель, наиболее точно описываются логарифмическим уравнением и вносят значительные помехи в регресси-

онную модель. Необходимо принимать во внимание и экологические факторы. В пойменных водоемах, испытывающих периодическое влияние половодья, зоопланктон формирует, по сути, метасообщества с высокой неоднородностью видового состава и лабильностью структуры и динамики сообществ в зависимости от уровня и частоты затопления, физических, химических и биологических характеристик паводковых вод, от динамики изменения внешних факторов после изоляции водоемов от основного русла реки и т.д. Озера на надпойменной террасе находятся в более стабильных условиях и в условиях ежегодного зимнего замора, в них формируется особый видовой состав зоопланктона, представленный в летние месяцы из года в год небольшим количеством эврибионтных видов, по-видимому, максимально устойчивых к кислородному голоданию (Ермолаева, 2020). Наличие значительной доли эвриоксибионтных видов в изучаемом массиве данных могло не просто нивелировать значение дефицита кислорода как фактора, объясняющего изменчивость количественных показателей отдельных групп и видов зоопланктона, а перевести кислородные условия в подчиненное положение относительно трофических.

Вышеобозначенные различия в условиях формирования сообществ в пойменных и коренных озерах достаточно убедительно объясняют и несовпадения в динамике изменения разнообразия и выравниваемости представленности видов (по индексу Шеннона). В оз. Щучье все экологические ниши за длительный период оформились и распределились, снижение числа видов и численных показателей зоопланктона осенью вполне закономерно в связи с температурными предпочтениями того или иного таксона. В оз. Инкино после стресса (“паводковый импульс”) запускается новый цикл формирования сообщества, который не успевает закончиться к осени. Продолжается разграничение экологических ниш в многовидовом сообществе, возрастает выравниваемость представленности таксонов, поскольку времени для конкурентного исключения видов со сходными экологическими требованиями, учитывая время их развития, не хватает.

Наши наблюдения подтвердили, что видовой состав зоопланктона, его количественные показатели и сезонная динамика во всех исследованных водоемах зависят в первую очередь от гидрологического режима. Наибольшие видовое разнообразие и максимальная плотность наблюдаются в оз. Инкино, ежегодно соединяющемся с р. Обью в период паводка. Наименьшее видовое разнообразие и максимальная плотность были в Иштанском болоте, которое к моменту наблюдений уже 4 года не имело связи с р. Обью. В нем наблюдается хронический дефицит кислорода в воде, при этом концентрация CO_2 достигает ≥ 26000 мМ/л. В результате снижается видовое разнообразие и численность всех

групп зоопланктона. Водоемы, подобные Иштанскому болоту, особенно если их обследуют в конце июля — в августе, по биоиндикационным показателям часто относят к олиготрофным и даже к ультраолиготрофным, хотя, по сути, они дистрофные (Литош и др., 2021). Иштанское болото по трофическому индексу Андрониковой и по фаунистическому индексу Мяземса (табл. 2) относится к олиготрофному и даже ультраолиготрофному типу. Однако, наряду с неблагоприятным газовым режимом, содержание органического углерода в воде болота на порядок ниже, чем в оз. Щучье и в согре, и сопоставимо с таковым в “свежепромытом” оз. Инкино. Цвет воды коричневый, на дне отмечается значительное количество растительных остатков, что характерно именно для дистрофных водоемов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Максимальное видовое богатство зоопланктона (68 видов) зарегистрировано в пойменном оз. Инкино, имеющем ежегодную связь с руслом р. Оби. Наименьшее число видов (15) отмечено в дистрофном Иштанском болоте. Основную долю видового богатства зоопланктона пойменных озер, как и в русле р. Обь, представляли коловратки. Наибольшее видовое богатство зоопланктона было сосредоточено в пойменных водоемах (95 видов). В реке на исследованном участке и в озере надпойменной террасы оно достигало 47 и 35 соответственно. Только в пойменных водоемах отмечено 25 видов, не встреченных ни в материнской реке, ни в озере надпойменной террасы. Таким образом, зоопланктон пойменных водоемов отличается от сообществ собственно р. Оби и озера надпойменной террасы значительным фаунистическим разнообразием, повышенным видовым богатством и специфической видовой структурой. Численность и биомасса зоопланктона пойменных озер, достаточно часто имеющих связь с рекой, значительно выше таковых в озере надпойменной террасы и собственно р. Оби. Залитие водоемов паводковыми водами ежегодно начинает новый цикл развития зоопланктона. Максимальный уровень видового сходства зоопланктона оз. Инкино с планктоном р. Оби наблюдается после паводка. Среди ведущих факторов внешней среды, определяющих развитие зоопланктона в исследованных пойменных водоемах, наиболее значимы частота затопления, температура воды, содержание органических веществ и для ряда таксонов — газовый режим.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института водных и экологических проблем СО РАН № 121031200178-8 при поддержке

Программы развития Томского государственного университета (Приоритет-2030) согласно договору о сотрудничестве с Томским государственным университетом. Исследования проводили на базе Уникальной научной установки “Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента” Томского государственного университета при финансовой поддержке Минобрнауки России (Соглашение № 075-15-2021-672).

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительный материал (рис. S1, табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru>

Рис. S1. Уровень воды реки Обь по данным Западно-Сибирского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (гидропост Молчаново) (<https://www.fishingsib.ru/waterinfo/gauging-station/molchanovo/enk8p7w5AJ8tQMu8/>).

Табл. S1. Видовой состав зоопланктона Средней Оби и исследованных пойменных озер в 2018–2019 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андроникова И.Н.* 1996. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука.
- Ермолаева Н.И., Двуреченская С.Я.* 2013. Региональные индексы индикаторной значимости зоопланктонных организмов в водоемах юга Западной Сибири // *Экология*. № 6. С. 476. <https://doi.org/10.7868/S0367059713060061>.
- Ермолаева Н.И.* 2020. Факторы пространственно-временной организации сообществ зоопланктона озер юга Западной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.
- Крылов А.В., Жгарева Н.Н.* 2016. Влияние поемности на летний зоопланктон малых озер // *Изв. РАН. Сер. геогр.* № 1. С. 58. <https://doi.org/10.15356/0373-2444-2016-1-58-66>.
- Литош Т.А., Цыганкова Ю.В., Визер Л.С., Цапенков А.В.* 2021. Зоопланктонные и зообентосные сообщества пойменных озер реки Иртыш в пределах Омской области // *Рыб-во и рыбн. хоз-во*. № 6. С. 17. <https://doi.org/10.33920/sel-09-2106-02>
- Мязметс А.Х.* 1980. Изменения зоопланктона // *Антропогенное воздействие на малые озера*. Л.: Наука. С. 54.
- Подшивалина В.Н.* 2022. Весенний зоопланктон пойменных озер: разнообразие, структура и особенности формирования в связи с изменчивостью гидрологического режима // *Экология*. Т. 60. № 3. С. 234. <https://doi.org/10.31857/S036705972203009X>
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. СПб.: Гидрометеиздат.
- Савичев О.Г.* 2010. Влияние крупных притоков на химический состав вод средней Оби // *Вестн. Томск. гос. ун-та*. № 340. С. 222.
- Семенова Л.А., Алексюк В.А.* 2009. Зоопланктон Нижней Оби // *Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. № 10. С. 156.
- Современное состояние водных ресурсов и функционирование водохозяйственного комплекса бассейна Оби и Иртыша. 2012. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд. РАН.
- Суставов А.А.* 2019. Особенности структуры и обилие сообществ зоопланктона водоемов пойменно-руслового комплекса Нижнего Иртыша // *Всерос. молодежная науч. конф. “Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна”*. № 1. С. 434.
- Хромых В.С.* 2007. Динамика ландшафтов поймы средней Оби // *Вестн. Томск. гос. ун-та*. № 300 (I). С. 223.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Кудрин И.А. и др.* 2018. Зоопланктон пойменных озер реки Керженец (Керженский заповедник, Нижегородская область) // *Самар. науч. вестник*. Т. 7. № 2(23). С. 138.
- Albrektiene R., Rimeika M., Zalieckiene E. et al.* 2012. Determination of organic matter by UV absorption in the ground water // *J. Environ. Eng. Landsc. Manag.* V. 20. P. 163. <https://doi.org/10.3846/16486897.2012.674039>
- Amoros C., Bornette G.* 2002. Connectivity and biocomplexity in water bodies of riverine floodplains // *Freshwater Biol.* V. 47. P. 761.
- Baranyi C., Hein T., Holarek C. et al.* 2002. Zooplankton biomass and community structure in a Danube River floodplain system: Effects of hydrology // *Freshwater Biol.* V. 47. P. 473.
- Chaparro G., Horvath Z., O’Farrel I. et al.* 2018. Plankton metacommunities in floodplainwetlands under contrasting hydrological conditions // *Freshwater Biol.* V. 63. P. 380.
- Chaparro G., Kandus P., O’Farrel I.* 2015. Effect of spatial heterogeneity on zooplankton diversity: Amultiscale habitat approximation in a floodplain lake // *River Res. Appl.* V. 31. P. 85.
- Chaparro G., Mariani M., Hein T.* 2021. Diversity of dormant and active zooplankton stages: spatial patterns across scales in temperate riverine floodplains // *J. Plankton Res.* V. 43. № 1. P. 61. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa063>
- Dembowska E., Napiórkowski P.A.* 2015. Case study of the planktonic communities in two hydrologically different oxbow lakes (Vistula River, Central Poland) // *J. Limnol.* V. 74. P. 346.
- Dias J.D., Simões N.R., Meerhoff M. et al.* 2016. Hydrological dynamics drives zooplankton metacommunity structure in a Neotropical floodplain // *Hydrobiologia*. V. 781. P. 109.
- Dittrich J., Dias J.D., Bonecker C.C. et al.* 2016. Importance of temporal variability at different spatial scales for di-

- versity of floodplain aquatic communities // *Freshwater Biol.* V. 61. P. 316.
- Funk A., Reckendorfer W., Kucera-Hirzinger V. et al.* 2009. Aquatic diversity in a former floodplain: Remediation in an urban context // *Ecol. Eng.* V. 35. P. 1476.
- Górski K., Collier K.J., Duggan I.C. et al.* 2013. Connectivity and complexity of floodplain habitats govern zooplankton dynamics in a large temperate river system // *Freshwater Biol.* V. 58. P. 1458.
- Gruberts D., Druvietis I., Parele J. et al.* 2007. Impact of hydrology on aquatic communities of floodplain lakes along the Daugava River (Latvia) // *Shallow lakes in a changing world. Developments in hydrobiology.* V. 196. Dordrecht: Springer. P. 223. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6399-2_21
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. Past: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* V. 4. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Hein T., Baranyi C., Reckendorfer W., Schiemer F.* 2004. The impact of surface water exchange on the nutrient and particle dynamics in side-arms along the River Danube, Austria // *Sci. Total Environ.* V. 328.0. Iss. 1–3. P. 207. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2004.01.006>
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E.* 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems // *Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci.* V. 106. P. 110.
- Kobayashi T., Ralph T.J., Ryder D.S. et al.* 2015. Spatial dissimilarities in plankton structure and function during flood pulses in a semi-arid floodplain wetland system // *Hydrobiologia.* V. 747. P. 19. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2119-7>
- Legendre P., Legendre L.* 2012. *Numerical Ecology.* Amsterdam: Elsevier.
- Liu B., Zhou C., Zheng L. et al.* 2022. Metacommunity concepts provide new insights in explaining zooplankton spatial patterns within large floodplain systems // *Water.* V. 14. P. 93. <https://doi.org/10.3390/w14010093>
- Namour P., Jaffrezic N.* 2010. Sensors for measuring biodegradable and total organic matter in water // *Trends in Anal. Chem.* V. 29(8). P. 848. <https://doi.org/10.1016/j.trac.2010.04.013> [ffhal-00547575f](https://doi.org/10.1016/j.trac.2010.04.013)
- Napiórkowski P., Bąkowska M., Mrozińska N. et al.* 2019. The effect of hydrological connectivity on the zooplankton structure in floodplain lakes of a regulated large river (the Lower Vistula, Poland) // *Water.* V. 11(9). P. 1924. <https://doi.org/10.3390/w11091924>
- Obolewski K., Glińska-Lewczuk K., Bąkowska M.* 2018. From isolation to connectivity: the effect of floodplain lake restoration on sediments as habitats for macroinvertebrate communities // *Aquat. Sci.* V. 80. № 4. <https://doi.org/10.1007/s00027-017-0556-x>
- Obolewski K., Glińska-Lewczuk K., Ożgo M., Astel A.* 2016. Connectivity restoration of floodplain lakes: Assessment based on macroinvertebrate communities // *Hydrobiologia.* V. 774. P. 23.
- Paidere J.* 2009. Influence of flooding frequency on zooplankton in the floodplains of the Daugava River (Latvia) // *Acta Zool. Lit.* V. 19. P. 306.
- Paillex A., Castella E., zu Ermagassen P.S.E. et al.* 2017. Large river floodplain as a natural laboratory: non-native macroinvertebrates benefit from elevated temperatures // *Ecosphere.* V. 8. № 10. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1972>
- Saitou N., Nei M.* 1987. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees // *Mol. Biol. Evol.* № 4. P. 406.
- Schöll K., Kiss A., Dinka M., Berczik A.* 2012. Flood-Pulse effects on zooplankton assemblages in a river-floodplain system (Gemenc Floodplain of the Danube, Hungary) // *Int. Rev. Hydrobiol.* V. 97. P. 41.
- Sladeček V.* 1973. System of water quality from the biological point of view // *Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol.* № 3.
- Szeryna S., Mołczan M., Wolska M. et al.* 2017. Absorbance based water quality indicators as parameters for treatment process control with respect to organic substance removal // *E3S Web of Conferences.* V. 17. Article 00091. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/20171700091>
- TerBraak C.J.F.* 1995. Non-linear methods for multivariate statistical calibration and their use in palaeoecology: A comparison of inverse (k-Nearest Neighbours, PLS and WA-PLS) and classical approaches // *Chemom. Intell. Lab. Syst.* V. 28. P. 165.
- Thomaz S.M., Bini L.M., Bozelli R.L.* 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in River-floodplain systems // *Hydrobiologia.* V. 579. P. 1.
- Vorobyev S.N., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N. et al.* 2015. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course // *Appl. Geochem.* V. 63. P. 133. <https://doi.org/10.1016/j.apgeochem.2015.08.005>
- Wantzen K.M., Junk W.J., Rothhaupt K.O.* 2008. An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes // *Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes. Developments in Hydrobiology.* V. 204. Dordrecht: Springer. P. 151. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9192-6_15
- Yermolaeva N., Dvurechenskaya S., Kirillov V., Puzanov A.* 2021. Dependence of long-term dynamics of zooplankton in the Ob River on interannual changes in hydrological and hydrochemical parameters // *Water.* V. 13. P. 1910. <https://doi.org/10.3390/w13141910>
- Zhang K., Xu M., Wu Q. et al.* 2018. The response of zooplankton communities to the 2016 extreme hydrological cycle in floodplain lakes connected to the Yangtze River in China // *Environ. Sci. Pollut. Res.* V. 25. P. 23286.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Elphick C.S.* 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems // *Methods of Ecology and Evolution.* № 1. P. 3. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2009.00001.x>

Peculiarities of the Structure of Zooplankton Communities in Floodplain Water Bodies of the Middle Ob

N. I. Yermolaeva^{1, *}, Yu. A. Noskov^{2, 3}, I. V. Kritskov³

¹*Institute for Water and Environmental Problems of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Barnaul, Russia*

²*Institute of Systematics and Ecology of Animals of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

³*Tomsk State University, Tomsk, Russia*

*e-mail: hope413@mail.ru

The zooplankton of the caught floodplain lakes of the Middle Ob, located at various distances from the main riverbeds, was studied. It is shown that the development of the summer complex of zooplankton in floodplain lakes begins simultaneously with the passage of the flood; a significant diversity of species and the largest biomass increase in them in the summer months. The more often the floodplain lakes is filled with hollow waters, the higher the species diversity and the calculated indicators of plankton are in it. The factors that register the signs of zooplankton development in the caught lakes are revealed: the frequency of flooding, water temperature, the content of consumption for a number of taxa — the gas regime. Studies have shown that that the zooplankton of the caught reservoirs is subject to increased impact of the communities of the special territory of rivers and lakes of the above-floodplain terrace of the distribution of faunal diversity, increased species richness and specific species structure.

Keywords: zooplankton, floodplain lakes, environmental factors

АМБИВАЛЕНТНОСТЬ ПЛАНКТОННЫХ ВСЕЛЕНЦЕВ И ТРАНСФОРМАЦИЯ СООБЩЕСТВ

© 2024 г. И. В. Телеш^а, *, Е. Н. Науменко^б

^аЗоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^бКалининградский государственный технический университет, Калининград, Россия

*e-mail: Irena.Telesh@zin.ru

Поступила в редакцию 10.02.2023 г.

После доработки 29.03.2023 г.

Принята к публикации 17.07.2023 г.

Амбивалентность планктонных вселенцев изучена на примере экосистемных эффектов инвазийных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском заливе Балтийского моря. Исследовано влияние вселенца на таксономическую структуру и продуктивность планктона. Установлено, что в многолетнем аспекте пресс *C. pengoi* на зоопланктон сократился; численность, биомасса и продукция доминирующих видов Rotifera, Cladocera и Soperoda также снизились. Негативное воздействие *C. pengoi* на планктонное сообщество выразилось в сокращении кормовой базы молоди балтийской сельди и других рыб-планктофагов. Широкая экологическая ниша церкопагиса способствует расширению его ареала, что может привести к сокращению популяций рачков-фитофагов, усилению “цветений” воды и дальнейшему ухудшению кормовой базы рыб.

Ключевые слова: Вислинский залив, Балтийское море, зоопланктон, *Cercopagis pengoi*, продукция, Импакт-индекс, кормовая база рыб, “цветение” воды

DOI: 10.31857/S0320965224010165 **EDN:** yuyijl

ВВЕДЕНИЕ

Биологическое загрязнение водных экосистем, которое интенсифицировалось с середины XX в., вызывает серьезную озабоченность научного сообщества. Проникновение чужеродных видов в новые местообитания служит одной из причин глобальных изменений в биогеографии, которые тесно связаны с антропогенным воздействием на окружающую среду. Высокая скорость антропогенного расселения видов в новые экосистемы за последнее столетие вызывает как изменения экосистем-реципиентов, так и многочисленные, далеко идущие последствия для экономики прибрежных стран и здоровья их населения (Perrings, 2002; Алимов и др., 2004; Дгебуадзе и др., 2018; Ojaveer et al., 2021). Биологические инвазии могут оказывать значительное влияние на структуру и целостность аборигенных сообществ, и эти эффекты нередко выходят за рамки наиболее часто фиксируемых прямых экологических последствий (Feit et al., 2020). В частности, чужеродные виды могут вызывать быстрые и долгосрочные изменения в структуре и функциях экосистем — так называемые смены режимов, с серьезными последствиями для биоразнообразия, функционирования экосистемы, качества природных вод и здоровья населения (Shackleton et al., 2018). Эко-

логические последствия вселения чужеродных видов в морские экосистемы включают, помимо прочего, неоднозначные изменения трофических сетей и структуры сообществ, замещение местных видов из-за конкуренции и хищничества, а также распространение возбудителей болезней (Bax et al., 2003; Telesh et al., 2016, 2020; Ricciardi et al., 2021). В результате инвазии, с одной стороны, наблюдается увеличение биологического разнообразия водоема и нейтральный эффект вселения чужеродных видов, с другой — негативное влияние инвазии на экосистему (Ojaveer et al., 2021; Telesh, Naumenko, 2021; Vilizzi et al., 2021). В то же время, нередко отмечается запаздывание эффекта воздействия интродуцированного вида, в том числе из-за многомерной дифференциации трофических ниш, которая смягчает пресс вселенца на аборигенные сообщества (Telesh et al., 2016, 2021; Borza et al., 2021; Telesh, Naumenko, 2021). Однако механизмы, лежащие в основе инвазионных процессов и определяющие причинно-следственные связи в популяциях и сообществах водных организмов, пока недостаточно исследованы (Fussmann, Heber, 2002; Hillebrand et al., 2018). Это затрудняет прогностическое моделирование трансформации сообществ и оценку устойчивости водных экосистем к внешним стрессовым

воздействиям, например, биологическим инвазиям или “цветению” воды из-за токсичных и потенциально токсичных микроорганизмов (Karlson et al., 2021; Telesh et al., 2021). Выявление закономерностей протекания этих процессов требует знаний многолетней динамики состава, структуры и количественного развития водных сообществ.

Распресненные заливы, лагуны и эстуарии Балтийского моря, берега которых густо населены, и поэтому их прибрежные водные экосистемы подвержены усиленному антропогенному воздействию, служат эффективными природными “фильтрами” — буферными зонами между суши и морем. В частности, одним из таких водоемов является Вислинский (Калининградский) залив, расположенный в юго-восточной части Балтийского моря и по гидрологическому режиму представляющий собой полуоткрытый эстуарий лагунного типа. Этот водоем солоноватоводный; его водный баланс в основном состоит из поступления морских вод через Балтийский пролив и стока рек, наиболее крупная из которых — р. Преголя. Соленость в заливе колеблется от 1–3‰ весной до 3.5–8‰ летом; температура воды летом в многолетнем аспекте составляет в среднем 20.5°C, в отдельные периоды повышается до 25°C (Chubarenko, 2008; Chubarenko, Zakirov, 2021). По величине первичной продукции (в среднем 316–512 г С/(м² · год)) водоем можно отнести к эвтрофным (Александров, 2010). Вислинский залив, находясь в зоне интенсивной судоходной, прочей хозяйственной и рекреационной деятельности, неоднократно подвергался инвазиям чужеродных видов, одним из которых стал *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891), Понто-Каспийский хищный вид планктонных кладоцер, впервые обнаруженный в этом водоеме в 1999 г. (Науменко, Полунина, 2000).

Целью данного исследования было изучить неоднозначную роль планктонных вселенцев в экосистеме Вислинского залива Балтийского моря на примере *C. pengoi* и дать анализ динамики его воздействия на аборигенное планктонное сообщество. Особое внимание было уделено рассмотрению возможного влияния популяции этих инвазийных хищников на структурно-функциональную трансформацию планктонных сообществ, способствующую усилению вредоносного “цветения” воды, вызываемого потенциально токсичными видами водорослей, и снижению рыбопродуктивности в регионе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования послужили пробы зоопланктона, собранные в 1999–2020 гг. в режиме гидробиологического мониторинга российской части Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря. Пробы отбирали 5-литровым планктонообатометром ДК один раз

в месяц, с мая по октябрь, на девяти стандартных станциях, расположенных согласно гидрологическому делению водоема (рис. 1). Пробы брали с трех горизонтов — поверхностного (0.5 м), среднего (1.0–1.5 м) и нижнего (>2.5 м), фильтровали через газ с размером ячеек 147 мкм и фиксировали 4%-ным формалином с сахарозой. Камеральную обработку проб зоопланктона осуществляли счетным методом Гензена по общепринятой методике (Киселев, 1969; Салазкин и др., 1984). У ракообразных выделяли размерно-возрастные группы, которые соответствовали линьке у кладоцер и стадиям развития у веслоногих ракообразных. Науплий подразделяли на ортонауплии и метанауплии, копеподитов — на I–III и IV–V стадии, половозрелых особей — на самцов, самок без яйцевых мешков и самок с яйцевыми мешками. У всех половозрелых самок подсчитывали количество яиц в марсупиях и яйцевых мешках. *Cercopagis pengoi* делили на размерные группы от 0.50 мм до 3.00 мм с интервалом 0.25 мм.

Биомассу организмов определяли по зависимостям массы тела от длины особи (Балушкина, Винберг, 1979а, 1979б). Для расчета функциональных характеристик зоопланктона, скорости его продуцирования и интегральной продукции использовали программу Е.В. Шукиной, в основу алгоритма которой положены общепринятые способы определения продукции водных организмов (Алимов и др., 2013). Исходными данными для расчета продукции зоопланктона служили: численность организмов, средняя длина особи, стадия развития особи (для копепод), начало размерного интервала (для кладоцер), плодовитость, температура воды. При внесении температурных поправок коэффициент Q_{10} для длительности развития принимали равным 2–3, Q_{10} для скорости обмена — 2.25 (Иванова, 1985). Энергетический эквивалент сырого вещества гидробионтов считали равным 0.5 кал/мг (Алимов и др., 2013). Таксономическую принадлежность организмов определяли согласно современной синонимии по Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov/>).

Воздействие популяции *C. pengoi* на структуру и функционирование сообщества зоопланктона Вислинского залива оценивали по Импакт-индексу, расчет которого основан на соотношении рациона церкопагиса и продукции его потенциальных пищевых объектов (Телеш и др., 2001):

$$I = (N_{\text{cerco}}/N_z) \times (C_{\text{cerco}}/P_{\text{hiz}}),$$

где I — Импакт-индекс, отражающий воздействие церкопагиса на сообщество зоопланктона (безразмерная величина, изменяющаяся в пределах от 0 до 1), N_{cerco} — численность *C. pengoi* (экз./м³), N_z — общая численность зоопланктона (экз./м³),

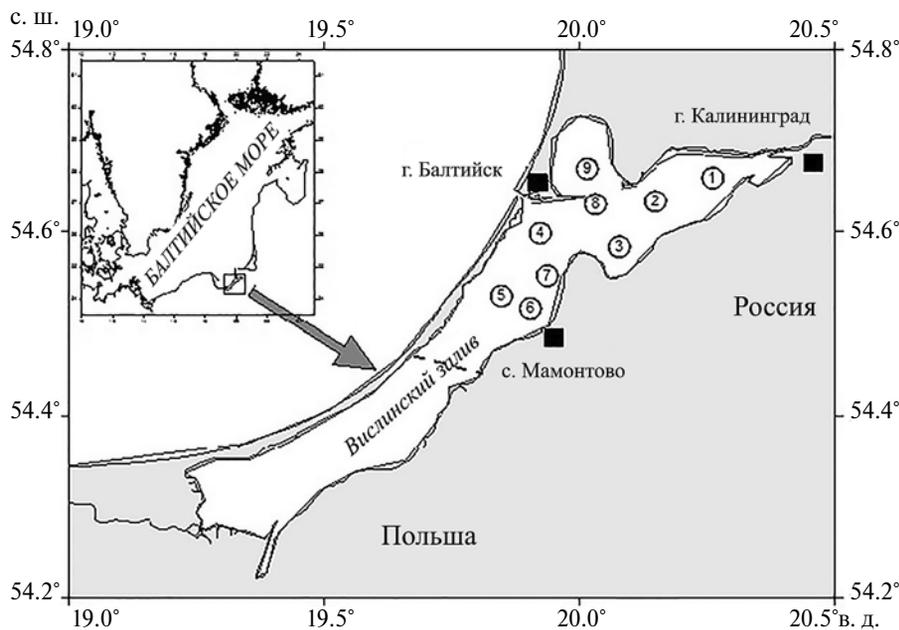


Рис. 1. Район исследований и расположение станций отбора проб зоопланктона (1–9) в Вислинском заливе.

$C_{\text{серсо}}$ — рассчитанный суточный рацион *C. pengoi* (кал./ $(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$), P_{hz} — суточная продукция нехищного зоопланктона, которым может питаться *C. pengoi* (кал./ $(\text{м}^3 \cdot \text{сут})$).

Пресс *C. pengoi* на сообщество зоопланктона оценивали в период максимальной численности вселенца. В качестве потенциальных жертв *C. pengoi* рассматривали всех нехищных ветвистоусых и веслоногих ракообразных, в том числе *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и *Acartia tonsa* (Dana, 1849).

Сравнительный анализ средних значений численности, биомассы и продуктивности выбранных групп зоопланктона проводили с использованием множественного сравнения Тьюки при уровне значимости $p < 0.05$. В тех случаях, когда различия между средними значениями были существенными ($p < 0.05$), т.е. при наличии тренда, для количественного описания этих трендов использовали модели нелинейной регрессии. Адекватность модели оценивали с помощью R^2 . Для того чтобы убрать “шумы”, при анализе материал разделяли на временные периоды: 1999–2004, 2005–2009 гг. (вселение и натурализация *Cercopagis pengoi*), 2010–2015 и 2016–2020 гг. Для статистического анализа использовали пакет программ Statistica v. 7 и языка R в R-Studio 1.0.44.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 1999–2020 гг. в сообществе мезозоопланктона Вислинского залива по численности преобладали Copepoda и Rotifera, по биомассе — Copepoda и Cla-

docera (рис. 2). Доминировали коловратки *Filinia longisetata* (Ehrenberg, 1834), *Keratella quadrata* (Müller, 1786), *Brachionus angularis* Gosse, 1851 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). Самыми многочисленными видами среди веслоногих рачков были каляноиды *Eurytemora affinis* и *Acartia tonsa*. На протяжении всего периода исследований наибольшей численностью характеризовались растительноядные ветвистоусые ракообразные *Diaphanosoma brachiurum* (Liévin, 1848). На вселенца *Cercopagis pengoi* в целом приходилась относительно небольшая доля в общей численности ветвистоусых рачков (в среднем 12.3%), в то время как его доля в общей биомассе кладоцер была довольно значительной и составляла 44.6% в среднем за 1999–2020 гг. В 2010 г. в период максимального развития *C. pengoi*, когда его среднегодовые значения численности и биомассы были 778.3 экз./ м^3 и 1346.8 мг/ м^3 соответственно, вклад вселенца достигал 70% общей численности и 99% общей биомассы кладоцер.

Среднемноголетняя биомасса доминирующего вида копепод *Eurytemora affinis*, основного кормового объекта планктоноядных рыб, была максимальной (5000 мг/ м^3) в мае 2017 г. В среднем в этот год вклад вида в общую биомассу веслоногих ракообразных достигал 70.2%, варьируя от 30% летом до 97% весной и осенью. На другой многочисленный вид копепод, *Acartia tonsa*, приходилось в среднемноголетнем аспекте 16.7% общей биомассы копепод с вариациями от 1.2% весной и осенью до 64.3% летом. Сезонная динамика биомассы ведущих видов копепод была тесно связана с динамикой *Cercopagis pengoi* (рис. 3).

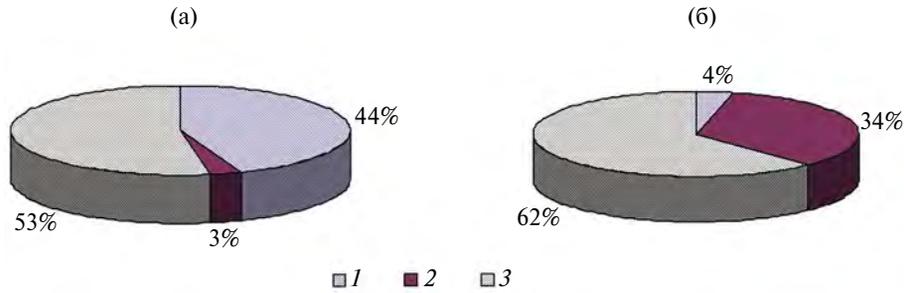


Рис. 2. Среднеголетняя структура зоопланктона Вислинского залива по численности (а) и биомассе (б). 1 – Rotifera, 2 – Cladocera, 3 – Copepoda.

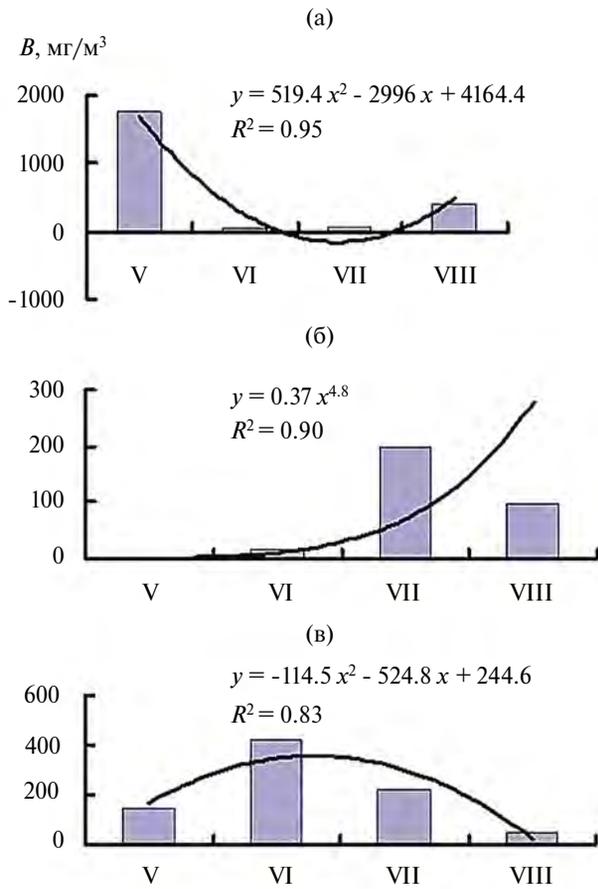


Рис. 3. Среднеголетняя сезонная динамика биомассы (B) доминирующих видов ракообразных в Вислинском заливе: а – *Eurytemora affinis*; б – *Acartia tonsa*; в – *Cercopagis pengoi*.

Анализ многолетних данных позволил выявить тенденцию к снижению численности и биомассы коловраток и клadoцeр в зоопланктоне Вислинского залива. У веслоногих ракообразных также в целом наблюдали долгосрочную тенденцию к снижению количественного развития (рис. 4, 5). Биомасса *Eurytemora affinis* после

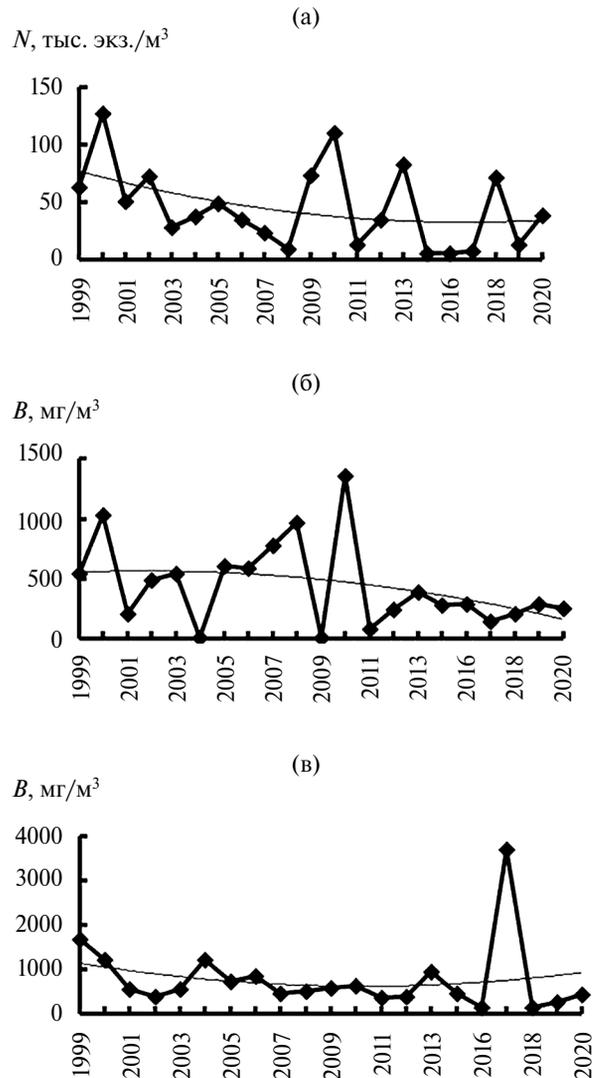


Рис. 4. Многолетняя динамика численности (N) Rotifera (а) и биомассы (B) Cladocera (б) и Copepoda (в) в Вислинском заливе в 1999–2020 гг.

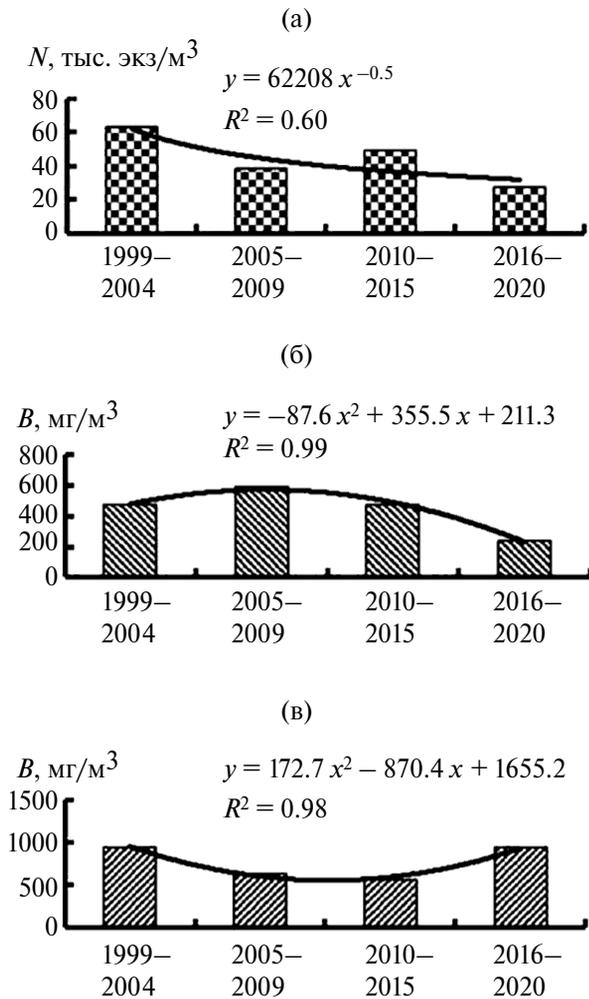


Рис. 5. Тренды многолетних изменений численности (N) Rotifera (а) и биомассы (B) Cladocera (б) и Copepoda (в) в Вислинском заливе в 1999–2020 гг.

длительного достоверного снижения в последний период (2016–2020 гг.) показала тенденцию к росту (рис. 6а) на фоне сокращения биомассы вселенца *Cercopagis pengoi* (рис. 6в). Долгосрочная динамика биомассы *Acartia tonsa* отражала обратную тенденцию и демонстрировала пологий куполообразный тренд с уменьшением биомассы в течение последнего десятилетия (рис. 6б). Удельная скорость продукции *Eurytemora affinis* закономерно снижалась (рис. 7).

Влияние пресса хищников *Cercopagis pengoi* на зоопланктон оценивали по Импакт-индексу во время максимального развития популяции этих рачков. Значения Импакт-индекса отрицательно коррелировали со среднемесячной суточной продуктивностью наиболее массовых копепод (*Eurytemora affinis*) в те же месяцы. Максимальные значения воздействия хищного планктонного вселенца обычно регистрировали в июне (рис. 8).

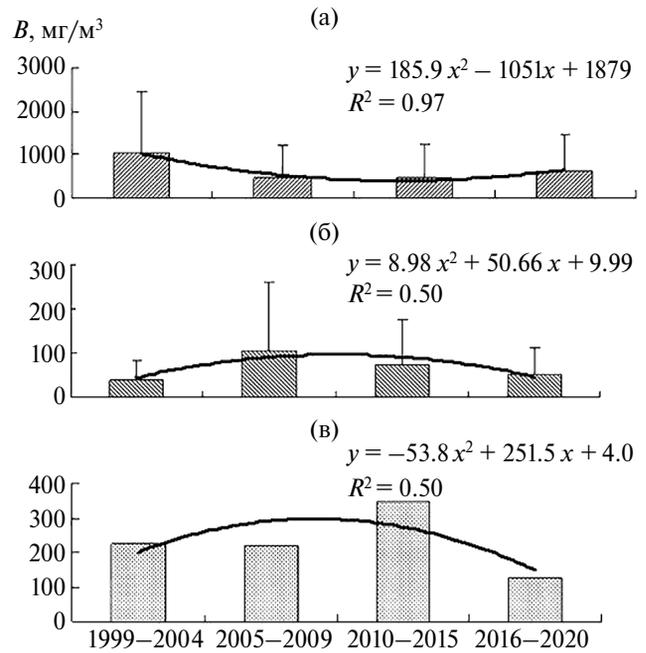


Рис. 6. Среднеголетняя динамика биомассы (B) доминирующих видов Copepoda в Вислинском заливе. (а) — *Eurytemora affinis*; (б) — *Acartia tonsa* (указаны значения стандартного отклонения, $+\sigma$); (в) — *Cercopagis pengoi*.

В последующие месяцы — в июле и августе, т.е. после наивысшего пресса *Cercopagis pengoi* на зоопланктон, продукция *Eurytemora affinis* существенно снижалась (рис. 8). Этот результат позволил сделать вывод, что науплии и копеподиты младших стадий *E. affinis* служили предпочтительной пищей для церкопагиса в Вислинском заливе.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Воздействие видов-вселенцев может различаться в зависимости от абиотических условий в водоеме, структуры аборигенных сообществ и размеров экологических ниш чужеродных видов. Экологическая ниша хищного *Cercopagis pengoi*, нативного вида из Понто-Каспийского бассейна, вторгшегося в Балтийское море в 1992 г. (Ojaveer, Lumberg, 1995), довольно обширна. Так, *C. pengoi* очень устойчив к широкому диапазону солености и может населять как пресные воды, например, Великие озера Северной Америки (Laxson et al., 2003), так и морские — Южный Каспий с соленостью 12‰ (Bagheri et al., 2014). Исследования, выполненные в эстуарии р. Нева (восточная часть Финского залива, Балтийское море), показали, что биомасса *C. pengoi* была самой высокой при солености 2.6‰ и температуре воды $\sim 18^\circ\text{C}$ (Golubkov et al., 2020). Эти результаты согласуются с более ранними выводами, что *C. pengoi* занимает широкую экологическую нишу в олигогалинных

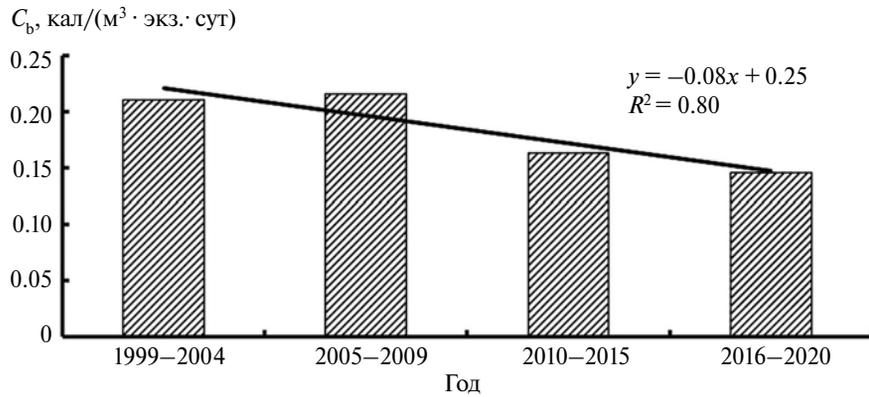


Рис. 7. Суточная удельная скорость продукции (C_b) *Eurytemora affinis*.

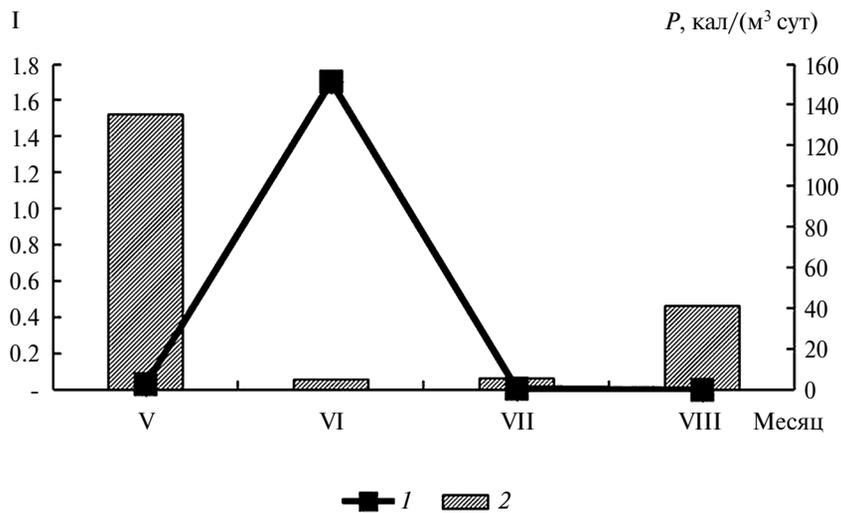


Рис. 8. Среднемесячная (май–август) динамика Импакт-индекса I (1) и суточной продукции P (2) *Eurytemora affinis* в Вислинском заливе (1999–2020 гг.).

и мезогалинных водах Балтики. Установлено, что в разных районах Балтийского моря этот вид чаще всего обитает при солёности 0.3–6.0‰ и температуре 4–24°C (Ojaveer et al., 2004; Bielecka et al., 2014; Rowe et al., 2016; Helenius et al., 2017; Науменко, 2018).

По соотношению основных таксономических групп зоопланктон солоноватоводного Вислинского залива можно характеризовать как рачковый, т.к. по биомассе в нем преобладают ветвистосусые и веслоногие ракообразные. Характерно, что даже в нестабильных условиях среды при значительных флуктуациях солёности воды (Chubarenko, Zakirov, 2021) соотношение таксономических групп в зоопланктоне этого залива относительно постоянное (Науменко, 2018).

До вселения крупного хищника *C. pengoi* в планктонное сообщество Вислинского залива в 1999 г.

(Науменко, Полунина, 2000) относительная биомасса веслоногих ракообразных в зоопланктоне залива летом достигала 70%. В результате натурализации *C. pengoi* в планктонном сообществе отмечено снижение доли *Soropoda* летом в общей биомассе зоопланктона более чем вдвое, до 30% (Науменко, Телеш, 2019). Одновременно возросла роль мелких *Rotifera* (44%). В то же время летом, как правило, преобладали науплии и копеподиты младших стадий *Eurytemora affinis* и *Acartia tonsa*, что также способствовало сокращению биомассы копепод. Снижение биомассы копепод, служащих основной пищей молоди балтийской сельди и других рыб-планктофагов, негативно сказалось на состоянии их кормовой базы (Науменко, Телеш, 2019).

Вселение и натурализация нового планктонного хищника *C. pengoi* в Вислинский залив вы-

звали как положительные, так и отрицательные эффекты. Основным положительным эффектом послужило увеличение биологического разнообразия зоопланктона. Новый хищник способствовал перестройке пелагической трофической сети, что увеличило устойчивость сообщества зоопланктона в стрессовых условиях (Науменко, Телеш, 2019). Также этот вселенец повысил пищевую конкуренцию в планктонных и бенто-пелагических системах между несколькими видами беспозвоночных и рыб (Kotta et al., 2004; Ojaveer et al., 2004), стимулируя обмен энергией в сообществе и усиливая бенто-пелагические связи. Другая положительная роль *C. pengoi* в том, что в летний период он может составлять значительную долю в рационе основных видов планктоноядных рыб Вислинского залива и особенно молоди балтийской сельди (Науменко, Ушакова, 2018). Показано, что этот вид входит в рацион трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758), девятииглой колюшки *Pungitius pungitius* (Linnaeus, 1758), балтийской сельди (салаки) *Clupea harengus membras* (Linnaeus, 1760) и шпрота *Sprattus sprattus* (Linnaeus, 1758) в Балтийском море (Gorokhova et al., 2004; Ojaveer et al., 2004). Более того, *Cercopagis pengoi* может составлять до 83% рациона балтийской сельди (Ojaveer, Lumberg, 1995) и до 100% рациона девятииглой колюшки (Lankov et al., 2010).

Однако наряду с положительными имеют также и негативные последствия вселения *C. pengoi* в Вислинский залив. В частности, в летний период снижается биомасса доминирующего вида зоопланктона *Eurytemora affinis* на фоне увеличения биомассы и пресса хищного питания *Cercopagis pengoi*. Это способствует ухудшению кормовой базы рыб-планктофагов, поскольку потребление церкопагисов может негативно сказываться на молоди рыб из-за травмирования их желудочно-кишечного тракта длинным и острым крючковатым хвостовым придатком этих крупных рачков (Antsulevich, Välipakka, 2000). Поэтому многие виды рыб избегают питания этими кладоцерами (Lankov, 2010).

Восстановление кормовой базы рыб-планктофагов в Вислинском заливе после негативного воздействия пресса *C. pengoi* обычно начинается только в июле–августе, в результате заноса предпочтительного пищевого объекта рыб — массового вида веслоногих ракообразных *Acartia tonsa*, из Балтийского моря с нагонными ветровыми течениями, которые преобладают в этот период (Szydłowski et al., 2019). Наши исследования показали, что хищничество *Cercopagis pengoi* в значительной степени определяет закономерное снижение удельной скорости продуцирования биомассы и результирующей продукции также и другого доминирующего вида веслоногих ракообразных, *Eurytemora affinis* (Науменко, Телеш, 2019). В настоящее время

наиболее значимым негативным воздействием *Cercopagis pengoi* на планктонное сообщество Вислинского залива можно считать пресс популяции этого вселенца на коловраток и веслоногих ракообразных, что ухудшает кормовую базу молоди и взрослых рыб-планктофагов и негативно сказывается на воспроизводстве рыбных запасов весенне-нерестующей балтийской сельди и нативных видов планктоноядных рыб Вислинского залива.

Кроме того, интенсивная элиминация церкопагисом рачков-фильтраторов и, таким образом, снижение контроля фитопланктона “сверху” может способствовать массовому развитию водорослей, вызывающему вредоносное “цветение” воды. Это, в свою очередь, создает риск повышения вероятности новых инвазий и опасность интенсификации цветения за счет уже натурализовавшихся одноклеточных планктонных протистов. Примером может служить потенциально токсичный вид динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (Ostenfeld) J.D. Dodge, 1975 (который сам не синтезирует токсины, но высокая концентрация его вторичных метаболитов может быть токсичной), эффективно осваивающий освобождающиеся ниши в прибрежных морских экосистемах (Telesh et al., 2016, 2020), включая Вислинский залив Балтики (Дмитриева, 2018). В частности, предыдущими исследованиями была дана оценка популяционной динамики динофлагеллят *Prorocentrum cordatum*, способных формировать массовое “цветение” воды, и их потенциальных потребителей — неритических копепод *Acartia tonsa*, служащих излюбленной пищей промысловых пелагических рыб в Вислинском заливе (Telesh et al., 2020). Мета-анализ доступных опубликованных данных показал, что в настоящее время в Балтийском море популяции обоих видов (динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* и копепод *Acartia tonsa*) продолжают увеличивать свою численность. Установлено также, что основные параметры среды, необходимые для успешного развития *Prorocentrum cordatum*, сходны с таковыми для размножения *A. tonsa*, а периоды времени, в течение которых популяции обоих видов достигают максимального размера, в значительной мере совпадают (Telesh et al., 2020). Эти сведения косвенно указывают на возможность контроля цветения, вызываемого вредоносными протистами, “сверху” (рис. 9). Однако угнетение популяции копепод *Acartia tonsa* вследствие элиминации их церкопагисом неизбежно будет препятствовать этому контролю.

Расчеты показали, что в нынешних условиях регулирование “цветения” воды из-за потенциально токсичных динофлагеллят *P. cordatum* посредством их потребления копеподами *A. tonsa* маловероятно вследствие различий экологических ниш этих организмов по предпочтительным

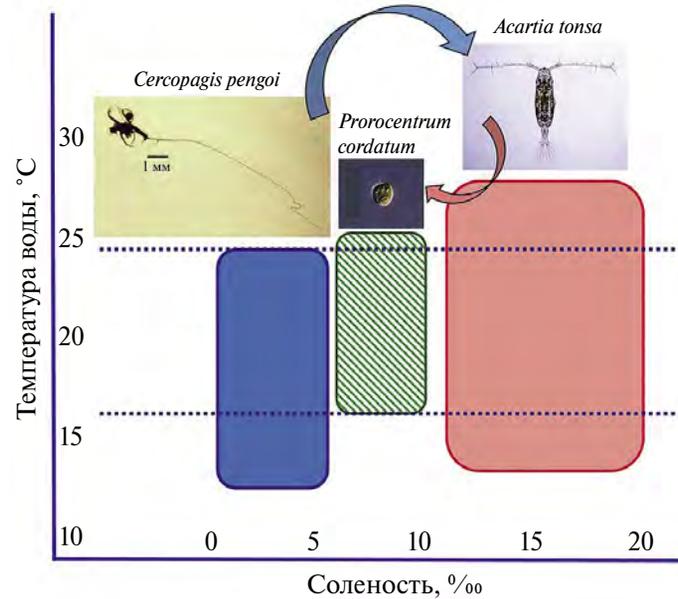


Рис. 9. Концептуальная модель трофических взаимодействий (стрелки) и относительных размеров экологических ниш (солености, температуры воды) хищных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (фото И.В. Телеш; линейка 1 мм), потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* (фото из открытых источников; 20 мкм) и веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* (фото Л.С. Светличного) в Балтийском море. Пунктиром отмечен диапазон перекрытия температурных ниш видов.

показателям солености воды (Telesh et al., 2020). Между тем, продолжающиеся процессы эвтрофирования и опреснения прибрежных вод Балтики, а также глобальное изменение климата в сторону его потепления (Vuorinen et al., 2015) способны сместить структурное равновесие в фитопланктоне в направлении преобладания токсичных и потенциально токсичных видов водорослей, формирующих вредоносные цветения (Telesh, Naumenko, 2021). Этот вывод подтверждается также и существенным перекрытием температурных ниш *Cercopagis pengoi*, *Acartia tonsa* и *Prorocentrum cordatum* (рис. 9). В этой связи дальнейшие исследования экологических ниш и особенностей межпопуляционных взаимодействий хищных ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi*, потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum cordatum* и их потребителей — неритических копепод *Acartia tonsa* необходимы для адекватной интерпретации сложных инвазионных процессов, происходящих в прибрежных водах Балтийского моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Амбивалентность хищных ветвистоусых вселенцев *C. pengoi* выражается в их неоднозначной и многоплановой роли в планктонном сообществе. С одной стороны, вселение этих ракообразных в Вислинский залив Балтийского моря обеспечило увеличение видового разнообразия планктонного сообщества, удлинит трофическую цепь,

интенсифицировало потоки энергии и расширило кормовую базу некоторых видов рыб. С другой стороны, *C. pengoi* конкурирует за пищу с молодью рыб, а пресс его хищного питания отрицательно влияет на продуктивность нехищного зоопланктона и его способность контролировать развитие водорослей, вызывающих “цветение” воды. В итоге роль *C. pengoi* в Вислинском заливе может быть охарактеризована как преимущественно негативное воздействие планктонного вселенца, модифицирующего пелагическое сообщество. Учитывая широкую экологическую нишу церкопагиса, его относительно крупные размеры и хищничество как преимущественный способ питания, можно предположить дальнейшее расширение ареала *C. pengoi* в прибрежных акваториях Балтики и, как следствие, усиление трансформации планктонных сообществ, приводящее к интенсификации вредоносных “цветений” воды, снижению качества природных вод и сокращению кормовой базы рыб.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 22-14-00056).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров С.В. 2010. Первичная продукция планктона в лагунах Балтийского моря (Вислинский

- и Куршский заливы). Калининград: Атлант НИРО.
- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. СПб: Наука.
- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. 2004. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК. С. 16.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979а. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. Л.: ЗИН АН СССР. С. 58.
- Балушкина Е.В., Винберг Г.Г. 1979б. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных // Общие основы изучения водных экосистем. Л.: Наука. С. 169.
- Дебугадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). М.: Тов-во науч. изд. КМК.
- Дмитриева О.А. 2018. Встречаемость и многолетняя динамика вида-вселенца динофитовых водорослей *Prorocentrum minimum* в Вислинском заливе Балтийского моря в 2002–2010 годах // Тр. АтлантНИРО. Т. 2. № 1(5). Калининград: АтлантНИРО. С. 29.
- Иванова М.Б. 1985. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоёмов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктонологии. Л.: Наука.
- Науменко Е.Н. 2018. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 29.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. 2000. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea, Cladocera) — новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря // Виды-вселенцы в европейских морях России. Сб. науч. тр. ММБИ КНЦ РАН, Апатиты. С. 121.
- Науменко Е.Н., Телеш И.В. 2019. Воздействие вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) на структурно-функциональную организацию зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 64.
- Науменко Е.Н., Ушакова А.Ю. 2018. Спектры питания молоди рыб Вислинского залива Балтийского моря // Изв. Калининград. гос.-техн. ун-та. Т. 51. С. 13.
- Салазкин А.А., Иванова М.Б., Огородникова В.А. 1984. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ.
- Телеш И.В., Большагин П.В., Панов В.Е. 2001. Количественная оценка воздействия вида-вселенца *Cercopagis pengoi* (Crustacea: Onychopoda) на структуру и функционирование планктонного сообщества в Финском заливе Балтийского моря // Докл. акад. наук. Т. 377. № 3. С. 427. <https://doi.org/10.1023/a:1019278212086>
- Antsulevich A., Välipakka P. 2000. *Cercopagis pengoi* — new important food object of the Baltic herring in the Gulf of Finland // Int. Rev. Hydrobiol. V. 85. P. 609. [https://doi.org/10.1002/1522-2632\(200011\)85:5/6<609:AID-IROH609>3.0.CO;2-S](https://doi.org/10.1002/1522-2632(200011)85:5/6<609:AID-IROH609>3.0.CO;2-S)
- Bagheri S., Niermann U., Mansor M., Yeok F.S. 2014. Biodiversity, distribution and abundance of zooplankton in the Iranian waters of the Caspian Sea off Anzali during 1996–2010 // J. Mar. Biol. Assoc. UK. V. 94. P. 129. <https://doi.org/10.1017/S0025315413001288>
- Bax N., Williamson A., Agüero M., Gonzalez E., Geeves W. 2003. Marine invasive alien species: a threat to global biodiversity // Mar. Policy. V. 27. № 4. P. 313. [https://doi.org/10.1016/S0308-597X\(03\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0308-597X(03)00041-1)
- Bielecka L., Krajewska-Sołtys A., Mudrak-Cegiołka S. 2014. Spatial distribution and population characteristics of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* in the Polish coastal zone seven years after the first record // Oceanol. Hydrobiol. Stud. V. 43. P. 201. <https://doi.org/10.2478/s13545-014-0134-y>
- Borza P., Arbačiauskas K., Zettler M.L. 2021. Multidimensional niche differentiation might buffer invasion impacts: the case of oligohaline corophiids (Crustacea: Amphipoda) in the Baltic Sea // Biol. Invasions. V. 23. P. 1891. <https://doi.org/10.1007/s10530-021-02479-7>
- Chubarenko B.V. 2008. The Vistula Lagoon // Transboundary waters and basins in the South-East Baltic. Kaliningrad: Terra Baltica. P. 37.
- Chubarenko B.V., Zakirov R.B. 2021. Water Exchange of Nontidal Estuarine Coastal Vistula Lagoon with the Baltic Sea // J. Waterway Port Coast. Ocean Eng. V. 147. № 4. P. e05021005. [https://doi.org/10.1061/\(ASCE\)WW.1943-5460.0000633](https://doi.org/10.1061/(ASCE)WW.1943-5460.0000633)
- Feit B., Dempster T., Jessop T.S., Webb J.K., Letnic M. 2020. A trophic cascade initiated by an invasive vertebrate alters the structure of native reptile communities // Global Change Biol. V. 26. № 5. P. 2829. <https://doi.org/10.1111/gcb.15032>
- Fussmann G., Heber G. 2002. Food web complexity and chaotic population // Ecol. Lett. V. 5. P. 394. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2002.00329.x>
- Golubkov M.S., Litvinchuk L.F., Golubkov S.M. 2020. Effects of environmental gradients on the biomass of alien *Cercopagis pengoi* in the Neva Estuary // Front. Mar. Sci. V. 7. P. e573289. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.573289>
- Gorokhova E., Fagerberg T., Hansson S. 2004. Predation by herring (*Clupea harengus*) and sprat (*Sprattus sprattus*) on *Cercopagis pengoi* in a western Baltic Sea bay // ICES J. Mar. Sci. V. 61. P. 959. <https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.06.016>

- Helenius L.K., Leskinen E., Lehtonen H., Nurminen L.* 2017. Spatial patterns of littoral zooplankton assemblages along a salinity gradient in a brackish sea: A functional diversity perspective // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 198. P. 400.
<https://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.08.031>
- Hillebrand H., Langenheder S., Lebret K. et al.* 2018. Decomposing multiple dimensions of stability in global change experiments // *Ecol. Lett.* V. 21. P. 21.
<https://doi.org/10.1111/ele.12867>
- Karlson B., Andersen P., Arneborg L. et al.* 2021. Harmful algal blooms and their effects in coastal seas of Northern Europe // *Harmful Algae.* V. 102. P. e101989.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2021.101989>
- Kotta J., Simm M., Kotta I. et al.* 2004. Factors controlling long-term changes of the eutrophicated ecosystem of Pärnu Bay, Gulf of Riga // *Hydrobiologia.* V. 514. P. 259.
<https://doi.org/10.1023/B:hydr.0000018224.56324.44>
- Lankov A., Ojaveer H., Simm M. et al.* 2010. Feeding ecology of pelagic fish species in the Gulf of Riga (Baltic Sea): The importance of changes in the zooplankton community // *J. Fish Biol.* V. 77. № 10. P. 2268.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02805.x>
- Laxson C.L., McPhedran K.N., Makarewicz J.C. et al.* 2003. Effects of the nonindigenous cladoceran *Cercopagis pengoi* on the lower food web of Lake Ontario // *Freshwater Biol.* V. 4. P. 2094.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01154.x>
- Ojaveer H., Kotta J., Outinen O. et al.* 2021. Meta-analysis on the ecological impacts of widely spread non-indigenous species in the Baltic Sea // *Sci. Total Environ.* V. 786. P. e147375.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147375>
- Ojaveer H., Lumberg A.* 1995. On the role of *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) in Pärnu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem // *Proc. Estonian Acad. Sci., Ser. Ecol.* V. 5. P. 20.
<https://www.researchgate.net/publication/29725481>
- Ojaveer H., Simm M., Lankov A.* 2004. Population dynamics and ecological impact of the non-indigenous *Cercopagis pengoi* in the Gulf of Riga (Baltic Sea) // *Hydrobiologia.* V. 522. P. 261.
<https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000029927.91756.41>
- Perrings C.* 2002. Biological invasions in aquatic systems: The economic problem // *Bull. Mar. Sci.* V. 70. № 2. P. 541.
<https://www.researchgate.net/publication/233675727>
- Ricciardi A., Iacarella J.C., Aldridge D.C. et al.* 2021. Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change // *Environ. Rev.* V. 29. P. 119.
<https://doi.org/10.1139/er-2020-0088>
- Rowe O.F., Guleikova L., Brugel S. et al.* 2016. A potential barrier to the spread of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Northern Baltic Sea // *Reg. Stud. Mar. Sci.* V. 3. P. 8.
<https://doi.org/10.1016/j.rsma.2015.12.004>
- Shackleton R.T., Biggs R., Richardson D.M., Larson B.M.H.* 2018. Social-ecological drivers and impacts of invasion-related regime shifts: consequences for ecosystem services and human wellbeing // *Environ. Sci. Policy.* V. 89. P. 300.
<https://doi.org/10.1016/j.envsci.2018.08.005>
- Szydłowski M., Kolarski T., Zima P.* 2019. Impact of the artificial strait in the Vistula Spit on the hydrodynamics of the Vistula Lagoon (Baltic Sea) // *Water.* V. 11. № 5. P. e990.
<https://doi.org/10.3390/w11050990>
- Telesh I.V., Khanaychenko A.N., Skarlato S.O.* 2020. The interplay of two invaders: can blooms of the potentially toxic dinoflagellates *Prorocentrum cordatum* be down-regulated by the neritic copepods *Acartia tonsa*? // *Protistology.* V. 14. P. 103.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2020-14-3-1>
- Telesh I.V., Naumenko E.N.* 2021. The impact of nuisance planktonic invaders on pelagic communities: a review of the Baltic Sea case studies // *Protistology.* V. 15. № 4. P. 206.
<https://doi.org/10.21685/1680-0826-2021-15-4-2>
- Telesh I.V., Schubert H., Skarlato S.O.* 2016. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae.* V. 59. P. 100.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2016.09.006>
- Telesh I., Schubert H., Skarlato S.* 2021. Abiotic stability promotes dinoflagellate blooms in marine coastal ecosystems // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* V. 251. P. e107239.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107239>
- Vilizzi L., Copp G.H., Hill J.E. et al.* 2021. A global-scale screening of non-native aquatic organisms to identify potentially invasive species under current and future climate conditions // *Sci. Total Environ.* V. 788. P. e147868.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.147868>
- Vuorinen I., Hänninen J., Rajasilta M. et al.* 2015. Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas — implications for environmental monitoring // *Ecol. Indic.* V. 50. P. 196.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.10.019>

Ambivalence of Planktonic Invaders and Transformation of Communities

I. V. Telesh^{1, *} and E. N. Naumenko²

¹*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

²*Kaliningrad State Technical University, Kaliningrad, Russia*

*e-mail: Irena.Telesh@zin.ru

The ambivalence of planktonic invaders has been studied using the example of ecosystem effects of the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. The influence of the invader on the taxonomic structure and productivity of plankton is studied. It is discovered that, in the long term, the predation pressure of *C. pengoi* on zooplankton has decreased; the abundance, biomass, and production of the dominant species Rotifera, Cladocera, and Copepoda also declined. The negative impact of *C. pengoi* on the planktonic community is reflected in a reduction in the food supply of juvenile Baltic herring and other planktivorous fish. The wide ecological niche of *Cercopagis* contributes to the expansion of its range, which can lead to a reduction in populations of phytophagous crustaceans, increased water blooms, and the further deterioration of the food supply of fish.

Keywords: Vistula Lagoon, Baltic Sea, zooplankton, *Cercopagis pengoi*, production, Impact Index, fish food supply, harmful algae bloom

УДК 597.08.591.3.574.52

ИХТИОПЛАНКТОН СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ В УСЛОВИЯХ ПРОЛОНГИРОВАНИЯ ЛЕТНЕГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО СЕЗОНА 2020 Г.

© 2024 г. Т. Н. Климова^а, А. А. Субботин^а, И. В. Вдодович^{а, *},
Ю. А. Загородняя^а, Д. А. Забродин^а

^аИнститут биологии южных морей им. А.О. Ковалевского Российской академии наук,
Севастополь, Россия

*e-mail: vdodovich@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2022 г.

После доработки 05.04.2023 г.

Принята к публикации 28.07.2023 г.

Представлены данные о видовом разнообразии и пространственном распределении ихтиопланктона в шельфовых и глубоководных акваториях северной части Черного моря у Крымского полуострова и берегов Кавказа в условиях пролонгирования летнего гидрологического сезона 2020 г. на сентябрь–октябрь. Сохранение осенью характерных для летнего нерестового сезона высоких поверхностных температур способствовало продолжению результативного нереста тепловодных рыб. В ихтиопланктоне идентифицировано 19 видов рыб из 12 семейств. Максимальная численность икры была 302 экз./м², личинок — 58 экз./м². Доминировали икра и личинки массового промыслового вида *Engraulis encrasicolus* (L., 1758), чьи доли в общей численности достигали 91.8 и 79.0% соответственно. Наибольшее скопление ихтиопланктона наблюдали в районах с минимальной динамической активностью и максимальным прогревом воды в пределах, характерных для летнего гидрологического сезона прибрежно-шельфовых квазистационарных антициклонических вихрей.

Ключевые слова: ихтиопланктон, зоопланктон, видовое разнообразие, численность, питание личинок, гидрологический режим, Азово-Черноморский бассейн

DOI: 10.31857/S0320965224010177 EDN: yuwore

ВВЕДЕНИЕ

Климатические изменения, наблюдаемые с начала 1990-х гг., оказали наибольшее влияние на экосистемы морей умеренного пояса, имеющих четкие сезонные различия океанографических характеристик. Для таких морей сезонность океанологических процессов, влияя на изменение условий обитания и воспроизводство морских организмов, лежит в основе многих биологических циклов и определяет время наступления и длительность биологических сезонов, видовое разнообразие, численность, пространственное распределение, поведение и миграции различных гидробионтов, а также на трофические взаимоотношения в сообществах (Edwards, Richardson, 2004; Visser, Both, 2005; Cuttitta et al., 2016; Auth et al., 2017; Asch et al., 2019; Rogers, Dougherty, 2019). Особенно ярко связь между гидрологическими и биологическими сезонами проявляется в морях Азово-Черноморского бассейна с глубоководным Черным морем и мелководным Азовским с резко

выраженными особенностями формирования сезонной изменчивости гидрологического режима (Oguz et al., 2003; Kubryakov et al., 2016; Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020).

В Азовском море повышение температуры воды в летние месяцы, уменьшение пресной составляющей водного баланса, усиление адвекции черноморских вод в последнее десятилетие привели к повышению солености и, в целом, к переходу экосистемы в новое состояние. Соленость Азовского моря возросла с 10–11‰ в 2006 г. до 14–15‰ в 2017 г. На смену солоноватоводным видам гидробионтов пришли морские виды из Черного моря, что привело к существенным изменениям в устоявшихся трофических взаимоотношениях в планктонном сообществе (В.П. Надолинский, Р.В. Надолинский, 2018; Yuneva et al., 2020).

В Черном море отмечено увеличение теплозапаса верхнего 100-метрового слоя, трансформация холодного промежуточного слоя в результате отсутствия периодического обновления, усиление меандрирования Основного черноморского

Сокращения: ЛГС — летний гидрологический сезон; ОГС — осенний гидрологический сезон.

течения в теплый период года, сезонные и синоптические изменения в проявлении региональных квазистационарных и синоптических термодинамических образований (прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей, прибрежных апвеллингов, вихревых диполей) и существенные изменения в параметрах гидрологических сезонов (Белокопытов, 2017; Трошенко и др., 2019; Артамонов и др., 2020; Морозов, Маньковская, 2020; Подымов и др., 2021). Изменения в гидрологическом режиме и динамике вод Черного моря и отдельных его акваторий привели к смещению сроков летнего и зимнего нерестовых сезонов, а в ряде случаев, к их перекрытию в начальной и конечной фазах гидрологических сезонов, к снижению размерно-массовых характеристик личинок рыб в период постэмбрионального развития, существенным изменениям их кормовой базы (Klimova, Podrezova, 2018; Климова и др., 2021, 2022; Klimova et al., 2021; Загородняя и др., 2022).

Данных о состоянии ихтиопланктона в связи с произошедшими изменениями в гидрологическом режиме Черного моря в его западной и южной частях за последние годы, к сожалению, мало. Видовой состав и численность ихтио- и зоопланктона описаны для прибрежной зоны Румынии (Totoiu et al., 2019). По юго-восточной части Черного моря представлены сведения о видовом составе и распределении ихтиопланктона с января по ноябрь 2009 г. (26 видов) (Sahin, Duzgunes, 2019). В южной части Черного моря состояние нерестовых запасов массового промыслового вида Черного моря — европейского анчоуса (*Engraulis encrasicolus*), проанализировано в связи с температурой, соленостью и динамикой вод в июле — в разгар летнего нерестового сезона 1957 г., 1991–1996 гг. и 2013 г. (Gucu et al., 2016). Авторы отметили увеличение численности икры и личинок европейского анчоуса в июле 2013 г. на порядок по сравнению с 1996 г., что объяснили изменением путей миграции и сменой местоположения нерестилищ. Несмотря на высокую численность икры и личинок *E. encrasicolus*, эффективность нереста не превышала 16%. Для сравнения, в северной части Черного моря в июле 2019 г. эффективность ее нереста в среднем достигала 24.6%, в районе Кавказа — 30% (Климова и др., 2022).

Благодаря данным, полученным в 2016–2022 гг. в регулярных ихтиопланктонных съемках в Российской экономической зоне Черного и Азовского морей, выполненных в рамках комплексных океанографических экспедиций НИС “Профессор Водяницкий” с использованием материалов спутниковых измерений температуры поверхности моря и альтиметрических данных оценено влияние комплекса термогидродинамических факторов (температуры, солености

морской воды, общей системы течений Черного моря, апвеллингов, мезомасштабных и синоптических вихрей, фронтальных зон, зон конвергенции и дивергенции поверхностных вод) на формирование нерестовых скоплений рыб, количественное распределение ихтиопланктона, мезомасштабную пространственную и временную изменчивость локальных скоплений икры и личинок рыб в разные сезоны на фоне климатических изменений, происходящих с конца XX в.

Цель работы — анализ состояния ихтиопланктона и кормовой базы личинок рыб в северной части Черного моря в условиях пролонгирования заключительной фазы летнего гидрологического сезона 2020 г. на сентябрь–октябрь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 114-м рейсе НИС “Профессор Водяницкий” с 15 сентября по 8 октября 2020 г. на 46 комплексных станциях на шельфе и в глубоководных районах северной части Черного моря у Крымского п-ова и берегов Кавказа и четырех станциях в Азовском море. Ихтиопланктон отбирали обратно-конической сетью БР-80/113 (размер ячеек сита 400 мкм, площадь входного отверстия 0.5 м²), зоопланктон — большой сетью Джели (площадь входного отверстия 0.1 м², размер ячеек сита 145 мкм). Вертикальные ловы на глубоководных станциях проводили от нижней границы кислородного слоя ($\delta_t = 16.2$) до поверхности, на шельфовых мелководных станциях — от дна до поверхности. Всего собрано 50 ихтиопланктонных и 27 зоопланктонных проб. Видовые названия гидробионтов даны по Всемирному реестру морских видов (WoRMS, 2022). Для оценки видового разнообразия ихтиопланктона рассчитаны широко используемые индексы (Одум, 1986): индекс видового разнообразия (Shannon, Weaver, 1949), видового богатства (Simpson, 1949), доминирования (Margalef, 1958) и выровненности (Pielou, 1966).

Ихтиопланктон идентифицировали по (Дехник, 1973; Russell, 1976), зоопланктон — по (Определитель..., 1969, 1972). Численность ихтиопланктона приведена под 1 м² поверхности, зоопланктона — в 1 м³ обловленного слоя. При изучении размерного состава и особенностей питания личинок рыб использовали методику (Дука, Синюкова, 1976). Личинок вскрывали под бинокляром МБС-9 с помощью двух препаровальных игл. Извлекали содержимое кишечника, в котором пищевые объекты идентифицировали, по возможности, до уровня вида либо рода, отряда, класса, затем все объекты просчитывали и измеряли под микроскопом Nikon Eclipse 200 при увеличении $\times 40$. По морфологическим показателям

телям у личинок хамсы выделяли три размерные группы (длина личинки — TL) 1 — желточный тип питания, TL ≤ 3.5 мм; 2 — смешанный тип питания, TL 3.6–6.0 мм; 3 — экзогенный тип питания, TL 6.1–12.0 мм (Дука, Синюкова, 1976).

При описании гидрологического режима использовали экспедиционные данные вертикальных зондирований STD-комплексом “Indronaut Os320Plus”. В качестве дополнительной информации привлекали материалы спутниковых измерений температуры поверхности моря и расчетные карты геострофических и ветровых течений за летне-осенний период 2020 г. (Морской..., 2022).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Особенности гидрологического режима Черного и Азовского морей. Особенностью сезонной изменчивости термической структуры вод Черного моря в 2020 г. было позднее начало ЛГС на всей исследуемой акватории. Прогрев моря до температур 19–21°C, благоприятных для начала результативного нереста тепловодных видов рыб, а также формирование верхнего квазиоднородного слоя и сезонного термоклина произошли к концу июня. Максимальные для ЛГС поверхностные температуры (25–26°C) наблюдали с третьей декады июля до конца августа, последующее медленное понижение температуры до 21–23°C продолжалось до третьей декады октября. ОГС начался в конце октября с резкого понижения поверхностной температуры от 20.5–21.0°C до 15.5–16.0°C — в начале второй декады ноября (Морской..., 2022).

Таким образом, период исследований соответствовал заключительной фазе ЛГС. В начале съемки на всей акватории наблюдали квазиоднородное распределение поверхностной температуры от 23–24°C в водах, примыкающих к Крымскому полуострову и большей части Азовского моря, до 25.5–26°C — у берегов Кавказа (рис. 1а). К концу съемки температура понизилась до 22.5–23°C в прибрежно-шельфовой зоне Крыма и до 24.5–25°C — в северо-восточной части моря (рис. 1б). Минимальные величины температуры (22.0–22.5°C) сохранялись в глубоководных районах моря в течение всей съемки.

Стабильный дневной радиационный прогрев верхнего слоя моря и слабое ветровое волнение в августе–сентябре обеспечили в период съемки толщину верхнего квазиоднородного слоя от 15 до 25 м, соответствующую развитому ЛГС. Структура поверхностных течений с ослаблением Основного черноморского течения и с региональными особенностями проявления основных прибрежно-шельфовых квазистационарных антициклонических образований (Крымского, Керченского и Кавказского) была также характерной для ЛГС (Иванов, Белокопытов, 2011; Артамонов и др., 2020; Климова и др., 2022) (рис. 2).

Сравнительный анализ параметров гидрологических сезонов для северо-восточной части Черного моря и в Азовском море показал, что ЛГС в обеих акваториях в 2020 г. начался после резкого прогрева верхнего слоя моря с 17.0–18.0°C до 21–21.5°C в течение первой декады июня. В Азовском море максимальный прогрев вод до 26.0–26.5°C отмечен с середины третьей декады июня до второй декады августа, и сменился постепен-

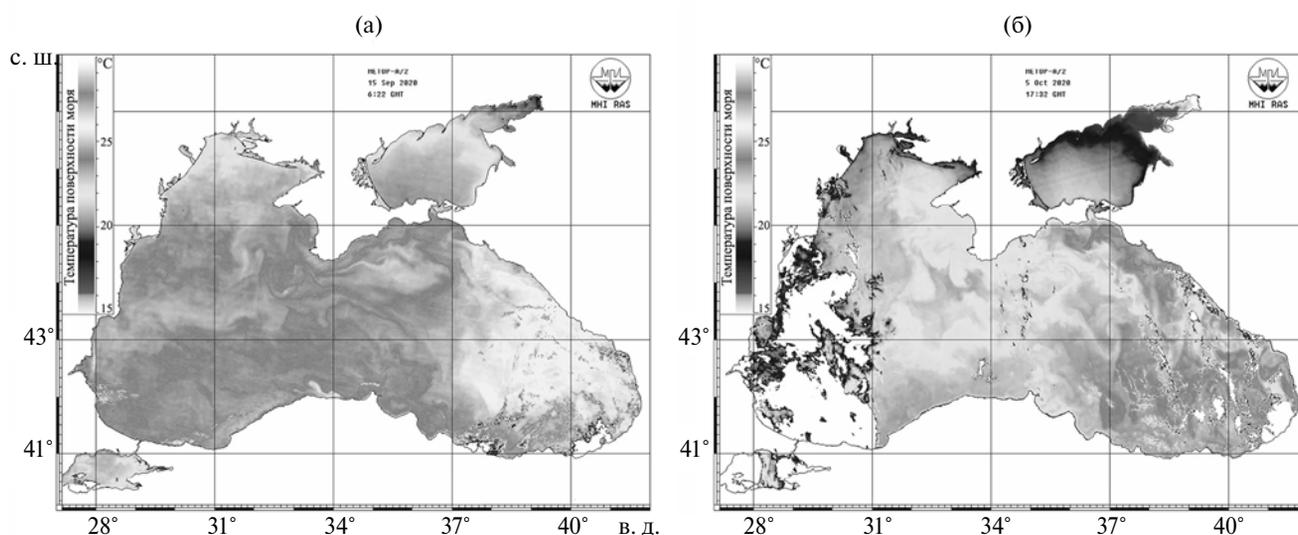


Рис. 1. Спутниковые карты распределения температуры поверхности моря в период выполнения ихтиопланктонной съемки: 15.09.2020 (а), 08.10.2020 (б) (Морской..., 2022).

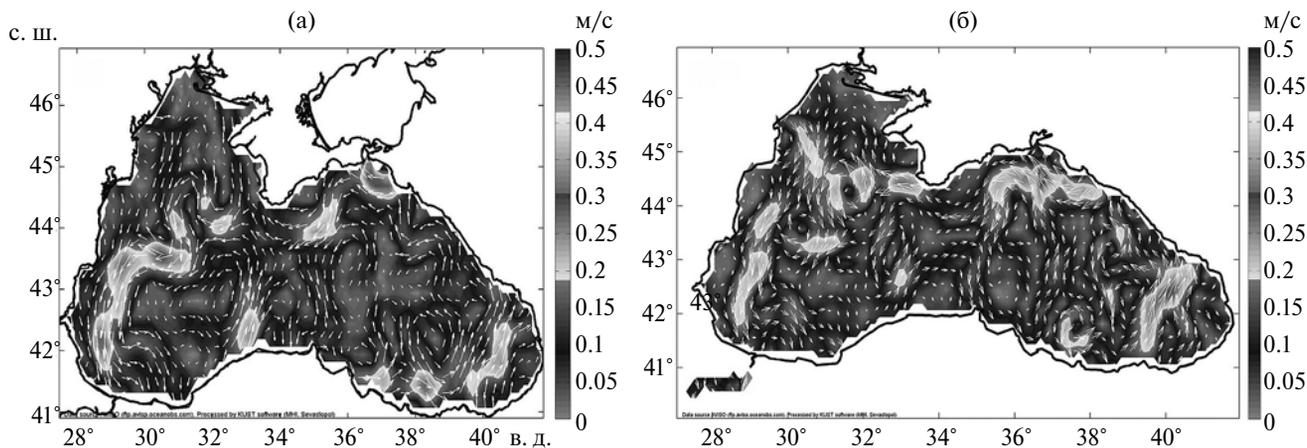


Рис. 2. Расчетные схемы геострофических течений в период исследований: август 2019 г. (а), октябрь 2020 г. (б) (Морской..., 2022). На цветовой шкале показано соответствие цифровых значений динамических скоростей геострофических течений определенным цветам.

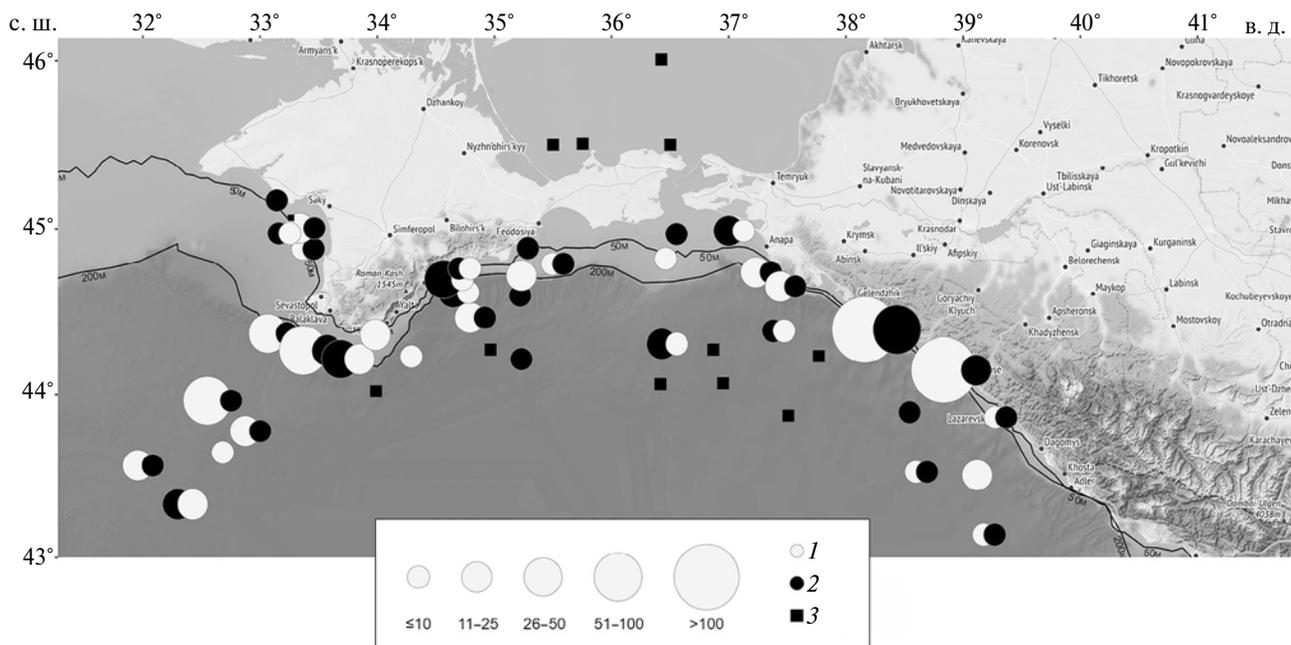


Рис. 3. Карта-схема распределения ихтиопланктона (экз./м³) в сентябре–октябре 2020 г. 1 – икра, 2 – личинки рыб, 3 – пустые пробы.

ным понижением поверхностной температуры до 23.5–24.0°C в середине сентября. Начало ОГС для Азовского моря характеризовалось резким охлаждением с 22.0–22.5°C в третьей декаде сентября до 17.0–19.0°C — в первой декаде октября (Морской..., 2022).

Ихтиопланктонные исследования. В Азовском море в конце сентября 2020 г. пробы ихтиопланктона были пустыми. В Черном море средняя численность икры была 19.3, личинок — 7.6 экз./м³. Доминировали икра и личинки *Engraulis encra-*

sicolus, чья доля в общей численности достигала 91.8 и 79.0% соответственно (рис. 3).

В черноморских пробах идентифицированы 19 видов икры и личинок рыб из 12 семейств. Тепловодные рыбы были представлены икрой и личинками 15 видов из 10 семейств, умеренноводные — четырьмя видами трех семейств. Количество видов и численность ихтиопланктона снижались от прибрежных к глубоководным районам исследований (табл. 1). В шельфовых водах ихтиопланктон отсутствовал только на од-

ной станции (в Каламитском заливе), в глубоководных районах — на семи станциях (рис. 3). На шельфе в ихтиопланктоне идентифицировано 16 видов из 12 семейств (7 видов икры и 10 видов личинок). Средняя численность икры была 23.4, личинок — 7.2 экз./м². В глубоководных районах отмечено 7 видов рыб из семи семейств — 3 вида икры и 5 видов личинок со средней численностью 15.9 и 6.4 экз./м² соответственно. Доминировала *E. encrasicolus*, доля ее икры достигала 87.3 на шельфе и 98.1% — в глубоководных районах, личинок — 80.5 и 85.9% соответственно (табл. 1).

У берегов Крыма в ихтиопланктоне отмечены 13 видов (4 — икры и 10 — личинок) из девяти семейств. Средняя численность икры была 12.5 экз./м², личинок — 6.1 экз./м². Доля икры умеренноводных видов в сумме достигала 7.8%. Максимальная численность икры (80 экз./м²) отмечена в сентябре на глубоководной станции у юго-западной части Крымского полуострова, максимальная численность личинок (36 экз./м²) — в октябре на шельфе южного берега Крыма. Минимальную численность икры (5.6 экз./м²) и личинок (4.4 экз./м²) наблюдали в Каламитском заливе, где ихтиопланктон собирали в конце съемки. В пробах доминировала тепловодная *E. encrasicolus*, доля ее икры достигала 91.5%, личинок — 82.1% (рис. 3, табл. 1).

У берегов Кавказа в ихтиопланктоне отмечено также 13 видов из девяти семейств (8 видов икры и 7 видов личинок). Средняя численность икры (31.1 экз./м²) значительно превышала таковую в районе Крыма, численность личинок была 7.1 экз./м². Здесь зарегистрирована максимальная численность ихтиопланктона за весь период исследований. Численность икры на траверзе г. Туапсе достигала 302 экз./м², личинок на траверзе г. Геленджик — 58 экз./м². Доля икры умеренноводных рыб не превышала 5.1%. В пробах доминировала *E. encrasicolus* (икра — 92.6%, личинки — 82.2) (рис. 3, табл. 1).

Несмотря на благоприятную температуру моря, тепловодные виды рыб завершали нерестовый сезон, количество видов икры в октябре по сравнению с сентябрем снизилось с семи до четырех. Видовой состав личинок в сентябре и октябре был одинаковым (по восемь видов). В районе Крыма с сентября по октябрь средняя численность икры снизилась с 20.1 до 5.6 экз./м², численность личинок не изменилась — по 6.9 экз./м² в оба месяца.

У берегов Кавказа средняя численность икры с сентября по октябрь, наоборот, возросла с 22.3 до 37.6 экз./м² за счет *E. encrasicolus*, чья максимальная численность была 290 экз./м². В октябре личинки были представлены только двумя видами — *E. encrasicolus* и *Pomatoschistus pictus*, их средняя численность снизилась с 12.6 до 3.8 экз./м².

В результате пролонгирования ЛГС на сентябрь и октябрь нерест умеренноводных видов рыб *Sprattus sprattus*, *Merlangius merlangus* и *Gaidropsarus mediterraneus* оказался нерезультативным, личинки были представлены только одним экземпляром *Trisopterus luscus*, пойманным в октябре на шельфе Крымского полуострова у м. Меганом.

Питание личинок рыб и кормовой зоопланктон. У личинок хамсы из-за морфологических особенностей обычно наблюдается высокая доля пустых кишечника либо присутствуют пищевые комки с неидентифицируемой аморфной массой (Дука, Синюкова, 1976). В период наших исследований из 118 экз. измеренных личинок *E. encrasicolus* питание исследовано только у 11 экз. личинок третьей группы (ТЛ 7–10 мм). В их пищевом комке обнаружены единичные и сильно переваренные науплиусы копепод (Calanoida).

В кишечнике одной личинки *Trachurus mediterraneus* (ТЛ 10.8 мм) идентифицировано пять экземпляров копеподитов Calanoida размером 0.225–0.40 мм, все пищевые объекты были сильно переваренными. В рационе семи личинок *Syngnathus schmidti* (ТЛ 4.8–70 мм) отмечены копеподиты (Calanoida) в количестве 6–38 экз. и размером 0.25–0.625 мм. У двух особей *Clupeonella cultriventris* (ТЛ 39.0 и 40.0 мм) в кишечниках идентифицированы *Acartia clausi* Giesbrecht, *Paracalanus parvus* (Claus) (Copepoda, Calanoida) и *Penilia avirostris* Dana (Cladocera). При анализе размерного состава личинок массового тепловодного вида *E. encrasicolus* отмечено, что процентное соотношение разноразмерных личинок по типам питания соответствовало массовому нересту в разгар ЛГС, поскольку в пробах преобладала младшая возрастная группа на желточном типе питания, достигая 67% общей численности.

В Черном море стартовым кормом у планктонных личинок рыб на первых стадиях развития обычно были науплиусы и копеподиты мелкой и массовой *Oithona nana* Giesbrecht, которая в начале 1990-х гг. исчезла (Загородняя, Скрыбин, 1995). Многие исследователи связали ее исчезновение с вселением и вспышкой развития гребневика мнемипсиса *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz — основного потребителя зоопланктона в верхнем прогревом слое моря, где нерестятся все теплолюбивые виды рыб. В настоящее время основными объектами питания личинок рыб служат науплиусы и копеподиты семи массовых пелагических копепод и пять видов кладоцер. Вселенец начала 2000-х гг. — мелкая циклопоида *Oithona davisae* Ferrari F.D. & Orsi (Загородняя, 2002) — значительно уступает по численности исчезнувшей *O. nana* и редко встречается в кишечниках личинок рыб. В настоящее время мелкие личинки ставриды переходят на питание науплиусами *Acartia clausi* на более ранней стадии развития, чем это было

Таблица 1. Структура (%) видового состава икры и личинок рыб северной части Черного моря у Крымского п-ова и берегов Кавказа в сентябре–октябре 2020 г.

Таксон	Всего (n = 19)		Шельфовая зона (n = 16)		Глубоководная зона (n = 7)	
	икра	личинки	икра	личинки	икра	личинки
Engraulidae <i>Engraulis encrasicolus</i> (L., 1758)	91.8	79.0	87.3	80.5	98.1	85.9
Clupeidae <i>Sprattus sprattus</i> (L., 1758)	3.6	—	6.0	—	1.3	—
<i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	—	1.3	—	2.8	—	—
Gadidae <i>Merlangius merlangus</i> (L., 1758)	2.1	—	3.8	—	0.6	—
<i>Trisopterus luscus</i> (L., 1758)	—	1.3	—	1.4	—	—
Lotidae <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> (L., 1758)	0.5	—	0.4	—	—	—
Syngnathidae <i>Syngnathus schmidti</i> (Popov, 1927)	—	5.3	—	1.4	—	9.3
Gobiidae <i>Pomatoschistus marmoratus</i> (Risso, 1810)	—	2.7	—	5.5	—	—
<i>P. minutus</i> (Pallas, 1770)	—	1.3	—	—	—	1.6
<i>P. pictus</i> (Malm, 1865)	—	1.3	—	2.8	—	—
<i>Knipowitschia longicaudata</i> (Berg, 1916)	—	1.3	—	1.4	—	—
Mugilidae <i>Chelon saliens</i> (Risso, 1810)	0.5	—	0.4	—	—	—
<i>Mugil cephalus</i> (L., 1758)	0.5	1.3	0.4	1.4	—	—
<i>Mugil</i> sp.	—	1.3	—	—	—	1.6
Carangidae <i>Trachurus mediterraneus</i> (Staindachner, 1868)	—	1.3	—	—	—	1.6
Serranidae <i>Serranus scriba</i> (L., 1758)	0.5	—	1.3	—	—	—
Sparidae <i>Boops boops</i> (L., 1758)	—	1.3	—	1.4	—	—
Trachinidae <i>Trachinus draco</i> (L., 1758)	—	1.3	—	1.4	—	—
Soleidae <i>Regusa nasuta</i> (Pallas, 1814)	0.5	—	0.4	—	—	—
$M \pm SD^*$, экз./м ²	19.3 ± 48.08	7.6 ± 11.13	23.4 ± 66.17	7.2 ± 10.15	15.9 ± 28.46	6.4 ± 12.09
Число видов	8	13	8	10	3	5

Примечание. n — число видов; “—” — вид отсутствует;

* Средняя численность ± стандартное отклонение ($M \pm SD$).

до исчезновения *Oithona nana* (Загородняя и др., 2022), при этом науплиусы *Acartia clausi* крупнее, чем у *Oithona nana*.

В северной части Черного моря в сентябре–октябре 2020 г. в зоопланктоне обнаружено семь массовых видов пелагических копепод: *Acartia (Acartiura) clausi* Giesbrecht, *Calanus euxinus* Hulsemann, *Pseudocalanus elongatus* (Boeck), *Paracalanus parvus* (Claus), *Centropages ponticus* Karavaev, *Oithona similis* Claus и *O. davisae*. Кла-

доцеры, которые, в основном, относятся к черноморскому теплолюбивому комплексу, были представлены тремя массовыми видами (*Penilia avirostris*, *Pseudevadne tergestina* Claus, *Evadne spinifera* M.E. Müller и редкими в период наших исследований *Pleopis polyphemoides* (Leuckart) и *Evadne nordmanni* (Loven). Все эти виды, наравне с *Oikopleura (Vexillaria) dioica* Fol, *Parasagitta setosa* J. Müller и многочисленными пелагическими личинками бентосных видов (*Bivalvia*, *Polychaeta*,

Cirripedia), составляют основу кормового зоопланктона.

Наиболее высокая численность кормового зоопланктона отмечена на шельфе Черного моря (табл. 2).

Копеподы доминировали в кормовом зоопланктоне, достигая по численности 72% на шельфе и 74% — в глубоководной части моря. Среди копепоид на шельфе доминировал *Paracalanus parvus* (61), субдоминантами были *Oithona davisae* (14) и *Acartia clausi* (12.4%). Виды *Paracalanus parvus* и *Oithona davisae* — относительно мелкие копепоиды и обитают в основном в верхнем квазиоднородном слое. В глубоководных районах обильными были *Paracalanus parvus* (27.5), *Acartia clausi* (23.7) и *Pseudocalanus elongatus* (16%), на *Oithona davisae* приходилось лишь 4.5% численности копепоид.

По биомассе в зоопланктоне также преобладали копепоиды, их доля изменялась от 50 на шельфе до 65% — в открытых водах, при этом *Paracalanus parvus* (45.7) доминировал на шельфе, более крупный *Calanus euxinus* (59.7%) — в глубоководной части моря.

Численность зоопланктона в Азовском море была ниже, чем на шельфе Черного моря, но выше, чем в его глубоководной части (табл. 2). Биомасса кормового зоопланктона в Азовском море была ниже, чем в обеих акваториях Черного моря. На копепоид приходилось >60% численности зоопланктона, по биомассе лидировали личинки донных животных — 75%. Среди копепоид доминировала *Oithona davisae*, достигая 96%

численности и 90% биомассы копепоид. Следует отметить крайне низкие величины численности и биомассы кладоцер в Азовском море по сравнению с Черным морем.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Обычно в октябре в Черном море наблюдается начало ОГС. Температура воды у поверхности в среднем снижается до 17–18° и рыбы тепловодного комплекса завершают нерестовый сезон. В это время их икра представлена единичными экземплярами, а личинки — старшими возрастными группами (Дехник, 1973). Так, в первой декаде октября 2005 и 2016 гг. в Черном море уже наблюдали начальную фазу ОГС (Климова и др., 2010; Klimova, Podrezova, 2018). В октябре 2016 г. в районе Крымского полуострова температура поверхности моря в период съемки понизилась с 19–21°С в первой декаде октября и до 16–16.5°С — после шторма во второй декаде октября. Ихтиопланктон был представлен икрой и личинками 15 видов рыб.

Средняя численность икры колебалась от 2.9 до 2.0 экз./м², личинок — от 3.6 до 1.8 экз./м². В начале съемки еще продолжала нереститься хамса, доля ее икры достигала 27, личинок — 39%. На младшую возрастную группу личинок приходилось ~9% (рис. 4). В пробах уже преобладала икра умеренноводных видов рыб, достигающая 72% общей численности. Во второй декаде октября икра была представлена только умеренноводными видами, личинки — шестью видами тепло-

Таблица 2. Численность (N , экз./м³) и биомасса (B , мг/м³) кормового зоопланктона и его отдельных групп в сентябре–октябре 2020 г.

Таксоны, виды	Черное море				Азовское море ($n = 4$)	
	Шельфовая зона ($n = 10$)		Глубоководная зона ($n = 13$)		N	B
	N	B	N	B		
Копеподы	<u>6513.4</u> 2526.5	<u>69.2</u> 25.2	<u>2312.4</u> 1379.0	<u>59.7</u> 31.3	<u>3588.1</u> 3635.6	<u>14.6</u> 13.2
Кладоцеры	<u>833.2</u> 1118.4	<u>30.1</u> 40.4	<u>267.1</u> 327.9	<u>9.6</u> 11.8	<u>2.8</u> 4.8	<u>0.10</u> 0.17
<i>Oikopleura dioica</i>	<u>959.2</u> 816.9	<u>3.1</u> 2.6	<u>222.5</u> 175.3	<u>0.7</u> 0.6	2.0 2.7	0.01 0.01
<i>Parasagitta setosa</i>	<u>131.1</u> 83.23	<u>33.8</u> 44.22	<u>26.7</u> 26.3	<u>21.4</u> 57.4	5.1 8.2	<u>0.01</u> 0.2
Личинки донных животных	<u>600.4</u> 305.6	<u>2.5</u> 2.0	<u>306.8</u> 162.6	<u>0.6</u> 0.5	<u>1904.2</u> 1539.5	<u>44.0</u> 35.8
Кормовой зоопланктон	<u>9037.2</u> 4066.2	<u>138.7</u> 64.7	<u>3135.6</u> 1507.9	<u>92.1</u> 86.6	<u>5502.1</u> 3420.7	<u>58.8</u> 33.3

Примечание. Над чертой — среднее значение, под чертой — стандартное отклонение (SD); n — число станций.

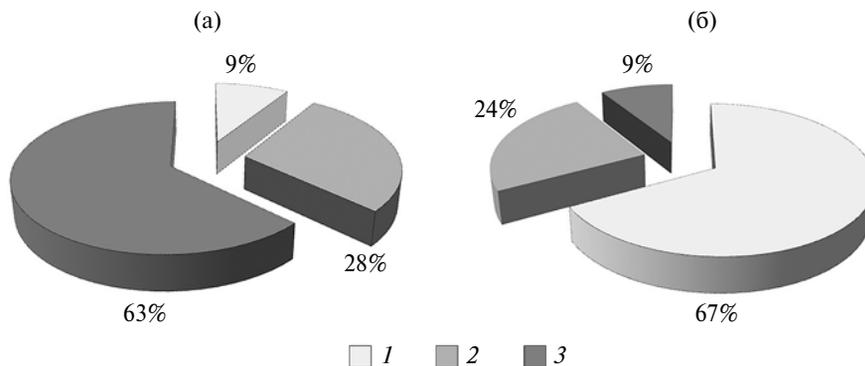


Рис. 4. Доля личинок *Engraulis encrasicolus* разных размерных групп по типу питания в сентябре–октябре 2016 (а) и 2020 (б) гг. 1 – желточный тип питания, 2 – смешанный, 3 – внешний.

водных и четырьмя видами умеренноводных рыб. Личинки хамсы в пробах отсутствовали (Климова, Podrezova, 2018). В первой и второй декадах октября 2005 г. в западной части Черного моря при температуре поверхности моря 15–19°C в ихтиопланктоне зарегистрировано 11 видов рыб. Средняя численность ихтиопланктона была вдвое ниже, чем в 2016 г. Икру отмечали только у умеренноводных видов. Личинки старших возрастных групп восьми видов тепловодных рыб встречались единично, среди них преобладала хамса (Климова и др., 2010).

В 2020 г. позднее наступление ЛГС (конец июня) и преобладание критических для выживания ихтиопланктона температур >26°C (Дехник, 1973; Дехник, Павловская, 1979) с третьей декады июля по конец августа, вероятно, ограничили массовый результирующий нерест теплолюбивых видов рыб одним месяцем — июлем. Постепенное понижение температуры верхнего слоя моря с 26–27°C в конце августа продолжалось до 21–23°C — в конце второй декады октября. Таким образом, впервые за весь период гидрологических исследований в Черном море, в 2020 г. температура верхнего слоя моря с сентября до третьей декады октября оказалась благоприятной для нереста тепловодных видов рыб. В ихтиопланктоне отмечено 19 видов рыб из 12 семейств. Умеренноводные виды встречались только единичными экземплярами икры над глубинами свыше 100 м, их доля в пробах не превышала 6%. Единственная личинка умеренноводной *T. luscus* поймана в октябре.

Доминировали икра и личинки тепловодной *E. encrasicolus*, их доли в общей численности достигали 91.8 и 79.0% соответственно. Размеры личинок колебались от 1.5 до 10.0 мм, доминировали личинки на желточном типе питания (67%) длиной до 3.5 мм. Такая размерная структура личинок *E. encrasicolus* характерна для июля, когда обычно наблюдается ее массовый нерест (рис. 4).

Сходство структуры видового состава ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. с периодом массового нереста в июле–августе 2019 г. иллюстрируют индексы видового разнообразия (рис. 5).

Исследования ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. проводили в тех же районах, что и в июле–августе 2019 г., когда ЛГС продолжался с начала июня по сентябрь включительно. Поверхностная температура на большей части акватории в 2019 г. изменялась с 23°C в начале съемки в июле до 26°C — в августе при ее окончании. Толщина верхнего квазиоднородного слоя к концу съемки была 20–25 м (Загородняя и др., 2022; Климова и др., 2022). Сходство термических условий сентября–октября 2020 г. и июля–августа 2019 г. логично позволяет рассматривать состояние ихтиопланктона в сентябре–октябре 2020 г. как ихтиопланктон в период массового

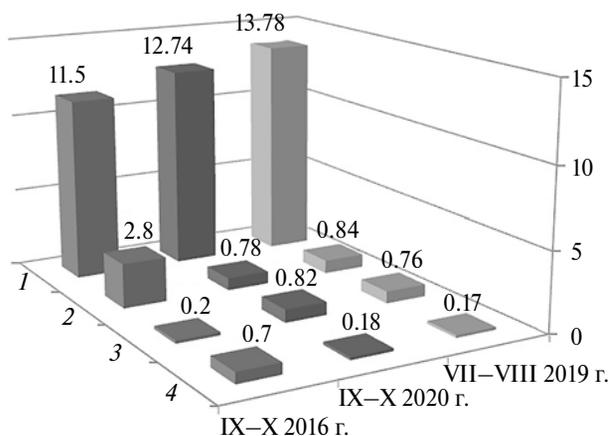


Рис. 5. Индексы разнообразия ихтиопланктона в июле–августе 2019 г. и сентябре–октябре 2016 и 2020 гг. 1 – индекс видового богатства, 2 – видового разнообразия, 3 – доминирования, 4 – выровненности.

нереста тепловодных видов рыб в заключительной фазе ЛГС. Хотя в ихтиопланктоне июля–августа 2019 г. было отмечено на 10 видов больше, чем в сентябре–октябре 2020 г., индекс видового сходства (Sögenesen, 1948) был одинаковым — 0.5. В сентябре–октябре 2020 г., как и в июле–августе 2019 г., наблюдали массовый результирующий нерест *E. encrasicolus*. Максимальные величины численности ее икры летом 2019 г. (260 экз./м²) и в октябре 2020 г. (290 экз./м²) были близки между собой. Индекс доминирования в обоих ихтиопланктонных комплексах оказался одинаковым (~0.8), что привело к снижению показателей индексов видового разнообразия и выровненности (рис. 5).

Климатические изменения гидрологического режима Азовского моря привели к смене кормового зоопланктона с солоновато-водного на морской. Кроме этого, одновременно произошло вселение и массовое развитие морских видов медуз и гребневиков — трофических конкурентов личинок и молоди рыб. Европейский анчоус — эвригалинный вид, обитающий как в Черном и Азовском морях, так и в Средиземном море. В Азовском море в период нереста *E. encrasicolus* концентрация ее икры и личинок обычно достаточно велика, однако, в последние годы ее нерестовый сезон прекращается в начале июля с повышением температуры воды >26°C (Дехник, 1973; В.П. Надолинский, Р.В. Надолинский, 2018; Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020). Короткий период размножения азовской популяции *E. encrasicolus* и гибель ее личинок при недостатке мелкоразмерных фракций в зоопланктоне приводят к низкой эффективности нереста и снижению численности ее поколений (Бердников и др., 2019; Yuneva et al., 2020). В начале июля 2019 г. средняя численность икры *E. encrasicolus* в Азовском море была 3.4 экз./м², а ее личинки отсутствовали в пробах. В это время в Черном море наблюдались благоприятные условия для нереста *E. encrasicolus*. Так, в районе Кавказа максимальная численность ее икры и личинок достигала 260 и 90 экз./м² соответственно (Климова и др., 2022). В конце сентября в Азовском море температура воды обычно резко понижается до 15–16°C, и половозрелые особи *E. encrasicolus* мигрируют в Черное море к местам зимовки. В октябре это преимущественно старшая возрастная группа, в которой преобладают самки (Гришин, 2014). В период наших исследований к началу октября 2020 г. в Азовском море уже начался ОГС, температура поверхности моря понизилась до 17–19°C. Вероятно, благоприятные температурные условия в Черном море в октябре 2020 г. способствовали возобновлению нереста азовской популяции *E. encrasicolus*. Так, в районе Кавказа средняя численность икры *E. encrasicolus* в октябре возросла с 19.4 до 36 экз./м², а максимальная численность достигла 290 экз./м². При этом средняя числен-

ность личинок с сентября по октябрь снизилась с 9.7 до 3.6 экз./м², а максимальная — с 52 до 34 экз./м². Доля мертвой икры в пробах была сравнительно высокой (70%), что, по данным Т.В. Дехник (1973), характерно для начала нерестового сезона. Процент мертвой икры на первых этапах развития увеличился с 36 в сентябре, до 61% — в октябре. Можно предположить, что в октябре нерестовое стадо *E. encrasicolus* в районе Кавказа пополнилось старшей возрастной группой производителей из Азовского моря, что подтверждается возросшей численностью икры в ихтиопланктоне. Однако, с изменением соотношения самок и самцов среди нерестящихся особей возрастает доля неоплодотворенной икры, которая развивается партеногенетически до третьего этапа и в дальнейшем погибает. В октябре в районе Кавказа в процентном соотношении личинок *E. encrasicolus* разных размерных групп преобладали личинки на желточном типе питания (64%). Личинок на смешанном и внешнем питании было по 18%, что характерно для личинок азовской популяции, чья смертность при переходе от смешанного типа питания к внешнему типу обычно минимальная (Дехник, Павловская, 1979). Присутствие разноразмерных групп личинок на всех типах питания с преобладанием личинок младшей возрастной группы свидетельствует о возобновлении результирующего нереста *E. encrasicolus* у Кавказского побережья. Широкий диапазон размеров личинок, спектр питания старших возрастных групп, а также состояние кормовой базы в шельфовых водах Кавказа, свидетельствуют о благоприятных условиях для их выживания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сентябре–октябре 2020 г. гидрологический режим исследуемой акватории северной части Черного моря характеризовался устойчивой вертикальной термической стратификацией с прогревом верхнего квазиоднородного слоя до 22–26°C и его толщиной от 15 до 25 м, а также структурой поверхностных течений летнего типа с сохранением региональных особенностей прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей. В целом термодинамические условия среды соответствовали заключительной фазе ЛГС и были благоприятны для нереста тепловодных видов рыб. В ихтиопланктоне идентифицировано 19 видов рыб из 12 семейств. Преобладали икра и личинки тепловодных видов рыб, доля икры трех видов умеренноводных рыб была 6%, личинки встречались единично. Средняя численность икры достигала 19.3, личинок 7.6 экз./м², а максимальная численность — 302 и 58 экз./м² соответственно. Максимальные значения численности ихтиопланктона соответствовали районам с минимальной динамической активностью и максимальным прогревом верхнего слоя моря

(прежде всего, районам локализации квазистационарных прибрежно-шельфовых антициклонических вихрей). Спектры питания личинок, высокие концентрации кормового зоопланктона в местах их скопления на шельфе Крыма и у берегов Кавказа свидетельствовали о благоприятных условиях для их выживания. В пробах доминировали икра и личинки массового промыслового вида *E. encrasicolus*, чья доля в общей численности была 91.8 и 79.0% соответственно. Максимальная численность ее икры достигала 290 экз./м², личинок — 52 экз./м². Высокая доля личинок на желточном типе питания (67%) свидетельствовала о массовом результативном нересте. Такая структура ихтиопланктона в Черном море характерна для июля-августа — периода массового нереста тепловодных рыб, что подтверждается показателями индексов видовой разнообразия ихтиопланктона, которые в сентябре-октябре 2020 г. оказались сопоставимы с июлем-августом 2019 г. Вероятно, благоприятные температурные условия в Черном море в октябре 2020 г. способствовали возобновлению нереста азовской популяции *E. encrasicolus* и появлению локальных зон ее массового результативного нереста у берегов Кавказа. Данную ситуацию можно рассматривать как адаптацию вида к выживанию в условиях нарушения равновесия экосистемы Азовского моря на фоне климатических изменений гидрологических режимов Черного и Азовского морей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа проведена в рамках госзаданий Института биологии южных морей им. О.А. Ковалевского РАН № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана” и № 121030300149-0 “Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса”. Проведенные исследования были выполнены в Центре коллективного пользования НИС “Профессор Водяницкий” Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Артамонов Ю.В., Скрипалева Е.А., Федирко А.В. и др., 2020 Циркуляция вод в северной части Черного моря летом — зимой 2018 года // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. Севастополь: Морской гидрофиз. ин-т. № 1. С. 69. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-69-90>
- Белокопытов В.Н. 2017. Климатические изменения гидрологического режима Черного моря: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. Севастополь: МГИ. 42 с.
- Бердников С.В., Дашкевич Л.В., Кулыгин В.В. 2019. Климатические условия и гидрологический режим Азовского моря в XX — начале XXI вв. // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 2. № 2. С. 7.
- Гришин А.Н. 2014. Особенности формирования зимовальных скоплений хамсы (*Engraulis encrasicolus*) у восточного побережья Крыма // Морской экол. журн. Т. 13. № 1. С. 9.
- Дехник Т.В. 1973. Ихтиопланктон Черного моря. Киев: Наук. думка.
- Дехник Т.В., Павловская Р.М. 1979. Закономерности распределения, динамики численности и выживания рыб на ранних этапах онтогенеза. Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка. С. 268.
- Дука Л.А., Синюкова В.И. 1976. Руководство по изучению питания личинок и мальков морских рыб в естественных и экспериментальных условиях. Киев: Наук. думка.
- Загородняя Ю.А., Скрябин В.А. 1995. Современные тенденции изменений зоопланктона в прибрежных районах Черного моря // Исследования шельфовой зоны Азово-Черноморского бассейна. Севастополь: МГИ НАН Украины. С. 87.
- Загородняя Ю.А. 2002. *Oithona brevicornis* в Севастопольской бухте — случайность или новый вселенец в Черное море? // Экология моря. Вып. 61. С. 43.
- Загородняя Ю.А., Вдодович И.В., Подрезова П.С. и др. 2022. Видовой состав и питание личинок рыб северной части Черного моря в июле-августе 2019 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 6. С. 688. <https://doi.org/10.31857/S0042875222060406>
- Иванов В.А., Белокопытов В.Н. 2011. Океанография Черного моря. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Аннинский Б.Е. 2010. Составление ихтиопланктона в западном секторе Черного моря в октябре 2005 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 349.
- Климова Т.Н., Вдодович И.В., Субботин А.А. и др. 2021. Распределение ихтиопланктона в связи с особенностями гидрологического режима у берегов Крыма (Черное море) в весенне-летний сезон 2017 г. // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 2. С. 194. <https://doi.org/10.31857/S0042875221020119>
- Климова Т.Н., Субботин А.А., Подрезова П.С. и др. 2022. Черноморский ихтиопланктон в период массового нереста теплолюбивых рыб // Океанология. Т. 62. № 4. С. 598. <https://doi.org/10.31857/S0030157422040050>
- Морозов А.Н., Маньковская Е.В. 2020. Холодный промежуточный слой Черного моря по данным экспедиционных исследований 2016–2019 годов // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. № 2. С. 5. <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-2-5-16>
- Морской портал. Архив данных по Черному морю. [Электронный ресурс] http://dvs.net.ru/mp/data/main_ru.shtml (Дата обращения 23.04.2022).

- Надолинский В.П., Надолинский Р.В.* 2018. Изменения в видовом составе и численности ихтиопланктона Азовского и северо-восточной части Черного морей за период 2006–2017 гг. под воздействием природных и антропогенных факторов // Водные биоресурсы и среда обитания. Т. 1. № 1. С. 51. <https://journal.azniirkh.ru>
- Одум Ю.* 1986. Экология. Москва: Мир. Т. 2. 373 с. (*E. Odum.* 1963. Ecology. New York: Holt, Rinehart and Winston.)
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. 1969. Т. 2. Киев: Наук. думка.
- Определитель фауны Черного и Азовского морей. 1972. Т. 3. Киев: Наук. думка.
- Подымов О.И., Зацепин А.Г., Очередник В.В.* 2021. Рост солености и температуры в деятельном слое северо-восточной части Черного моря с 2010 по 2020 г. // Морской гидрофиз. журн. Т. 37. № 3. С. 279. <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2021-3-279-287>
- Троценко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю.* 2019. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя // Уч. записки КФУ. Сер. география и геология. Т. 5. № 2. С. 308.
- Asch R.G., Stock C.A., Sarmiento J.L.* 2019. Climate change impacts on mismatches between phytoplankton blooms and fish spawning phenology // Glob. Chang. Biol. V. 25(8). P. 2544. <https://doi.org/10.1111/gcb.14650>
- Auth T.D., Daly E.A., Brodeur R.D., Fisher J.L.* 2017. Phenological and distributional shifts in ichthyoplankton associated with recent warming in the northeast Pacific Ocean // Global Change Biol. V. 24 (1). P. 259. <https://doi.org/10.1111/gcb.13872>
- Edwards M., Richardson A.J.* 2004. Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch // Nature. V. 430. P. 881. <https://doi.org/10.1038/nature.02808>
- Gucu A.C., Inanmaz O. E., Ok M., Sakinan S.* 2016. Recent changes in the spawning grounds of Black Sea anchovy, *Engraulis encrasicolus* // Fish Oceanogr. V. 25(1). P. 67. <https://doi.org/10.1111/fog.12135>
- Cuttiitta A., Bonomo S., Zgozi S. et al.* 2016. The influence of physical and biological processes on the ichthyoplankton communities in the Gulf of Sirte (Southern Mediterranean Sea) // Mar. Ecol. V. 37(4) P. 831. <https://doi.org/10.1111/maec.12362>
- Klimova T., Podrezova P.* 2018. Seasonal distribution of the Black Sea ichthyoplankton near the Crimean Peninsula // Reg. Stud. Mar. Sci. V. 24. P. 260. <https://doi.org/10.1016/j.risma.2018.08.013>
- Klimova T., Vlodovich I., Podrezova P.* 2021. Ichthyoplankton of the shelf and deep water areas of the north and northeast of the Black Sea in the spring season // Turk. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 21. № 5. P. 255. https://doi.org/10.4194/1303-2712-v21_5_05
- Kubryakov A.A., Stanichny S.V., Zatsepin A.G. et al.* 2016. Long-term variations of the Black Sea dynamics and their impact on the marine ecosystem // J. Mar. Syst. V. 163. P. 80.
- Margalef R.* 1958. Information theory in ecology // General Systems. V. 3. P. 36.
- Oguz T., Cokacar T., Malanotte-Rizzoli P., Ducklow H.W.* 2003. Climatic warming and accompanying changes in the ecological regime of the Black Sea during the 1990s // Global Biogeochem. Cycles. V. 17. № 3. 1088. P. 1414. <https://doi.org/10.1029/2003GB002031>
- Pielou E.C.* 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession // J. Theor. Biol. V. 10. Iss. 2. P. 370. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90133-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90133-0)
- Rogers L.A., Dougherty A.B.* 2019. Effects of climate and demography on reproductive phenology of a harvested marine fish population // Global Change Biol. V. 25(2). P. 708. <https://doi.org/10.1111/gcb.14483>
- Russell F.S.* 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. London: Acad. Press.
- Sahin A., Duzgunes E.* 2019. Spatial and temporal variation in the distribution and abundance of pelagic fish eggs and larvae off Giresun, south-eastern Black Sea, Turkey // Acta Ichthyologica et Piscatoria. V. 49(2). P. 159. <https://doi.org/10.3750/AIEP/02559>
- Shannon C.E., Weaver W.* 1949. The Mathematical theory of communication. Urbana: University of Illinois Press.
- Simpson E. H.* 1949. Measurement of diversity // Nature. Iss. 163. P. 688.
- Sørensen T.A.* 1948. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. Bd 5. № 4. P. 1.
- Totoiu A., Tabarcea C., Bisinicu E. et al.* 2019. Ichthyoplankton community structure in relation with zooplankton component in the Romanian Black Sea // Cercetări Mar. V. 50. P. 126.
- Visser M.E., Both C.* 2005. Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick // Proc. R. Soc. B. V. 272. P. 2561. <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3356>
- WoRMS. 2022. World register of marine species (<https://www.marinespecies.org>. V. 07/2022).
- Yuneva T.V., Nikolsky V.N., Bulli L.I.* 2020. Azov Anchovy *Engraulis encrasicolus maeoticus* (Engraulidae) under the Sea of Azov Salinization in 2014–2018 // J. Ichthyol. V. 60. № 6. P. 931. <https://doi.org/10.1134/S0032945220050124>

Ichthyoplankton in the Northern Part of the Black Sea under Prolongation of Summer Hydrological Season in 2020

**T. N. Klimova¹, A. A. Subbotin¹, I. V. Vdodovich^{1, *},
Yu. A. Zagorodnyaya¹, D. A. Zabrodin¹**

¹*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia*

**e-mail: vdodovich@mail.ru*

The species diversity and spatial distribution of ichthyoplankton in the shelf and deep-sea waters of the northern half of the Black Sea near the Crimean Peninsula and the shores of the Caucasus under the conditions of prolongation of the summer hydrological season 2020 for September–October are presented. The high temperatures of the upper layer of the sea, peculiar of the summer spawning season, caused a continuation of productive spawning of warm-water fish. Eggs and larvae of 19 species from 12 families were identified in the ichthyoplankton. The maximum number of eggs was 302 ind./m², and larvae — 58 ind./m². Eggs and larvae of the mass commercial species *Engraulis encrasicolus* (L., 1758) dominated, whose share in the total population was 92.9 and 84.2% respectively. The highest abundance of ichthyoplankton corresponded to areas with minimal dynamic activity and maximum warming within the limits of coastal-shelf quasi-stationary anticyclonic vortices characteristic of the summer hydrological season.

Keywords: ichthyoplankton, zooplankton, species diversity, abundance, larvae nutrition, hydrological regime, Azov-Black Sea Basin