

Гидробиологическое общество при Российской
академии наук (ГБО при РАН)



ФГБОУ ВО «Калининградский государственный
технический университет» (КГТУ)



ФГБНУ «Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» (АтлантНИРО)



Научный совет по гидробиологии и ихтиологии РАН

МАТЕРИАЛЫ

III МЕЖДУНАРОДНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ «Актуальные проблемы планктонологии» с таксономическим тренингом для молодых ученых



**24-28 сентября 2018 г.
г. Зеленоградск
(Калининградская область)**

Калининград
2018

III Международная конференция «Актуальные проблемы планктонологии». Материалы конференции. – Калининград: АтлантНИРО, 2018. – 236 с.

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

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

III International Conference «Frontiers in Plankton Research». Abstracts. – Kaliningrad: Issued by AtlantNIRO, 2015. – 236 p.

The book presents abstracts of the papers on taxonomy and identification of planktonic invertebrates and algae, species diversity, distribution patterns and abundance dynamics, trophic relations, role of invasive species and anthropogenic impact on planktonic populations and communities.

This collection of abstracts will be of interest to hydrobiologists, postgraduate students, lecturers, and students.

Конференция проводится при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 18-04-20070 г) и ООО «Фишеринг сервис».

ISBN 978-5-900678-86-3



Гидробиологическое общество при Российской академии наук (ГБО при РАН), 2018



ФГБОУ ВО «Калининградский государственный технический университет» (КГТУ), 2018



ФГБНУ «Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (АтлантНИРО), 2018



Научный совет по гидробиологии и ихтиологии РАН, 2018

СОДЕРЖАНИЕ

Александров С. В., Рудинская Л. В. Влияние вселения моллюска на первичную продукцию и эвтрофирование Вислинского залива Балтийского моря	9
Амосова В. М., Зезера А. С., Патокина Ф. А., Васильева Т. Г., Калинина Н. А., Карпушевский И. В. Динамика условий среды и их влияние на рыб-планктофагов Балтийского моря	12
Архипов А. Г., Пак Р. А., Симонова Т. А. Видовое разнообразие ихтиопланктона в водах Марокко	15
Баянов Н. Г. <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) в планктоне пойменных озёр Керженского заповедника	19
Бердиева М. А., Калинина В. О. Особенности жизненного цикла планктонных динофлагеллят <i>Prorocentrum minimum</i> как ключевой фактор экологической успешности	22
Болотов С. Э., Зинченко Т. Д. Структура водных масс и экологические особенности сообществ зоопланктона малых рек бассейна Куйбышевского водохранилища (на примере гидросистемы реки Уса)	24
Болотов С. Э., Крылов А. В. Контурные сообщества зоопланктона водных экотонных малых рек: особенности гидробиологического режима и биофизические модели экологической динамики	27
Бонк Т. В. Вертикальное распределение пелагических ракообразных в озере Курильское в начале лета 2017 г.	31
Бугранова О. С. Фитопланктон Нижнего пруда (г. Калининград) в 2015-2017 гг.	32
Вежновец В. В., Касперович В. Ю. Вертикальная структура зоопланктона в термически стратифицированных озерах как основа послойного функционирования	36
Витченко Т. В. Фитопланктон юго-западной части Баренцева моря в июне 2015 г.	38
Воденеева Е. Л., Кулизин П. В., Старцева Н. А., Коломина К. Е., Охалкин А. Г. Разнообразие фитопланктона речных экосистем Средневолжского бореально-неморального экотона (Нижегородская область)	40
Воякина Е. Ю. Распространение инвазийного вида <i>Gonyostomum semen</i> (Ehr.) Diesing в озерах Валаамского архипелага (Ладожское озеро)	43
Гаврилко Д. Е., Кудрин И. А., Ручкин Д. С., Шурганова Г. В. Влияние высших водных растений на структуру сообществ зоопланктона малой реки (на примере реки Вьюница г. Нижнего Новгорода)	47
Гарбазей О. А., Губанова А. Д. Межгодовые и сезонные изменения численности и размерной структуры популяции вида-вселенца <i>Acartia tonsa</i> в Севастопольской бухте	50
Герасимов Ю. В., Малин М. И., Жданова С. М. Пищевое поведение и питание планктофага (ряпушка <i>Coregonus albula</i>) в озере Плещеево в период температурной стратификации	52
Гордеева А. С., Дальпададо П., Долгов А. В. Межгодовая изменчивость роли основных групп зоопланктона в питании баренцевоморской мойвы в теплые годы	54
Горохова О. Г., Зинченко Т. Д., Абросимова Э. В. Особенности пространственной динамики альгоценозов равнинных рек бассейна Средней Волги (на примере реки Уса и её притоков)	57
Грабко О. Г., Лидванов В. В. Состав, структура и распределение мезозоопланктона в водах южной части экосистемы Канарского апвеллинга	60
Губанова А. Д., Гарбазей О. А. Влияние вида-вселенца <i>Oithona davisae</i> на структуру сообщества копепод Севастопольской бухты	64
Гусейнов М. К., Гасанова А. Ш., Гусейнов К. М., Зурхаева У. Д. Состав и структура осеннего фитопланктона Среднего Каспия	65

Демерецкиене Н. Е. Встречаемость и распределение видов зоопланктона в Юго-Восточной Балтике от устья Куршского залива до Готландской и Гданьской впадин	67
Деревенская О. Ю., Унковская Е. Н., Мингазова Н. М. Зоопланктон заболоченных и закисленных озёр	70
Джасяни Е. А. Сезонное распределение фитопланктона проточных и зарегулированного участков реки Урал	72
Долгов А. В., Прокопчук И. П., Нестерова В. Н., Бензик А. Н., Гордеева А. С. Межгодовые изменения в структуре планктонных сообществ в Баренцевом море под воздействием климатических изменений и хищничества рыб	75
Дулепова Е. П. Многолетняя динамика и роль щетинкочелюстных в функционировании планктонных сообществ западной части Берингова моря	77
Ежова Е. Е., Смирнова М. М., Русских Я. В., Чернова Е. Н. Содержание микроцистинов в литорали Куршского залива Балтийского моря в июле-ноябре 2015 г.	81
Ермолаева Н. И., Феттер Г. В. Особенности формирования структуры зоопланктона в малых озёрах юга Западной Сибири под воздействием абиотических факторов	83
Имант Е. Н., Завиша А. Г., Студёнова М. А., Новосёлов А. П., Левицкий А. Л. Сравнительная характеристика кормовой базы рыб разнотипных озёр Северного рыбохозяйственного бассейна (по материалам исследований, проведённых в августе 2017 г.)	86
Капков В. И. Динамика роста <i>Dolichospermum flos-aquae</i> в водоемах бореальной зоны	91
Карасева Е. М. Сезонная и межгодовая динамика видового разнообразия ихтиопланктона в прибрежной зоне Юго-Восточной Балтики	94
Карасева Е. М., Ежова Е. Е. Изменчивость показателей разнообразия ихтиопланктона в глубоководной части Юго-Восточной Балтики в зависимости от условий среды	96
Карпещук Е. В. Суточные вертикальные миграции зоопланктона стратифицированных озёр Челябинской области разного трофического статуса	98
Климова Н. Б. Особенности развития зоопланктона в условиях высокого уровня загрязнения на примере озера Ключи (Свердловская область)	101
Козлов О. В., Аршевский С. В., Аршевская О. В., Павленко А. В. Гипергалинный лимнопланктон юго-запада Западно-Сибирской равнины	104
Колозин В. А. Зоопланктон нижнего течения реки Сок (Самарская область)	107
Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Митропольская И. В. Динамика разнообразия и структуры сообществ цианобактерий планктона водохранилищ Волжского бассейна	110
Коровчинский Н. М., Бойкова О. С. Критические моменты зоопланктонологии	113
Котов А. А., Жаров А. А., Изюмова Е. И., Неретина А. Н. Представители рода <i>Daphnia</i> O. F. Müller (Cladocera: Daphniidae) в плейстоцене Северо-Востока Евразии	115
Кочешкова О. В., Ежова Е. Е., Родионова Н. В. Личинки полихет в зоопланктоне Вислинского залива Балтийского моря	116
Крылов А. В., Мэндсайхан Б., Аюушсурэн Ч., Цветков А. И. Влияние уровня и метеорологических условий на зоопланктон русловых и прибрежных зон Тайширского водохранилища (Западная Монголия)	118
Кузьмина Л. И. Данные о зоопланктоне реки Чукочья	121
Лазарева В. И., Сабитова Р. З., Соколова Е. А. Зоопланктон водохранилищ каскада Волги	123
Ланге Е. К. Структура осеннего фитопланктона юго-восточной части Балтийского моря	126
Ланге Е. К., Макушенко М. Е. Сезонная динамика фитопланктона реки Неман в 2010-е годы	127

Лепская Е. В., Бонк Т. В. Структурные перестройки зоопланктона Толмачевского водохранилища (Камчатка) как адаптация к изменениям условий среды обитания	129
Литвинюк Д. А., Муханов В. С. Смертность рачкового планктона и скорость оседания мёртвых организмов по данным краткосрочной экспозиции седиментационных ловушек в Севастопольской бухте	132
Лобуничева Е. В., Думнич Н. В. Зоопланктон остаточных малых озёр Вологодской области	136
Малинина Ю. А. Трансформация зоопланктона реки Суры в результате создания Сурского водохранилища	138
Матанцева О. В. Миксотрофия и внутривидовая гетерогенность как факторы, регулирующие динамику популяций планктонных протистов	141
Мельников И. А. Сравнительный анализ методов для оценки качественного и количественного состава криофауны под морским арктическим льдом	143
Михина А. С., Долгов А. В., Нестерова В. Н., Драганова Е. В., Канищева О. В., Евсеева Е. В., Зайцева К. А. Распределение и динамика численности основных групп макропланктона в Баренцевом море в 2000-е годы	144
Муханов В. С., Манжос Л. А., Рылькова О. А., Губанова А. Д. Вселение копепо- ды <i>Oithona davisae</i> как вероятная причина структурных изменений в сообществе фитопланктона Севастопольской бухты	146
Муханов В. С., Сахонь Е. Г., Рылькова О. А., Манжос Л. А. Многолетние (2010-2017 гг.) и сезонные изменения численности пикоцианобактерий рода <i>Synechococcus</i> в Севастопольской бухте	148
Науменко Е. Н. Роль вида-вселенца <i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891) в сообществе зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря	151
Неретина А. Н. Исследования некоторых циркумтропических групп видов ветвистых ракообразных (Crustacea: Cladocera): от таксономических ревизий к биогеографическому районированию	153
Неретина А. Н. Морфологические особенности популяции <i>Moina</i> cf. <i>macroscopa</i> (Cladocera: Moinidae) из окрестностей озера Торе-Холь (Республика Тыва)	154
Неретина А. Н., Котов А. А. Формальный и творческий подходы к определе- нию представителей рода <i>Moina</i> Baird, 1850 (Cladocera: Moinidae) в гидробиологи- ческих пробах	155
Никитина С. М., Свиридов И. И., Полунина Ю. Ю. Биологически активные стероидные соединения в водной среде и гидробионты	156
Новикова Ю. В., Македонская И. Ю., Левицкий А. Л. Видовое разнообразие фитопланктонного сообщества Двинского залива в 2010-2016 гг.	159
Новичкова А. А. Зоопланктон острова Врангеля	162
Печковская С. А., Матанцева О. В., Филатова Н. А., Телеш И. В., Скарлато С. О. Влияние разных источников азота на экспрессию генов транспортеров мочевины и нитрата и морфологию клеток динофлагеллят <i>Prorocentrum minimum</i>	165
Поздняков И. А. Роль ионных каналов в эксцитировании планктонных динофлагеллят	167
Полунина Ю. Ю., Кречик В. А., Пака В. Т. Зоопланктон в условиях изменчивости гидрологических показателей вод Южной и Центральной Балтики в 2016 г.	169
Полякова Н. В., Кучерявый А. В., Звездин А. О. Сезонные изменения в составе зоопланктона рек Чёрная, Серебристая и Каменка (Ленинградская область)	171
Полякова Н. В., Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Влияние приливно-отливных циклов на сообщество прибрежного зоопланктона Кандалакш- ского залива Белого моря	174
Рылькова О. А., Муханов В. С., Сахонь Е. Г. Структура и функциональная активность бактериопланктона в Севастопольской бухте (Чёрное море)	176
Саушкина Д. Я. Ихтиопланктон Авачинской губы	179

Свиридов И. И., Шишов А. Ю., Тимофеева И. И., Чибисова Н. В., Москвин Л. Н., Булатов А. В. Микроэкстракционное концентрирование стероидных гормонов в экстрагенты с переключаемой гидрофильностью для их ВЭЖХ-УФ определения в воде	181
Скарлато С. О. Молекулярные механизмы адаптационных стратегий планктонных протистов	184
Смирнова М. М., Воякина Е. Ю., Ежова Е. Е. Сезонная динамика цианобактерий в фитопланктоне литорали Куршского залива Балтийского моря в 2015 г.	187
Старков А. И., Полякова Н. В., Чернова Е. Н., Демчук А. С. Зоопланктон водных объектов ООПТ Санкт-Петербурга	190
Старцева Н. А., Охалкин А. Г., Воденеева Е. Л. Биоразнообразие планктонных альгоценозов водных объектов антропогенно измененного ландшафта (г. Нижний Новгород)	193
Стельмах Л. В. Отношение между органическим углеродом и хлорофиллом «а» в фитопланктоне Черного моря: изменчивость и регулирующие факторы	196
Столбунов И. А., Гладышев М. И., Суцук Н. Н., Махутова О. Н., Павлов Д. Д., Крылов А. В. Зоопланктон в зоне влияния поселений околородных птиц как источник полиненасыщенных жирных кислот молоди рыб	199
Судник С. А. Созревание самок и оогенез пелагической креветки <i>Parapasiphae sulcatifrons</i> Smith, 1884 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Pasiphaeidae)	202
Телеш И. В., Скарлато С. О. Адаптации микропланктона к соленостному стрессу	205
Ушакова А. Ю. Питание молоди рыб в Вислинском заливе Балтийского моря	207
Фенева И. Ю., Давидович П., Эйсмонт-Карабин И., Гладышев М. И., Калиновска К., Карпович М., Костишевска-Шлаковска И., Майсак Н., Петросян В. Г., Разлуцкий В. И., Жапецкий М., Суцук Н. Н., Дзиаловский Э. Р. Влияние <i>Dreissena polymorpha</i> на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных	210
Ханайченко А. Н., Аганесова Л. О. Особенности адаптивности трех видов копепоид-вселенцев в Севастопольской бухте (Чёрное море)	211
Целищева Е. М. Видовой состав и структура сообществ зоопланктона Камского водохранилища	213
Шебанова М. А. Продукция эвфаузиид Берингова моря	216
Шишлянников С. М., Букин Ю. С., Никонова А. А., Тимошкин О. А., Горшков А. Г. Трофические маркеры жирных кислот в прибрежном и пелагическом фитопланктоне озера Байкал	219
Шурганова Г. В., Гаврилко Д. Е., Жихарев В. С., Золотарева Т. В., Ручкин Д. С. Новые сведения о распространении вида-вселенца <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах и водотоках Нижегородской области	223
Шурганова Г. В., Золотарева Т. В., Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Гаврилко Д. Е., Жихарев В. С. Морфометрические характеристики коловратки <i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908) двух карстовых озёр Нижегородского Предволжья	226
Ejsmont-Karabin J. Does the world need faunists? Reflections on the role of faunistic research in ecology	229
Farahani S. G., Wojtal-Frankiewicz A., Frankiewicz P., Buseva Z. Atomic analysis of C, N, P concentration in individual Cladocera and Copepoda	230
Kuczyńska-Kippen N. Microcrustaceans (Cladocerans and Copepods) as indicators of anthropogenic disturbance in the pond's catchment	232
АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ	235

ОРГАНИЗАЦИОННЫЙ КОМИТЕТ

Председатель:

- **Александр Федорович Алимов**, академик РАН, профессор, Почетный Президент ГБО при РАН, ЗИН РАН, Санкт-Петербург.

Сопредседатели:

- **Сергей Михайлович Голубков**, член-корреспондент РАН, Президент ГБО при РАН, ЗИН РАН, Санкт-Петербург;
- **Владимир Алексеевич Волкогон**, канд. экон. наук, ректор КГТУ, Калининград;
- **Константин Викторович Бандурин**, канд. биол. наук, директор АтлантНИРО, Калининград.

Заместители председателя:

- **Елена Николаевна Науменко**, докт. биол. наук, председатель Калининградского отделения ГБО при РАН, зав. кафедрой ихтиопатологии и гидробиологии КГТУ, Калининград;
- **Ирина Викторовна Телеш**, докт. биол. наук, член Президиума ГБО при РАН, ЗИН РАН, Санкт-Петербург.

Члены организационного комитета:

- **Юрий Юлианович Дгебуадзе**, академик РАН, профессор, Вице-президент ГБО при РАН, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва;
- **Алексей Алексеевич Котов**, член-корреспондент РАН, профессор, Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва;
- **Михаил Владимирович Флинт**, член-корреспондент РАН, профессор, зам. директора Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Александр Леонидович Верещака**, член-корреспондент РАН, профессор, зав. лабораторией структуры и динамики планктонных сообществ Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Москва;
- **Рудольф Николаевич Буруковский**, докт. биол. наук, профессор, КГТУ, Калининград;
- **Виталий Павлович Семенченко**, член-корреспондент НАН Беларуси, Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам, Минск;
- **Александр Витальевич Крылов**, докт. биол. наук, зав. лабораторией гидробиологии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок;
- **Людмила Генриховна Корнева**, докт. биол. наук, зав. лабораторией альгологии Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок;
- **Елена Петровна Дулепова**, докт. биол. наук, профессор, ТИНРО-Центр, Владивосток;
- **Елена Евгеньевна Ежова**, канд. биол. наук, зав. лабораторией экологии моря Атлантического отделения Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Калининград;
- **Иоланта Эйсмонт-Карабин**, докт. биол. наук, профессор, Белостокский университет, Польша;
- **Хендрик Шуберт**, докт. биол. наук, профессор, Институт биологических наук, Ростокский университет, Германия;
- **Артурас Разиньковас-Базюкас**, докт. биол. наук, Клайпедский университет, Литва;
- **Андрис Андрушайтис**, докт. биол. наук, Латвийский университет, Программа BONUS, Финляндия.

Ответственные секретари оргкомитета:

- **Дарья Олеговна Гусева**, КГТУ, Калининград;
- **Юлия Юрьевна Полунина**, канд. биол. наук, Атлантическое отделение Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН, Калининград.

ПРОГРАММНЫЙ КОМИТЕТ

- **Сергей Орестович Скарлато**, докт. биол. наук, директор Института цитологии РАН, Санкт-Петербург (*председатель*);
- **Наталья Анатольевна Кострикова**, канд. физ.-мат. наук, проректор по научной работе КГТУ, Калининград (*заместитель председателя*);
- **Светлана Михайловна Никитина**, докт. биол. наук, профессор, Балтийский федеральный университет им. И. Канта, Калининград;
- **Александр Геральдович Архипов**, докт. биол. наук, зам. директора АтлантНИРО, Калининград.

ВЛИЯНИЕ ВСЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКА НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ И ЭВТРОФИРОВАНИЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Эстуарные экосистемы, в т. ч. лагуны, характеризуются уникальным сочетанием физических, химических и биологических показателей и имеют исключительно высокую первичную продуктивность [McLusky, Elliott, 2011]. Вислинский залив относится к крупнейшим лагунам Европы, в котором происходит интенсивное взаимодействие вод Балтийского моря и речного стока, и соленость изменяется от 0 до 8 ‰. Водоем стал классическим объектом при изучении биоразнообразия планктонных и донных сообществ, в частности, влияния видов-вселенцев на зоопланктон и зообентос [Науменко и др., 2014]. Однако влияние вселения новых видов зообентоса на первичную продукцию и уровень эвтрофирования Вислинского залива не изучено. Проведенные исследования первичной продукции, лежащей в основе функционирования водных экосистем, позволили отнести Вислинский залив к самым продуктивным водоемам Европы [Александров, 2010]. Многолетние комплексные гидробиологические исследования позволяют дать представление о влиянии вселения и массового развития моллюска-фильтратора на первичную продукцию и эвтрофирование в высокопродуктивной лагунной экосистеме.

Проведен анализ многолетних с 2001 по 2016 г. ежемесячных с марта-апреля по октябрь-ноябрь комплексных исследований первичной продукции, концентрации хлорофилла, структуры и биомассы зообентоса и других гидробиологических, гидрохимических и гидрологических показателей, полученных в рамках мониторинговых исследований АтлантНИРО. Расположение станций соответствует гидрологическому и гидрохимическому делению и позволяет охватить всю российскую акваторию.

Вислинский залив испытывает интенсивную внешнюю биогенную нагрузку с речным стоком и со сточными водами городов, и концентрации биогенных элементов, в частности фосфора, превышают уровень вызывающий эвтрофирование водоемов. В летний период соотношение минеральных форм азота и фосфора ($N : P < 7$) и концентрация фосфатов ($> 30\text{--}50 \text{ мкгР/л}$) создают условия для «цветения» синезеленых водорослей и очень высокой первичной продукции фитопланктона. Для российской акватории Вислинского залива средняя первичная продукция в 2000-х и 2010-х годах (415 и $440 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) была в 1,5 раза выше, чем в середине 70-х годов прошлого века ($300 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$), что свидетельствует о значительном эвтрофировании этой лагунной экосистемы за последние несколько десятилетий [Александров, 2010]. В современный период уровень первичной продукции в Вислинском заливе соответствует «гипертрофному» статусу и является одним из наибольших среди других акваторий и водоемов бассейна Балтийского моря [Wasmund et al., 2001].

В Вислинском заливе наблюдается значительная пространственная неоднородность распределения первичной продукции и других показателей эвтрофирования вод. Наиболее сильно процессы эвтрофирования выражены в восточной опресненной части (соленость от 0,5 до 4,5 ‰). Здесь слабо сказывается заток морских вод и сочетание гидрологических условий, избытка биогенных элементов и сильного летнего прогрева воды создает оптимальные условия для «цветения» фитопланктона. В частности, наибольшие средние за вегетационный период концентрации хлорофилла «а» за период 2001-2010 гг. ($39\text{--}45 \text{ мкг/л}$) в восточной части залива соответствовали уровню характерному для гипертрофных водоемов и «плохому» качеству вод, согласно современным классификациям. В летний период регулярно наблюдалось «цветение» синезеленых водорослей, а концентрация хлорофилла «а» достигала

100 мкг/л и выше. В центральной части лагуны, при среднемноголетней солёности выше 4,0-4,5 ‰, концентрации хлорофилла «а» уменьшались (до 28-30 мкг/л), соответственно трофический статус снижался до эвтрофного уровня, а качество вод соответствовало «допустимому» состоянию. Первичная продукция также снижалась с гипертрофного уровня в восточной части залива ($500-600 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) до эвтрофного состояния ($300-350 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) в центральной части.

Период, характеризующийся регулярным «цветением» водорослей, предшествовал вселению североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (Sowerby, 1831), который вероятно появился в заливе в 2007-2008 гг., и впервые был зарегистрирован в 2010 г. Отсутствие конкурентов за пищу на большей части акватории Вислинского залива и благоприятное сочетание низкой солёности, мягкого субстрата позволил моллюску *R. cuneata* уже к 2011 г. колонизировать обширную акваторию залива и достичь высокой биомассы [Рудинская, Гусев, 2012]. С 2010 по 2011 г. биомасса *R. cuneata* увеличилась с 5 до 305 г/м^2 , его доля в сообществе с 7 до 84 %, а общая биомасса зообентоса с 76 до 361 г/м^2 . В последующие годы биомасса моллюска *R. cuneata* в российской части Вислинского залива возросла до 663 г/м^2 в 2012 г., и достигла максимума 1606 г/м^2 в 2015 г., составляя 96-97 % общей биомассы зообентоса. Массовое развитие этого моллюска-фильтратора привело к существенной перестройке структуры, обилия и сезонной динамики фитопланктона и существенным образом сказалось на экосистеме Вислинского залива. Перед вселением моллюска в заливе наблюдалось характерная для гипертрофных водоемов одновершинная сезонная динамика обилия фитопланктона с летним пиком, когда при максимальном прогреве наблюдалось «гиперцветение» синезеленых водорослей (концентрация хлорофилла «а» в июле-августе составляла 60-80 мкг/л). В 2011 г., когда в Вислинском заливе впервые наблюдалось очень интенсивное развитие моллюска-вселенца, летнее «цветение» водорослей отсутствовало, и на протяжении всего вегетационного сезона был близкий низкий уровень концентрации хлорофилла «а» (5-15 мкг/л), а в среднем за год концентрация хлорофилла «а» (10 мкг/л) была на минимальном уровне за 27 лет регулярного мониторинга. В 2012 г. также не наблюдалось характерное для августа-сентября «цветение» водорослей, но отмечен максимум концентрации хлорофилла «а» в июне, а минимумом в августе-сентябре. В последующие годы сезонная динамика концентрации хлорофилла (обилия фитопланктона) восстановилась, но на более низком уровне и в стала характеризоваться двухвершинной кривой в весенней (март-апрель) и летний (август) периоды, что характерно мезотрофных и эвтрофных водоемов.

В целом, после вселения моллюска-фильтратора *R. cuneata* средняя за вегетационный период концентрация хлорофилла «а» уменьшилась в 2 раза (с 38 мкг/л в 2001-2010 гг. до 20 мкг/л в 2011-2016 гг.), тогда как биомасса бентоса возросла в 28 раз (с 29 г/м^2 до 822 г/м^2).

Уменьшение обилия фитопланктона привело к увеличению прозрачности воды с 0,6 до 1,0 м в среднем за год и фотического слоя с 1,6 до 2,7 м, что в условиях мелководности Вислинского залива (средняя глубина 2,7 м) позволяет создавать условия для развития фитобентоса и потенциального увеличения первичной продуктивности и усложнения экосистемы водоема.

Вселение моллюска-фильтратора *R. cuneata* оказало положительный эффект на экологическое состояние Вислинского залива. На всей акватории, включая восточный район и Приморскую бухту, в последние годы качество воды, оцененное по концентрации хлорофилла «а», улучшилось с «плохого» на «допустимый» уровень.

Характерно, что, несмотря на общее снижение концентрации хлорофилла «а» (обилия фитопланктона) в результате жизнедеятельности моллюска-фильтратора, в заливе сохранилась выраженная неоднородность пространственного распределения гидрохимических и гидробиологических показателей. Наибольшие средние за вегетационный период концентрации хлорофилла «а» за период 2011-2016 гг. (22-27 мкг/л) наблюдались в восточной части залива и Приморской бухте, а в центральной части снижались (до 14-18 мкг/л). Такое распределение обусловлено как поступлением биогенных элементов в восточную часть и Приморскую бухту, так и влиянием «критической солёности» на планктонные сообщества.

Анализ данных по первичной продукции фитопланктона позволил оценить влияние вселения моллюска-фильтратора на продуктивность лагунной экосистемы. Наиболее показательны процессы, наблюдаемые в 2011 г., когда в Вислинском заливе впервые наблюдалось очень интенсивное развитие этого вселенца, летнее «цветение» водорослей отсутствовало, и на протяжении всего вегетационного сезона был минимальный уровень концентрации хлорофилла «а» (в среднем 10 мкг/л). В этих условиях в сообществе фитопланктона произошло резкое увеличение суточных ассимиляционных чисел (САЧ), как показателя скорости фотосинтеза, которые достигали в летние месяцы 300-400 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, а в среднем за вегетационный период 2011 г. составило 119 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Столь высокие величины САЧ уникальны для водных экосистем. В период предшествующий массовому развитию моллюска-фильтратора в 2001-2010 гг. средние за вегетационный период САЧ варьировали от 22 до 63 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, составляя в среднем 37 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, что близко к средней величине САЧ (30 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$), характерной для водоемов умеренных широт [Бульон, 1994]. Столь высокие величины САЧ отражающие очень высокую скорость фотосинтеза и роста водорослей, вероятно, являлись ответной реакцией на интенсивное выедание водорослей моллюском-фильтратором. Благодаря этому, а также увеличению прозрачности воды и толщины фотической зоны в 1,5 раза, первичная продукция под м^2 в 2011 г. ($420 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) сохранилась на среднемноголетнем уровне, несмотря на снижение концентрации хлорофилла (обилия фитопланктона) в 4 раза (со среднемноголетней величины 38 до 10 мкг/л). В следующем 2012 г. несмотря на увеличение биомассы моллюска *R. cuneata* в 2 раза (с 304 до 665 г/м^2), произошла адаптационная перестройка в сезонной динамике обилия и продуктивности фитопланктона. Как следствие, концентрация хлорофилла «а» увеличилась в 2 раза до 22 мкг/л, САЧ осталась на высоком уровне 93 $\text{мгС} \cdot \text{мгХл}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, в итоге первичная продукция фитопланктона достигла максимальной величины ($533 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) за весь период исследований с 2001 г. В последующие 2013-2016 гг., когда сезонная динамика обилия фитопланктона (по концентрации хлорофилла) сформировалась на более низком уровне и стала характеризоваться двухвершинной кривой, снижение биомассы водорослей стало компенсироваться увеличением САЧ и прозрачности воды, и первичная продукция ($405\text{-}412 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) вновь стала соответствовать уровню, характерному для предыдущего десятилетия.

Таким образом, вселение североамериканского двустворчатого моллюска-фильтратора *R. cuneata* в лагунную экосистему Вислинского залива значительно снизило обилие фитопланктона (по концентрации хлорофилла) и улучшило качество воды. Однако первичная продукция фитопланктона сохранилась на многолетнем эвтрофно-гипертрофном уровне, который создает благоприятные условия для других трофических групп (зоопланктон, бентос, рыбы). Если эвтрофирование вод продолжится, можно ожидать продолжения увеличения первичной продукции в Вислинском заливе, но сохранение высоких биомасс моллюска *R. cuneata* в бентосном сообществе будут препятствовать «гиперцветению» синезеленых водорослей и сохранению качества воды на допустимом уровне.

Библиографические ссылки

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

Бульон В. В. Закономерности первичной продукции в лимнических экосистемах. СПб: Наука, 1994. 222 с.

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

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

McLusky D. S., Elliott M. The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats and Management. Oxford: University Press, 2011. 214 p.

Wasmund N. et al. Trophic status of the south-eastern Baltic sea: a comparison of coastal and open areas // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2001. Vol. 53. P. 849-864.

В. М. Амосова, А. С. Зезера, Ф. А. Патокина,
Т. Г. Васильева, Н. А. Калинина, И. В. Карпушевский
(«Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия»
amosova@atlantniro.ru)

ДИНАМИКА УСЛОВИЙ СРЕДЫ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА РЫБ-ПЛАНКТОФАГОВ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Известно, что в конце 80-х - начале 90-х годов прошлого века экосистема Балтийского моря претерпела режимные сдвиги, вызванные сочетанием различных стресс-факторов, в первую очередь, таких как рыболовство (пресс промысла), эвтрофикация и изменение (потепление) климата. Увеличилась и пространственная неоднородность распределения промысловых видов рыб в рамках единиц запасов. Сельдевые рыбы стали доминировать в экосистеме. Снижение (отсутствие) хищничества трески (*Gadus morhua callarias*) в Центральной и Северной Балтике усилило межвидовую и внутривидовую конкуренцию рыб-планктофагов. Вспышка численности шпрота, на фоне ухудшения состояния кормовой базы сельдевых, привела, в свою очередь, к обострению как межвидовой, так и внутривидовой пищевой конкуренции. Следствием этого явилось снижение индивидуальной массы сельди по возрастным группам и в целом биомассы ее запаса в Центральной Балтике по сравнению с 80-ми годами. К концу 90-х годов по тем же причинам снизилась биомасса шпрота даже при наличии многочисленных поколений 1997 г. и 1999 г. [Feldman, Vasilieva, 2001; Feldman et al., 2002; MacKenzie, Koster, 2004; Зезера, 2009; Зезера, Иванович, 2011; Зезера и др., 2012, 2014; Карпушевский и др., 2013; Amosova et al., 2016; Horbowy, Luzencyk, 2016; Амосова и др., 2017].

Целью данной работы явилось определение современных условий среды, влияющих на состояние популяций рыб-планктофагов. Для этого проведен интегрированный анализ абиотических и биотических факторов экосистемы Балтийского моря за период 1992-2017 гг. (таблица). При анализе использовали программу R 2.11.1 for Windows и ее пакеты для статистических вычислений методом главных компонент (ГК).

Для анализа изменчивости абиотических условий (температура, соленость, кислород) были использованы данные многолетних океанологических наблюдений на мониторинговых станциях Балтийского моря: ВУ5 в Борнхольмской, Р1 в Гданьской и ВУ15 в Готландской котловинах (БД: ФГБНУ «АтлантНИРО», ИКЕС – <http://ocean.ices.dk/Helcom/Helcom.aspx?Mode=1>).

Характеристика состояния биотических переменных (состав пищи, средняя масса шпрота и балтийской сельди) выполнена на основе данных осенних международных гидроакустических съемок и зимних донных траловых съемок, проводимых ФГБНУ «АтлантНИРО» и институтами других стран в Балтийское море (БД: ФГБНУ «АтлантНИРО», ИКЕС [Report..., 2017]). Данные о составе пищи шпрота и различных размерных групп сельди, включали основные виды кормового зоопланктона (псевдокалянус *Pseudocalanus elongatus*, акарция *Acartia* spp., темора *Temora longicornis*), составляющих основную долю (по массе) пищевого комка, и определяющих их внутри- и межвидовую пищевую конкуренцию.

Проанализировано 17 переменных (таблица). Результаты интегрированного анализа представлены на рисунке.

Обнаруженные высокостатистически значимые связи между всеми параметрами по ГК1, объясняющей 52 % дисперсии, показали следующие изменения в конце 90-х годов:

- увеличение температуры всей толщи моря;
- увеличение солености и ухудшение газового режима в придонном слое моря;
- увеличение объема вод, характеризующихся аноксией и гипоксией;
- уменьшение роли в питании шпрота и сельди копеподы *Pseudocalanus elongatus*;
- увеличение роли мелких, менее энергоемких, эвригалинных и эвритермных видов зоопланктона *Acartia* spp. и *Temora longicornis*;
- снижение средних масс шпрота и сельди для всех возрастных групп и их стабилизация на низком уровне.

Таблица – Переменные, использованные для интегрированного анализа

№	Условное обозначение	Переменная
1	T°C поверхность	Среднегодовая температура воды в поверхностном слое
2	S‰ поверхность	Среднегодовая соленость воды в поверхностном слое
3	T°C дно	Среднегодовая температура воды в придонном слое
4	S‰ дно	Среднегодовая соленость воды в придонном слое
5	Объем (%) H ₂ S	Объем вод с аноксией (отсутствие кислорода – сероводород)
6	Объем (%) O ₂ <2 мл/л	Объем вод с гипоксией (концентрация кислорода менее 2 мл/л)
7	Средняя масса шпрот	Средняя масса шпрота для возрастных групп 1-8+
8	Средняя масса сельдь	Средняя масса сельди для возрастных групп 1-8+
9	Псевдокаланус (шпрот)	Псевдокаланус в питании шпрота
10	Псевдокаланус (сельдь<16 см)	Псевдокаланус в питании сельди длиной <16 см
11	Псевдокаланус (сельдь 16-24 см)	Псевдокаланус в питании сельди длиной 16-24 см
12	Акарция (шпрот)	Акарция в питании шпрота
13	Акарция (сельдь<16 см)	Акарция в питании сельди длиной <16 см
14	Акарция (сельдь 16-24 см)	Акарция в питании сельди длиной 16-24 см
15	Темора (шпрот)	Темора в питании шпрота
16	Темора (сельдь<16 см)	Темора в питании сельди длиной <16 см
17	Темора (сельдь 16-24 см)	Темора в питании сельди длиной 16-24 см

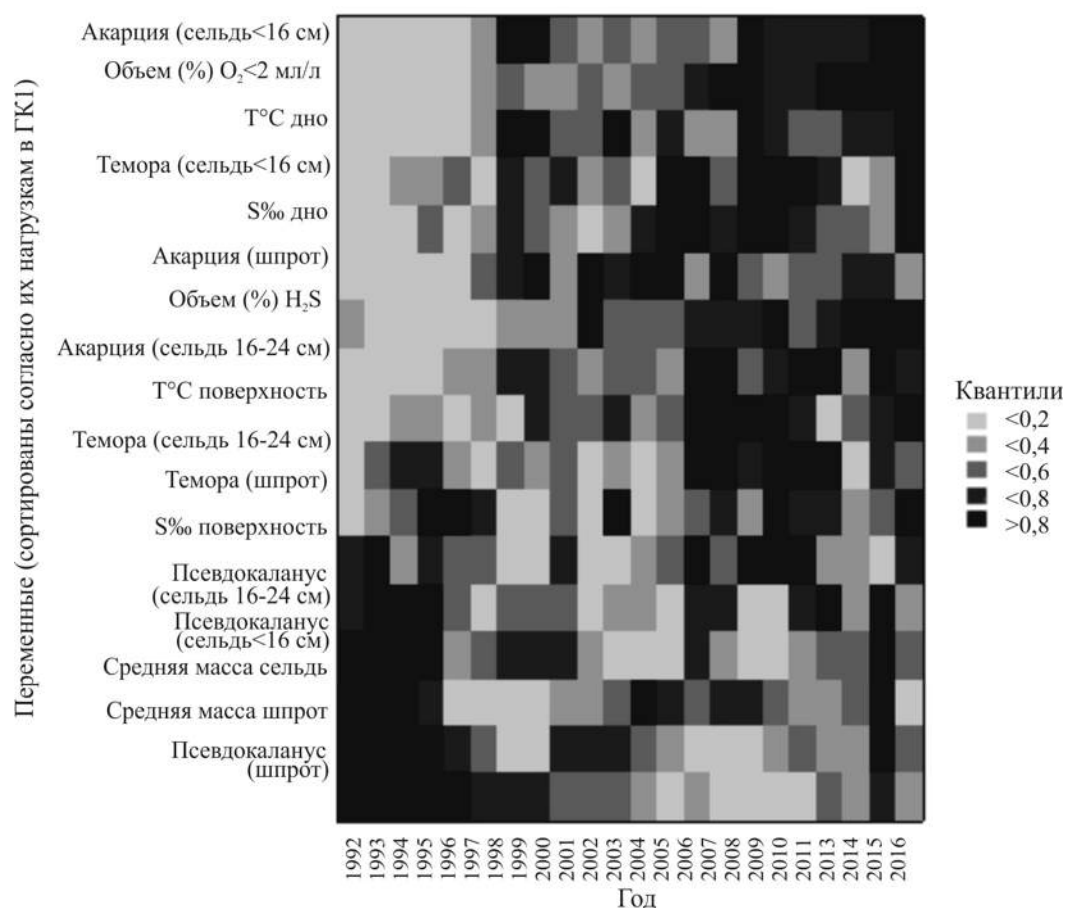


Рисунок – Схема временного развития рядов переменных за период 1992-2016 гг. (см. таблицу)

Переменные трансформированы в квантили, закодированы по цвету (светло-серый=низкие значения, черный=высокие значения) и сортированы согласно их нагрузкам в ГК1

В целом, к ключевым факторам, определяющим современные условия функционирования сообществ рыб-планктофагов, относятся изменения видовой структуры кормового зоопланктона, обусловленные современной изменчивостью климата (потеплением).

Библиографические ссылки

Амосова В. М., Зезера А. С., Карпушевская А. И., Карпушевский И. В., Патокина Ф. А., Дмитриева М. А., Винокур М. Л., Шумилова К. Ю. Биологические и гидрологические компоненты, характеризующие многолетние изменения и современное состояние трески *Gadus morhua callarias* в Балтийском море (Гданьский бассейн, 26-й подрайон ИКЕС) // Вопросы рыболовства. 2017. Т. 18. № 1. С. 42-51.

Зезера А. С. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975-2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006-2007 годах. Т. 1. Балтийское море и заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2009. С. 6-17.

Зезера А. С., Амосова В. М., Патокина Ф. А., Карпушевский И. В., Васильева Т. Г., Калинина Н. А. Результаты интегрированного анализа изменений абиотических условий и величин запасов основных промысловых видов рыб в Балтийском море (юго-восточная часть, Гданьский бассейн, 26-й подрайон ИКЕС) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2010-2013 годах. Т. 1. Балтийское море и его заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2014. С. 6-19.

Зезера А. С., Иванович В. М. Изменения климата, абиотических условий и величины запасов основных промысловых видов рыб в Юго-Восточной Балтике в последние десятилетия // Матер. XV конф. по пром. океанологии, посвящ. 150-летию со дня рождения академика Н. М. Книповича. Калининград: АтлантНИРО, 2011. С. 123-126.

Зезера А. С., Иванович В. М., Патокина Ф. А., Карпушевский И. В., Васильева Т. Г. Изменения в экосистеме Балтийского моря (Юго-Восточная часть, Гданьский бассейн, 26 подрайон ИКЕС) в последние десятилетия // Тезисы докл. XI Всерос. конф. по пробл. рыбопромыслового прогнозирования, посвящ. 150-летию со дня рождения академика Н. М. Книповича (22-24 мая 2012 г.). Мурманск: ПИНРО, 2012. С. 28-31.

Карпушевский И. В., Зезера А. С., Иванович В. М. Адаптационные особенности популяций пелагических и демерсальных рыб в пространственной и временной динамике фактора солености вод Балтийского моря // СПб.: Труды Зоологического института РАН, 2013. Приложение № 3. С. 128-135.

Amosova V. M., Zezera A. S., Karpushevskaya A. I., Karpushevskiy I. V., Patokina F. A., Dmitrieva M. A. Integrated analysis of several biological/hydrological components and cod stomach data in the Gdansk Basin of the Baltic Sea // ICES ASC Handbook, Annual Science Conference (ASC), Riga, Latvia, 19-23 September 2016. ICES CM, 2016. F:665. P. 32.

Feldman V. N., Vasilieva T. G. Changes in distribution, abundance and population structure of Baltic sprat in 1992-2000 // ICES ASC Handbook, ICES Annual Science Conference ICES, 26-29 September 2000. Oslo, Norway. ICES CM, 2001. U:05. P. 111.

Feldman V. N., Zhigalova N. N., Patokina F. A., Zezera A. S. Dynamics of zooplankton structure, sprat and herring feeding and trophic interactions in conditions of water warming in the southeastern Baltic Sea // ICES ASC Handbook, Annual Science Conference ICES, 29 September - 9 October, Copenhagen, Denmark. ICES CM, 2002. N:05. P. 1-31.

Horbowy J., Luzencyk A. Effects of multispecies and density dependent factors on MSY reference points: Example of the Baltic Sea sprat. CIFAS, 2016. 0220. R3: 1-27.

MacKenzie B. R., Koster F. W. Fish production and climate: sprat in the Baltic Sea // Ecology. 2004. Vol. 85. P. 784-794.

Report of the Baltic fisheries assessment working group (WGBFAS). Copenhagen, Denmark, 2017. ICES CM, 2017. ACOM. 859 p.

А. Г. Архипов, Р. А. Пак, Т. А. Симонова
(Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия)
arkhipov@atlantniro.ru

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИХТИОПЛАНКТОНА В ВОДАХ МАРОККО

В работе сопоставлялись видовые составы рыб на планктонных фазах их развития (т. е. видовые составы ихтиопланктонных сообществ) акваторий северной и южной частей Марокко (северная часть Центрально-Восточной Атлантики – ЦВА), где АтлантНИРО проводит регулярные исследования.

Известно, что основные параметры численности поколений рыб закладываются в течение ранних периодов жизни – эмбриональном, личиночном и мальковом. Способность вида расширять свой ареал, приспосабливаться к новым условиям среды также в определённой степени зависит от состояния популяции в раннем онтогенезе. Поэтому изучение разных аспектов раннего онтогенеза рыб – одна из важных задач современных исследований водных биоресурсов [Дехник, Серебряков, Соин, 1985; Архипов, 2006]. Рассматриваемые нами объекты исследований населяют акватории, которые находятся в тропической климатической зоне ЦВА (33-21° с.ш.). Здесь происходит активный нерест неритических рыб и нагул их молоди. Прибрежные воды Марокко находятся под воздействием Канарского течения, которое следует вдоль берегов Северо-Западной Африки и у Канарских островов в юго-западном направлении. Возле мысов образуются круговороты, имеющие квазистационарный характер. Устойчивый северо-восточный пассат способствует возникновению апвеллинга, выносящего холодные глубинные воды на поверхность. На шельфе апвеллинг существует практически в течение всего года. Места наибольших скоплений ихтиопланктона у берегов северо-западного побережья Африки носят квазистационарный характер и привязаны к динамическим процессам, происходящим в этом районе [Архипов, 2006; Доманевский, 1998; Берников, Доманевский, Кудерский, Яковлев, 2002].

Цель настоящего исследования – проанализировать имеющиеся в АтлантНИРО многолетние данные по видовым составам ихтиопланктонных сообществ в водах Марокко.

Материалы собирались в экономических зонах северной (32°00'-28°00' с.ш.) и южной (28°00'-21°00' с.ш.) частей Марокко с 2003 по 2016 г. в разные сезоны года. Исследования проводились во время комплексных съёмок, выполняемых АтлантНИРО по стандартным методикам [Методические указания по сбору проб ..., 1983]. Осуществлялся ступенчато-косой лов планктоносорбщиками «Бонго-20» с газом № 17-21 на горизонтах 100, 50, 35, 25, 10 и 0 м по 1,5-3 мин. на каждом горизонте при скорости судна 2,0-3,0 уз. Дальнейшая обработка материалов производилась в лабораторных условиях под бинокулярными микроскопами МБС-10 (увеличение 8 х 2, 8 х 4). В ходе камеральной обработки определялся видовой состав икринок и личинок рыб, и подсчитывалось их количество. Определение представителей некоторых семейств до вида было затруднено. Для сопоставления видовых составов ихтиопланктонных сообществ использовался часто применяемый в экологических исследованиях коэффициент видового сходства Соренсена [Одум, 1975].

В водах северной части ЦВА обитают в основном представители тропической и субтропической ихтиофауны. Разными авторами здесь выделяется от 800 до 1000 видов рыб. В верхнем 100-метровом слое над шельфом отмечается более 100 видов пелагических икринок и личинок рыб [Доманевский, 1998; Берников, Доманевский, Кудерский, Яковлев, 2002; Калинина, 1981; Архипов, 2009, 2011, 2015; Blache, Cadenat, Stauch, 1970]. В результате наших исследований в зоне северной части Марокко было отмечено 126 видов икринок и личинок из 54 семейств, в зоне южной части Марокко – 175 видов из 68 семейств. Список семейств и количество видов в ихтиопланктонных сообществах рассматриваемых районов представлены в таблице. Всего в ихтиопланктонных пробах встречались представители 73 семейств.

Таблица – Список семейств и количество видов в ихтиопланктонных сообществах рассматриваемых районов

№ п/п	Семейство	Северная часть Марокко	Южная часть Марокко
1	2	3	4
1	Anguillidae	2	2
2	Atherinidae	-	1
3	Bathylagidae	1	1
4	Berycidae	-	1
5	Blennidae	1	2
6	Bothidae	3	4
7	Bramidae	3	3
8	Bregmacerotidae	1	1
9	Callionimidae	2	2
10	Caproidae	-	1
11	Carangidae	7	11
12	Carapidae	1	-
13	Caristiidae	1	-
14	Centracanthidae	1	1
15	Centrolophidae	-	1
16	Chauliodontidae	2	2
17	Clupeidae	5	5
18	Congridae	1	1
19	Coryphaenidae	2	2
20	Cynoglossidae	-	1
21	Diodontidae	1	1
22	Eheneidae	-	1
23	Engraulidae	1	1
24	Exocoetidae	-	1
25	Fistulariidae	-	2
26	Gadidae	1	1
27	Gempylidae	2	2
28	Gobiesocidae	-	1
29	Gobiidae	1	2
30	Gonostomatidae	6	6
31	Howellidae	-	1
32	Labridae	1	2
33	Lophiidae	1	-
34	Lutianidae	-	1
35	Macrorhamphosidae	1	1
36	Macrouridae	2	3
37	Merlucciidae	2	2
38	Mugilidae	2	2
39	Mullidae	1	-
40	Muraenidae	1	1
41	Myctophidae	18	21
42	Nomeidae	1	1
43	Oneroidae	-	1
44	Ophichthidae	2	2
45	Ophidiidae	3	3
46	Ostraciidae	1	-
47	Paralepididae	2	3
48	Peristediidae	-	1
49	Photichthyidae	3	4
50	Pleuronectidae	1	1

1	2	3	4
51	Pomadasydae	2	2
52	Pomatomidae	-	2
53	Sciaenidae	1	4
54	Scomberesocidae	1	1
55	Scombridae	6	10
56	Scopelarchidae	1	1
57	Scorpenidae	2	1
58	Serranidae	-	5
59	Soleidae	3	4
60	Sparidae	5	10
61	Sphyraenidae	-	1
62	Sternoptychidae	3	2
63	Stromateidae	-	1
64	Syngnathidae	2	2
65	Synodontidae	-	3
66	Tetragonuridae	2	2
67	Tetraodontidae	-	1
68	Trachinidae	3	3
69	Trachipteridae	1	1
70	Trichiuridae	2	2
71	Triglidae	2	4
72	Uranoscopidae	2	2
73	Zeidae	1	1
	Vсero	126	175

Примечание – *Цифрами обозначено количество обнаруженных видов икринок и личинок рыб из семейств, зафиксированных в рассматриваемых районах

При анализе материалов, как уже отмечалось, использовался коэффициент видового сходства Соренсена (K), определяемый по формуле:

$$K = \frac{2c \times 100\%}{a + b},$$

где a и b – количество видов в сравниваемых районах;

c – количество совпадающих или близких видов.

При сопоставлении видовых составов ихтиопланктонных сообществ северной и южной частей Марокко нами был получен следующий результат:

$$K = 2 \cdot 115 \cdot 100\% / (126 + 175) = 76,4 \, \%.$$

Как видно из этих расчётов, в смежных районах видовое сходство в ихтиопланктонных сообществах близко. Здесь обитают представители субтропической и тропической ихтиофауны [Архипов, 2006; Архипов, 2009, 2011, 2015].

Проанализировав имеющиеся ихтиопланктонные материалы можно отметить, что по направлению от северной части Марокко к южной наблюдался переход субтропической (атлантическо-средиземноморской) ихтиофауны к тропической (гвинейской). Ихтиопланктон субтропической фауны северной части рассматриваемой акватории (северная часть Марокко) в основном был представлен икринками и личинками европейской сардины (*Sardina pilchardus*), европейской ставриды (*Trachurus trachurus*), восточной скумбрии (*Scomber japonicus*), лепидопа (*Lepidopus caudatus*), мерлуз (род *Merluccius*). В районе южной части Марокко кроме вышеназванных видов в ихтиопланктоне массово отмечались икринки и личинки тропических видов – круглой (*Sardinella aurita*) и плоской (*Sardinella maderensis*) сардинелл, западноафриканской ставриды (*Trachurus trecae*), пеламиды (*Sarda sarda*). Следует

отметить, что м. Кап-Блан (21° с.ш.) является важной фаунистической границей. Южнее этой границы (район Мавритании) ихтиофауна в основном тропическая (гвинейская), а севернее, в районе южной части Марокко – переходная (смешанная), и в районе северной части Марокко – субтропическая (атлантическо-средиземноморская) [Доманевский, 1998; Берников, Доманевский, Кудерский, Яковлев, 2002]. Кроме того, наши данные подтверждают известное в экологии правило Уоллеса, утверждающее, что в северном полушарии по мере продвижения с севера на юг видовое разнообразие организмов увеличивается. Подобные закономерности выявлены нами и в других районах Восточной Атлантики [Архипов, 2006].

В заключении можно отметить следующее:

1) В ихтиопланктонном сообществе северной части Марокко нами было отмечено 85 видов из 57 семейств, южной части Марокко – 100 видов из 62 семейств, всего в ихтиопланктонных пробах встречались представители 66 семейств.

2) В северной части Марокко преобладали икринки и личинки европейских сардины и ставриды, а также – восточной скумбрии; в южной части Марокко – кроме характерных для северной части видов в ихтиопланктоне массово встречались круглая и плоская сардинеллы, западноафриканская ставрида и пелагида.

3) Судя по коэффициенту видового сходства Соренсена в смежных районах северной и южной частей Марокко ихтиопланктонные сообщества наиболее близки и имеют много общих видов.

4) Как показали наши исследования видовых составов рыб на ранних стадиях их развития в направлении от северной к южной части Марокко отмечается переход субтропической (атлантическо-средиземноморской) ихтиофауны к тропической (гвинейской).

Библиографические ссылки

Архипов А. Г. Динамика численности и особенности распределения ихтиопланктонных сообществ северной части Центрально-Восточной Атлантики и морей Средиземноморского бассейна. // Калининград: АтлантНИРО, 2006. 232 с.

Архипов А. Г. Динамика численности икринок и личинок массовых видов рыб северной части Центрально-Восточной Атлантики // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55, № 2. С. 173-179.

Архипов А. Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Марокканской Сахары // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49. № 2. С. 225-232.

Архипов А. Г. Сезонная и межгодовая изменчивость ихтиопланктона у побережья Северного Марокко // Вопросы ихтиологии. 2011. Т. 51. № 1. С. 105-112.

Берников Р. Г., Доманевский Л. Н., Кудерский С. К., Яковлев В. Н. Центрально-Восточная Атлантика // Промыслово-океанологические исследования в Атлантическом океане и южной части Тихого океана. Калининград: АтлантНИРО, 2002. Т. 1. С. 146-195.

Дехник Т. В., Серебряков В. П., Соин С. Г. Значение ранних стадий развития в формировании численности поколений. // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. Москва, 1985. С. 56-72.

Доманевский Л. Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центрально-Восточной Атлантике. Калининград: АтлантНИРО, 1998. 195 с.

Калинина Э. М. Ихтиопланктон района Канарского течения. Киев: Наукова думка, 1981. 116 с.

Методические указания по сбору проб зоо- и ихтиопланктона планктоносорборщиком «Бонго» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.

Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 736 с.

Blache J., Cadenat J., Stauch A. Faune tropicale // XVIII Cles de determination des poissons de mer signales dans l'Atlantique oriental. Paris: ORSTOM, 1970. 479 p.

KELLICOTTIA BOSTONIENSIS (ROUSSELET, 1908) В ПЛАНКТОНЕ ПОЙМЕННЫХ ОЗЁР КЕРЖЕНСКОГО ЗАПОВЕДНИКА

Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908), появившаяся в планктоне озёр Нижегородского Правобережья в 2000-х годах [Бауанов, 2014], продолжает своё расселение в восточном направлении и осваивает водные объекты Нижегородского Заволжья, в частности, созданного в 1993 г. в среднем течении р. Керженец (левосторонний приток р. Волги) Керженского заповедника [Шурганова и др., 2017].

На пойменных озёрах заповедника с 1998 г. осуществляется регулярный гидроэкологический мониторинг, включающий ежемесячный отбор проб зоопланктона сетью Джеди в безлёдный период с дальнейшей их обработкой по общепринятым методикам [Методические рекомендации ..., 1984]. В число озёр – объектов мониторинга входят озера Нижнее Рустайское, Круглое, Калачик и Маховское – старицы в разной степени удалённые от речного русла, различающиеся по проточности, стадии заболачивания и гидролого-гидрохимическим параметрам [Баянов, Кривдина, 2013; Efimova et al., 2016].

Среди стариц заповедника выделяется оз. Нижнее Рустайское. Оно расположено близко к р. Керженец в кустарниковой пойме, хорошо открыто солнечным лучам, имеет постоянную связь с рекой и круглогодичную проточность. Озеро имеет хорошее грунтовое питание, воды высокой прозрачности и минерализации, низкой цветности и близкой к нейтральной реакции среды. Процессы синтеза и распада органических веществ в нём протекают довольно интенсивно [Баянов, 2012]. В конце 90-х годов прошлого столетия оз. Нижнее Рустайское имело нетипичный для других пойменных озёр состав зоопланктонного сообщества. В 1999 г. в планктоценозе преобладал не отмеченный в других старицах ветвистоусый рачок *Bosminopsis deitersi* – требовательный к содержанию кислорода вид, обычно характерный для прибрежных зарослей рек [Мануйлова, 1964]. Регистрировалось и присутствие в составе планктона веслоногого *Eudiaptomus gracilis*.

Озеро Круглое характеризуется слабой проточностью, невысокой ролью грунтового питания, а также нетипичной для стариц котловиной с большими глубинами (до 8,0 м). Однако, содержащим достаточное количество кислорода и пригодным для обитания гидробионтов является лишь верхний 1,0-1,5 м слой воды [Баянов, Кривдина, 2013].

Озеро Калачик характеризуется обычной для стариц подковообразной формой котловины, малыми глубинами, высокой степенью зарастания и полным застоем вод большую часть года вследствие отсутствия связи с рекой за исключением паводкового периода. Невысока роль в его питании грунтовых вод [Efimova et al., 2016]. Озеро расположено среди высокоствольного леса, сильно затенено, вследствие чего внутриводоёмный метаболизм очень замедлен, с полным преобладанием деструкционных процессов [Баянов, 2012].

Наибольшей удалённостью от реки, заболоченностью, зарастанием и малыми глубинами отличается оз. Маховское. Для его вод характерен низкий pH и высокая цветность. Основные гидролого-гидрохимические характеристики р. Керженец и стариц-объектов мониторинга представлены в таблице 1.

Зоопланктонные сообщества большинства озёр-стариц формирует веслоногий рачок *Thermocyclops oithonoides* со своей молодью. Массовыми являются коловратки *Asplanchna priodonta*, *Conochilus hyppocrepsis*, *C. unicornis*, ветвистоусые рачки *Daphnia longispina*, *Pleuroxus truncatus*, *Polyphemus pediculus*. Обычны эвритопные *Ceriodaphnia quadrangula*, *Bosmina longirostris* и зарослевые рачки *Sida crystallina* и *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*. Из коловраток – *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra vulgaris*.

Таблица 1 – Гидролого-гидрохимические характеристики р. Керженец и стариц – объектов гидроэкологического мониторинга

Показатель	Река Керженец	Озеро Нижнее Рустайское	Озеро Круглое	Озеро Калачик	Озеро Маховское
Абсолютная отметка уровня воды относительно уровня моря, м	80,5	80,5	81,3	81,0	82,0
Удалённость от речного русла, м	0	50-250	260-380	320-500	650-700
Цветность, °Pt-Co	138	40	108	102	110
Прозрачность по диску Секки, м	1,0	2,0	1,1	1,5	1,6
Максимальная глубина, м	1,35	3,7	8,0	3,1	1,5
pH, ед.	6,8	6,9	6,2	6,1	6,0
Электропроводность, мкСм/см	104	111	57	40	79

В конце 90-х годов в старицах р. Керженец изредка регистрировалась *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) – вид характерный для северных олиготрофных озёр. Представитель того же рода инвазийный вид *K. bostoniensis* в водных объектах Керженского заповедника (р. Керженец и р. Рустайчик) впервые зарегистрирован М. Ю. Ильиным в 2013 г. [Ильин, 2016]. В 2017 г. при обследовании более десятка стариц р. Керженец в пределах заповедника присутствие *K. bostoniensis* было отмечено почти во всех из них, за исключением старицы Новая, сформировавшейся в 2005 г. В некоторых озёрах *K. bostoniensis* достигает высокой численности – 4,9; 58 и 144 тыс. экз./м³ (Гришино, Черноезерское и Драничное соответственно). В озёрах Чёрный Яр, Сиротинное и Симин Дол численность вселенца не превышает двух десятков экз./м³ [Отчёт ..., 2017].

В озёрах – объектах мониторинга *K. bostoniensis* также присутствует, развиваясь в наибольшей степени ежегодно в августе или сентябре. В оз. Маховском вид достигал численности 200 тыс. экз./м³, в оз. Круглое – 100 тыс. экз./м³, в оз. Нижнее Рустайское – 5 тыс. экз./м³.

В таблицах 2 и 3 представлены наиболее массовые виды зоопланктона стариц-объектов гидробиологического мониторинга Керженского заповедника в порядке уменьшения индекса плотности Л. В. Арнольди [Арнольди, 1949] в модификации Г. Х. Щербины [Щербина, 1993]. Показатели индекса не приводятся.

Как видно из таблицы 3 наибольшее развитие *K. bostoniensis* получила в оз. Круглое, где входит в число наиболее массовых видов зоопланктонного сообщества. Обильно развивается она и в оз. Маховское. Заметно меньше *K. bostoniensis* в оз. Нижнее Рустайское, где вид совершенно выпадает из состава зоопланктона в отдельные годы.

По нашим наблюдениям вид-вселенец – коловратка *K. bostoniensis* предпочитает давно сформировавшиеся, удалённые на значительное расстояние от реки старицы, мало подверженные влиянию речных вод, с отсутствием проточности и высокой степенью заболачивания. В недавно сформировавшихся, ближайших к реке старицах, характеризующихся хорошей проточностью, высокой прозрачностью вод и слабой степенью заболачивания, этот вид, как правило, развивается в заметно меньшем количестве.

Таблица 2 – Массовые виды зоопланктона пойменных озёр р. Керженец в 1999-2002 гг.

Озеро Нижнее Рустайское	Озеро Круглое	Озеро Калачик
1999 г.		
<i>Bosminopsis deitersi</i>	<i>Asplanchna priodonta</i>	<i>Thermocyclops oithonoides</i>
<i>Alonella</i> sp.	<i>Scapholeberis mucronata</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
<i>Macrocyclus albidus</i>	<i>T. oithonoides</i>	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
<i>T. oithonoides</i>	<i>Sida crystallina</i>	<i>Bosmina obtusirostris</i>
<i>A. priodonta</i>	<i>Cyclops strenuus</i>	<i>C. strenuus</i>
<i>Conochilus unicornis</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>A. priodonta</i>
Ostracoda	<i>Keratella cochlearis</i>	<i>C. unicornis</i>

Озеро Нижнее Рустайское	Озеро Круглое	Озеро Калачик
2000 г.		
<i>T. oithonoides</i> <i>C. sphaericus</i> <i>B. deitersi</i> <i>Cyclops insignis</i> <i>Peracanthus truncatus</i> <i>A. priodonta</i> <i>C. strenuus</i>	<i>Pleuroxus truncatus</i> <i>Macrocyclus albidus</i> <i>C. sphaericus</i> <i>T. oithonoides</i> <i>S. mucronata</i> <i>S. crystallina</i> <i>Alonella sp.</i>	<i>T. oithonoides</i> <i>Trichotria truncatus</i> <i>Synchaeta pectinata</i> <i>Streblocerus serricaudatus</i> <i>Simocephalus vetulus</i> <i>S. crystallina</i> <i>S. mucronata</i>
2001 г.		
<i>P. pediculus</i> <i>S. mucronata</i> <i>A. priodonta</i> <i>C. strenuus</i> <i>T. oithonoides</i> <i>D. longispina</i> <i>K. cochlearis</i>	<i>Daphnia longispina</i> <i>P. pediculus</i> <i>A. priodonta</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>M. albidus</i> <i>K. cochlearis</i>	<i>D. longispina</i> <i>T. oithonoides</i> <i>P. pediculus</i> <i>C. strenuus</i> <i>Camptocercus rectirostris</i> <i>M. leuckarti</i> <i>S. vetulus</i>
2002 г.		
<i>A. priodonta</i> <i>P. truncatus</i> <i>S. mucronata</i> <i>P. pediculus</i> <i>C. sphaericus</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Euchlanis dilatata</i>	<i>C. strenuus</i> <i>T. oithonoides</i> <i>P. truncatus</i> <i>C. pulchella</i> <i>D. longispina</i> <i>S. mucronata</i> <i>Graptoleberis testudinaria</i>	<i>A. priodonta</i> <i>K. cochlearis</i> <i>P. truncatus</i> <i>C. strenuus</i> <i>Acroperus harpae</i> <i>P. pediculus</i> <i>S. mucronata</i>

Таблица 3 – Массовые виды зоопланктона пойменных озёр р. Керженец в 2015-2017 гг.

Озеро Нижнее Рустайское	Озеро Круглое	Озеро Маховское
2015 г.		
<i>Conochilus hyppocreps</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>Keratella cochlearis</i> <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Collotheca sp.</i> <i>Polyarthra vulgaris</i>	<i>Thermocyclops oithonoides</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>Cyclops strenuus</i> <i>Polyarthra vulgaris</i> <i>Keratella cochlearis</i>	<i>Conochilus unicornis</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>A. priodonta</i> <i>Collotheca sp.</i> <i>Trichocerca elongata</i>
2016 г.		
<i>T. oithonoides</i> <i>M. leuckarti</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>C. quadrangula</i> <i>Polyarthra major</i> <i>C. unicornis</i> <i>A. priodonta</i>	<i>T. oithonoides</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Polyarthra vulgaris</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i> <i>Trichocerca longiseta</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>Keratella cochlearis</i>	<i>Daphnia longispina</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Acanthodiptomus denticornis</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Macrocyclus sp.</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>Bryceella sp.</i>
2017 г.		
<i>T. oithonoides</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>C. quadrangula</i> <i>Polyarthra vulgaris</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Bosmina longirostris</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i>	<i>T. oithonoides</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>A. denticornis</i> <i>Cyclops strenuus</i> <i>C. vicinus</i> <i>Scapholeberis mucronata</i>	<i>Daphnia longispina</i> <i>Mesocyclops leuckarti</i> <i>Kellicottia bostoniensis</i> <i>A. denticornis</i> <i>T. oithonoides</i> <i>Polyphemus pediculus</i> <i>Bosmina longirostris</i>

Библиографические ссылки

- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. Ч. II. Каркинитский залив // Труды Севастопольской биол. станции. М.-Л., 1949. Т. 7. С. 127-192.
- Баянов Н. Г. Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в старицах реки Керженец // Известия КГТУ. Серия «Биологические и сельскохозяйственные науки». 2012. № 24. С. 36-47.
- Баянов Н. Г., Кривдина Т. В. Межсезонная динамика гидролого-гидрохимических показателей реки и её стариц (на примере р. Керженец) // Известия РАН. Серия географическая. 2013. № 2. С. 52-67.
- Ильин М. Ю. Состав и структура сообществ зоопланктона водных объектов особо охраняемых природных территорий (на примере Нижегородской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2016. 27 с.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera) фауны СССР. М.-Л., 1964. 328 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 33 с.
- Отчёт на выполнение НИР по теме: «Проведение научно-исследовательских работ по изучению водоёмов в пойме р. Керженец и оценке кормовой базы в местах обитания русской выхухоли» / Рук. О. А. Морева. Нижний Новгород, 2017. 147 с. (рукопись, ГПЗ «Керженский»).
- Шурганова Г. В., Гаврилко Д. Е., Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Макеев И. С., Золотарёва Т. В., Жихарев В. С., Голубева Д. О., Горьков А. С. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах и водотоках Нижегородской области // Российский журн. биол. инвазий. 2017. № 3. С. 122-133.
- Щербина Г. Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Зооценозы водоёмов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. Санкт-Петербург, 1993. С. 108-144.
- Bayanov N. G. Occurrence and Abundance Level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in Lakes of the Nizhniy Novgorod region // Russian Journal of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, № 2. P. 111-114.
- Efimova L. E., Korabliova O. V., Lomova D. V. Landscape Dynamics and Lakes Hydrology of Kerzhenets River Floodplain // Riparian Zones. Characteristics, Management Practices and Ecological Impacts. Chapter 6. New York: Pokrovsky O. (editor), 2016. P. 125-148.

УДК 574.583:574.623

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

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ПЛАНКТОННЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ *PROROCENTRUM MINIMUM* КАК КЛЮЧЕВОЙ ФАКТОР ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСПЕШНОСТИ

Динофлагелляты – группа одноклеточных эукариот в составе клады Alveolata. Эти организмы являются одной из доминирующих форм морского фитопланктона, они играют важную роль в функционировании водных экосистем. Как первичные продуценты прибрежных вод они уступают лишь диатомовым водорослям [Околовцов, 2011]. Морские планктонные динофлагелляты составляют большинство современных видов этих одноклеточных эукариот [Околовцов, 2011]. Они населяют как северные и умеренные широты, так и тропические регионы. Многие виды динофлагеллят способны к эффективной инвазии. Более того, для представителей этой группы характерны вспышки численности, вызывающие так называемое цветение воды («красные приливы»), сопровождающееся накоплением токсичных

веществ (вторичных метаболитов динофлагеллят), опасных как для морских животных, так и для человека [Околодков, 2011]. В основе экологической успешности динофлагеллят лежит эффективность адаптации к условиям внешней среды, к воздействию стрессовых факторов. Наряду с физиологическими особенностями, в первую очередь, метаболизма [Околодков, 2011; Glibert et al., 2012; Matantseva et al., 2016], жизненные циклы динофлагеллят, их специфика, стадии и возможные пути развития, также представляют собой один из ключевых компонентов успешности этих микроорганизмов.

Согласно современным представлениям, большинство динофлагеллят имеет гаплофазный жизненный цикл с зиготической редукцией – гаплоидные гаметы сливаются с образованием диплоидной планозиготы, которая далее проходит мейотическое деление или инцистируется [Околодков, 2011; Salgado et al., 2017]. С другой стороны, для многих видов показано исключительно бесполое размножение. Клетки их вегетативной стадии обладают гаплоидным набором хромосом [Околодков, 2011]. Тем не менее, в течение последних лет появляются данные о пластичности и сложности жизненных циклов динофлагеллят, с постоянно возникающими переходами к половому процессу, различными стратегиями смены стадий и диапазонами их морфологической вариативности [Figuerola, Bravo, 2006; Dalpena et al., 2015; Figuerola et al., 2015; Salgado et al., 2017]. К примеру, для токсичного, способного к формированию цветений, вида *Alexandrium minutum* была продемонстрирована модель с тремя возможными путями развития этих динофлагеллят в их жизненном цикле и интерпретациями событий их клеточного цикла [Figuerola et al., 2015].

Prorocentrum minimum (Pavillard) Schiller – представитель планктонных армированных динофлагеллят, вид-космополит, распространенный как в холодных водах умеренных регионов, так и в тропических широтах, демонстрирующий высокие темпы и успешность заселения новых регионов [Kimor et al., 1985; Hajdu et al., 2005; Neil et al., 2005; Glibert et al., 2008, 2012; Telesh et al., 2016]. Вспышки численности этих динофлагеллят были зафиксированы в прибрежных водах практически по всему миру [Neil et al., 2005]. Тем не менее, жизненный цикл *P. minimum* ранее не был подробно исследован, а какие-либо данные о наличии полового процесса в жизненном цикле в природных и лабораторных популяциях отсутствуют. Только для одного из видов рода *Prorocentrum* – *P. micans* – была показана возможность перехода к половому процессу в условиях стресса [Bhaud et al., 1988].

В данной работе мы рассматриваем особенности жизненного цикла динофлагеллят *P. minimum* на примере их лабораторных популяций. Показано возникновение в культуре с течением времени особой стадии, на основании литературных данных характеризующейся как стадия планозиготы. Рассмотрены условия появления данной стадии развития. С помощью светооптических методов, в т. ч. методов флуоресцентного мечения, проанализированы особенности морфологии клеток *P. minimum* в лабораторной популяции, определены линейные размеры клеток и ядер, выявлены предположительные стадии развития. Изучена тонкая организация клеток с использованием методов электронной микроскопии. Получены данные, касающиеся кариотипа динофлагеллят *P. minimum*. Начата работа по оценке сложности и вариативности жизненного цикла *P. minimum* и разработке его модели.

Поддержано грантом Российского научного фонда №-16-14-10116.

Библиографические ссылки

- Околодков Ю. Б. Dinoflagellata // Протисты. Руководство по зоологии. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. № 3. С. 7-94.
- Bhaud Y., Soyer-Gobillard M. O., Salmon J. M. Transmission of gametic nuclei through a fertilization tube during mating in a primitive dinoflagellate, *Prorocentrum micans* Ehr. // J. Cell. Sci. 1988. № 89. P. 197-206.
- Dapena C., Bravo I., Cuadrado A., Figuerola R. I. Nuclear and cell morphological changes during the cell cycle and growth of the toxic dinoflagellate *Alexandrium minutum* // Protist. 2015. № 166. P. 146-160.

- Figuerola R. I., Bravo I., Garcés E. Multiple routes of sexuality in *Alexandrium taylori* (Dinophyceae) in culture // J. of Phycology. 2006. № 42. P. 1028-1039.
- Figuerola R. I., Dapena C., Bravo I., Cuadrado A. The hidden sexuality of *Alexandrium minimum*: An example of overlooked sex in dinoflagellates // PloS one. 2015. № 10, e0142667.
- Glibert P. M., Burkholder J. M., Kana T. M. Recent insights about relationships between nutrient availability, forms, and stoichiometry, and the distribution, ecophysiology, and food web effects of pelagic and benthic *Prorocentrum* species // Harmful Algae. 2012. № 14. P. 231-259.
- Glibert P. M., Mayorga E., Seitzinger S. *Prorocentrum minimum* tracks anthropogenic nitrogen and phosphorus inputs on a global basis: application of spatially explicit nutrient export models // Harmful Algae. 2008. № 8. P. 33-38.
- Hajdu S., Pertola S., Kuosa H. *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) in the Baltic Sea: morphology, occurrence-a review // Harmful Algae. 2005. № 4. P. 471-480.
- Heil C. A., Glibert P. M., Fan C. *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller-a review of a harmful algal bloom species of growing worldwide importance // Harmful Algae. 2005. № 4. P. 449-470.
- Kimor B., Moigis A. G., Dohms V., Stienen C. A case of mass occurrence of *Prorocentrum minimum* in the Kiel Fjord // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. № 27. P. 209-215.
- Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I., Schubert H., Voss M. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // Frontiers in microbiology. 2016. № 7. P. 1310.
- Salgado P., Figuerola R. I., Ramilo I., Bravo I. The life history of the toxic marine dinoflagellate *Protoceratium reticulatum* (Gonyaulacales) in culture // Harmful Algae. 2017. № 68. P. 67-81.
- Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. № 59. P. 100-111.

УДК 574.583 (285.2):591+597-19

С. Э. Болотов¹, Т. Д. Зинченко²

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

²Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти, Россия)
alhimikhmu@yandex.ru

СТРУКТУРА ВОДНЫХ МАСС И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК БАСЕЙНА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (НА ПРИМЕРЕ ГИДРОСИСТЕМЫ РЕКИ УСА)

Характерной особенностью малых и средних притоков водохранилищ Волги выступает выраженная неоднородность структуры водных масс в области контакта, проявляющаяся в значимых отличиях речных и водохранилищных вод по ряду физико-химических показателей. Данные кондуктометрического зондирования водной толщи реки Усы – правобережного среднего притока Куйбышевского водохранилища, выполненного в 2017 г. на всем ее протяжении, вполне определенно демонстрируют такую неоднородность при смешении двух генетически разнородных водных масс – более минерализованной речной и опресненной водохранилищной.

По аналогии со схемой районирования устьевых областей притоков водохранилищ Верхней Волги по характеру смешения вод [Гидроэкология устьевых областей ..., 2015] в гидросистеме р. Усы на основе электропроводности воды выделено три основные гидроэкологические зоны: свободного течения реки (ст. 1-7), смешения вод реки и водохранилища (собственно устьевая область реки – ст. 8) и глубоководный участок Усинского залива Куйбышевского водохранилища (ст. 9).

Целью настоящей работы является изучение экологических особенностей (видовой состав, доминирующие комплексы, количественное развитие и продукция) сообществ зоопланктона р. Усы во взаимосвязи со структурой водных масс реки.

В основу работы положены материалы комплексного гидроэкологического изучения водной системы р. Усы, выполненного в июле 2017 г. Пробы зоопланктона собирали на 9 станциях, расположенных на всем протяжении реки, в т.ч. в граничащей водной системе – глубоководном участке Усинского залива Куйбышевского водохранилища. Зоопланктон собирали на медиали: на мелководных участках ведром, на глубоководных – планктобатометром ($V=2,5$ л) в столбе воды от поверхности до дна. Через газ с размером ячеей 64 мкм процеживали 20-30 л воды, пробы фиксировали 4 %-ным раствором формальдегида. Камеральную обработку проб зоопланктона проводили по стандартной методике [Методика изучения ..., 1975]. Зоопланктон оценивали по видовому богатству, удельному разнообразию, численности, биомассе, рациону мирных и хищных беспозвоночных, продукции [Определение продукции популяций..., 2000]. Параллельно с отбором проб зоопланктона портативным зондом «YSI-85» измеряли электропроводность (E_c , мкСм/см) и температуру воды (t , °C).

Зона свободного течения реки отличается максимальными в пределах водной системы реки показателями электропроводности воды ($E_c=447,2$ мкСм/см), характеризуется видимым стоковым течением (до 0,8-1,0 м/с) и малыми глубинами (~1,5-2 м). Преобладающие формы рельефа — русловые. Верхняя граница устьевой области реки определялась по резкому и скачкообразному снижению электропроводности воды. Устьевая область отличалась меньшей, чем в зоне свободного течения притока электропроводностью воды (394,5 мкСм/см) и низкой скоростью течения (<0,3 м/с). Преобладающие формы рельефа – долинные (глубина ~4-5 м в русле и 2-3 м на затопленной пойме). Глубоководный участок Усинского залива водохранилища характеризуется минимальной в пределах водной системы реки электропроводностью воды (330,4 мкСм/см) и значительными глубинами (8-11 м). Существенно, что выраженной вертикальной неоднородности в зоне смешения вод притока и приемника, характерной, например, для притоков водохранилищ Верхней и Средней Волги, в р. Усе не обнаруживается. Вероятной причиной отсутствия концентрационной и плотностной стратификации вод в устьевой области р. Усы служит нарушающее влияние техногенного режима (главным образом, суточный и недельный ход сработки) регулирования стока водохранилища, способствующего полному перемешиванию вод.

Зоопланктон водной системы р. Уса, её устьевой области и Усинского залива Куйбышевского водохранилища представлен умеренно разнообразным составом и включает 45 видов, из которых коловраток – 28, ветвистоусых – 13 и веслоногих ракообразных – 4 (в т. ч. Cyclozoidea – 3, Calanoida – 1). В виду ограниченного числа проб, видовой состав зоопланктона реки выявлен явно неполно. С целью установления доли скрытого разнообразия по эмпирическим данным была выполнена реконструкция ожидаемого числа видов на основе семейства непараметрических эстиматоров видового богатства (Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, Bootstrap). Результаты оценки дают, что в зависимости от выбранной модели истинное число видов зоопланктона р. Уса лежит в пределах от 56 ± 4 (бутстреп) до 77 ± 6 (Jackknife 2), а недооценка видового состава в первом приближении составляет 20-40 %.

Таксономический состав зоопланктона в целом типичен для водоемов Волжского бассейна в летний период и сложен преимущественно фитофильными (коловратки родов *Cephalodella*, *Lepadella*, *Testudinella*, *Epiphanes senta* (O. F. Müller), *Mytilina mucronata* (O. F. Müller), *Notommata aurita* (O. F. Müller), *Platytia quadricornis* (Ehrenberg), ракообразные – *Pleuroxus aduncus* (Jurine), *Simocephalus serrulatus* (Koch)) и планктобентосными (бделлоидные коловратки, ветвистоусые рачки рода *Alona*) видами. Существенно, что в составе зоопланктона р. Уса, а именно в ее устьевой области, впервые для бассейна Нижней Волги отмечена коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet) – обитатель водоемов северных широт. В последние годы вид активно расселяется в бассейне Верхней и Средней Волги [Смирнова и др., 2016], и его находка в бассейне р. Уса очерчивает южную границу ареала вселенца в пределах Нижней Волги.

Основу видового богатства проб зоопланктона проточного участка р. Усы составляют коловратки (~2/3 видов в одной пробе), а в устьевой области реки и глубоководном участке водохранилища – в равной доле коловратки и ракообразные. В проточном участке реки в одной пробе обнаружено в среднем около 8 видов, в устьевой области – 13, а в глубоководном участке водохранилища – 19. При этом основное видовое богатство – 29 видов – сосредоточено и поддерживается в зоне свободного течения реки, отличающейся значительным разнообразием речных биотопов (наличие зарослей, различия в интенсивности водообмена, температуры воды и др.).

Анализ видового состава зоопланктона речной системы Усы позволяет выделить два основных кластера, соответствующих ключевым участкам водной системы: 1 – зона свободного течения притока (ст. 1-7), 2 – его устьевая область (ст. 8) и глубоководный участок (ст. 9) в месте впадения реки в водохранилище.

Показатели количественного развития сообществ реки зависят от комплекса гидроэкологических условий и изменяются в широких пределах. Так, численность зоопланктона проточного участка реки крайне низка и составляет 0,4-2,6 тыс. экз./м³, а биомасса – 0,2-3,5 мг/м³. Ведущими факторами, определяющими формирование количественно обедненных сообществ реки, выступают, по-видимому, высокая скорость течения и пониженные температуры воды. Основу численности зоопланктона здесь формируют преимущественно фитофильные коловратки (главным образом, бделлоидные, *Cephalodella gibba* (Ehrenberg), *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, *Lepadella ovalis* (O. F. Müller) и неполовозрелые циклопы. По биомассе в проточном участке реки доминируют главным образом веслоногие ракообразные (*Acanthocyclops americanus* (Marsh), *Eucyclops serrulatus* (Fischer), науплии и копеподиты циклопов), а на отдельных станциях наряду с ними также кладоцеры *Alona rectangula* Sars и *Pleuroxus aduncus* (Jugine). Относительно зоны свободного течения в устьевой области притока обилие зоопланктона достигает 0,25 млн экз./м³ по численности и 1,5 г/м³ по биомассе. Основная доля численности сообщества приходится на веслоногих (~60 % численности сообщества – науплиусы циклопов), биомассы – ветвистоусых ракообразных (*Daphnia galeata* Sars). Наибольшие величины обилия зоопланктона отмечены в глубоководном участке в месте впадения реки в водохранилище, где численность и биомасса зоопланктона достигают соответственно 0,4 тыс. экз./м³ и 5,4 г/м³. Как по численности, так и по биомассе преобладали ветвистоусые ракообразные, и главным образом – *Daphnia galeata* Sars.

Таким образом, зоопланктон р. Усы являет собой сообщество беспозвоночных с закономерно изменяющимися в пространстве показателями структуры и функционирования, которые имеют выраженные отличия в выделенных по физико-химическим параметрам зонах. Фауна планктонных беспозвоночных реки сложена умеренно разнообразным таксономическим составом, включающим преимущественно фитофильные и планктобентосные виды. Основу видового состава незарегулированного подпором участка реки составляют коловратки, а в зоне выклинивания подпора и водохранилище в равной доле представлены как коловратки, так и ракообразные. Результаты моделирования указывают на значимую долю (20-40 %) скрытого разнообразия видов. Существенная доля фауны зоопланктона (64 %) сосредоточена в зоне свободного течения реки, характеризующейся разнообразием биотопов и наличием специфических условий обитания гидробионтов (заросли макрофитов, различия в интенсивности водообмена, температуры воды, дрейф биоты с вышерасположенных участков). При этом видовое богатство зоопланктона реки демонстрирует эоклинальное распределение и возрастает от истока к устью.

В отношении состава зоопланктона речное тело можно разделить на два основных участка – зона свободного течения реки (1) с преобладанием фитофильных и мейобентосных видов и область нижнего течения (2), включая устьевую область и глубоководный участок разгрузки вод притока в водохранилище, с превалированием в сообществе истинно-планктонных теплолюбивых видов, тяготеющих к мезо-эвтрофным условиям водной среды.

Зоопланктон проточного участка реки отличается низкими величинами показателей обилия (численности, биомассы, суточной продукции), доминированием бделлоидных и зарослевых коловраток по численности, веслоногих ракообразных – по биомассе. Бóльшими величинами показателей обилия характеризовалось сообщество устьевой области реки, максимальными – водохранилища, где как по численности, так и по биомассе преобладали ветвистоусые ракообразные.

В отличие от притоков водохранилищ с сезонным типом регулирования стока, в устьевых областях которых устанавливается выраженная стратификация вод и проявляется краевой эффект [Гидроэкология устьевых областей, 2015], в р. Усе – притоке Куйбышевского водохранилища, имеющего суточное и недельное регулирование стока, динамика распределения водных масс определяет продольное распределение количественных и структурных показателей сообществ планктонных организмов по типу эоклина [Шитиков, Зинченко, 2013], а их колебания являются результатом пассивного смешения сообществ двух водных масс [Голубая книга Самарской области, 2007; Уманская и др., 2012].

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-44-630197 p_a).

Библиографические ссылки

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

Голубая книга Самарской области: редкие и охраняемые гидробиоценозы / Под ред. чл.-корр. РАН, проф. Г. С. Розенберга и проф. С. В. Саксонова. Самара: СамНЦ РАН, 2006. 200 с.

Жданова С. М., Лазарева В. И., Баянов Н. Г., Лобуничева Е. В., Родионова Н. В., Шурганова Г. В., Кулаков Д. В., Ильин М. Ю. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Российский журн. биол. инвазий. 2016. Т. 9. № 3. С. 8-22.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Определение продукции популяций водных сообществ / Под ред. А. Ф. Алимова, З. Г. Гольд. Новосибирск: Наука, 2000. 63 с.

Уманская М. В., Рахуба А. В., Краснова Е. С. Влияние суточного гидрологического режима на бактериопланктон устьевой области р. Сок // Матер. III Международн. конф. / Проблемы изучения краевых структур (Саратов, 2-4 октября 2012 г.). Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2012. С. 123-126.

Шитиков В. К., Зинченко Т. Д. Изменение таксономического и функционального разнообразия сообществ макрозообентоса по продольному градиенту рек // Успехи современной биологии. 2013. Т. 133, № 6. С. 566-577.

УДК 574. 583.53

С. Э. Болотов, А. В. Крылов
(Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия)
alhimikhmu@yandex.ru

КОНТУРНЫЕ СООБЩЕСТВА ЗООПЛАНКТОНА ВОДНЫХ ЭКОТОНОВ МАЛЫХ РЕК: ОСОБЕННОСТИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА И БИОФИЗИЧЕСКИЕ МОДЕЛИ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ ДИНАМИКИ

Гидробиоценозы внутренних вод, в т. ч. сообщества зоопланктона экотонных малых и средних рек бассейнов крупных равнинных водохранилищ р. Волги, относятся к сложным биологическим динамическим системам с выраженной хаотической организацией, прояв-

ляющейся в непредсказуемой вариабельности жизненных показателей биоценозов и прогно- стической неустойчивости их экологической динамики [Beninca et al., 2006; Медвинский и др., 2002; Mandal et al., 2006; Gao et al., 2009; Болотов и др., 2015]. Биофизическое моделиро- вание реальных сообществ зоопланктона притоков равнинных водохранилищ может высту- пать эффективным вспомогательным инструментом диагностики экологических последствий влияния природных (погодно-климатическая изменчивость) и антропогенных (гидроэколо- гическая зональность речной системы, обусловленная выклиниванием подпора и его уровен- ным режимом) факторов, а также позволяет комплексно охарактеризовать поведение вектора состояния зоопланктоценозов, идентифицировать нарушения гомеостаза и прогнозировать развитие патогенетических состояний, вызванных срывами в системе адаптации сообществ в изменяющихся условиях среды.

Цель работы – характеристика особенностей гидробиологического режима устьевых областей малых рек и разработка биофизических моделей экологической динамики контур- ных сообществ зоопланктона экотонов малых притоков Рыбинского водохранилища в усло- виях погодно-климатических аномалий жарких лет.

Изучали контурные сообщества зоопланктона маргинальных структур переходных зон «речные – водохранилищные воды» в устьевой области малых притоков Рыбинского водо- хранилища. С позиций теории хаоса-самоорганизации, разработанной проф В. М. Еськовым [Eskov et al., 2012, 2015; Степин и др., 2016], вариабельность жизненных параметров зоо- планктона притоков описывали хаотическим квазиаттрактором – областью m -мерного фазо- вого пространства, в границах которой по каждой из координат ($m=23$), соответствующих конкретным исследованным синэкологическим параметрам, задается облако состояний (ква- зиаттрактор) сообщества. Расчет параметров квазиаттрактора основан на вычислении вари- ационных размахов Δx_i для каждой координаты вектора $x(t)$.

Производили расчет координат граней, соответствующих конкретным синэкологиче- ским параметрам сообществ, их длины (D_i) и объема 23-мерного параллелепипеда ($vX = \prod_{i=1}^m D_i$), ограничивающего квазиаттрактор, внутри которого двигался (варьировал) вектор состояния зоопланктоценоза. Простым способом определяли координаты стохастиче- ского (геометрического) и хаотического центра квазиаттрактора, а также оценивали асим- метрию rX между этими центрами.

Сходство экологической структуры и характеристику адаптивной реакции экотонных сообществ устьевой области относительно граничащих водных систем давали на основе мат- риц межаттракторных расстояний, рассчитанных с использованием экологических показате- лей развития зоопланктона, которые образовывали компартменты диагностических призна- ков в пределах одной фазовой координаты x_{ic} – из набора всех координат m -мерного фазово- го пространства. Иначе, каждая проба, характеризующая зоопланктонное сообщество, имеет свои компоненты вектора состояния и задается точкой в m -мерном фазовом пространстве состояний, а группа проб образует некоторый квазиаттрактор (облако состояний) зоопланк- тоценоза с геометрическим (статистическими математическими ожиданиями) и хаотическим центром. Полученные расстояния между геометрическими или хаотическими центрами k -го и j -го квазиаттрактора количественно представляют степень близости (или, наоборот, уда- ленности) этих сравниваемых квазиаттракторов в фазовом пространстве и являются интегр- ативной мерой оценки изменения состояния сообществ зоопланктона в отклоняющихся от референсных значений гидроэкологических или погодно-климатических условиях среды.

Все расчеты выполнены с использованием авторского запатентованного компьютерно- го модуля «Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона» [Болотов, 2014], разработанного на кафедре биофизики и ней- рокибернетики СурГУ и лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН, и реа- лизирующего идентификацию параметров аттрактора поведения вектора состояния зоопланк- тоценоза в m -мерном фазовом пространстве, предназначенного для исследования систем с хаотической организацией.

Результаты гидробиологического изучения малых притоков равнинного Рыбинского водохранилища демонстрируют выраженное фаунистическое своеобразие и специфическую биоценотическую структуру зоопланктона их устьевых областей, что наряду с повышенным видовым богатством и удельным числом видов, численностью, биомассой и продукцией позволяет определить эти области как экотоны. Ведущими факторами, определяющими эту специфику выступают особенности гидроэкологического режима зон устьевых областей (ANOVA: N – $F_{(3;176)}=49,05$; $p<0,001$; B – $F_{(3;176)}=40,37$; $p<0,001$) или межгодовая погодноклиматическая изменчивость (ANOVA: N – $F_{(2;176)}=4,14$; $p=0,018$).

Основные параметры квазиаттракторов, а именно величина асимметрии между геометрическим и хаотическим центром квазиаттрактора (rX) и его объем (vX) удовлетворительно согласуются с данными о качественном и количественном развитии локальных сообществ зоопланктона и хорошо отражают различия, обусловленные принадлежностью к водным системам реки (зона I), зон ее устьевой области (II: a – переходная притока, b – фронтальная, c – переходная приемника) или водохранилища (III). Максимальные значения величины асимметрии центров квазиаттракторов и его объем устойчиво регистрируются во фронтальной зоне устьевой области ($rX=14,0 \times 10^5$, $vX=5,2 \times 10^{61}$), которую по совокупности признаков (повышенному видовому богатству и развитию краевого эффекта) мы определяем как зону напряжения – экотон. Минимальные значения параметров хаотических аттракторов наблюдали в водохранилище ($rX=1,1 \times 10^5$, $vX=1,1 \times 10^{49}$) и зоне свободного течения притока ($rX=0,2 \times 10^5$, $vX=1,3 \times 10^{39}$). Анализ фазовых портретов сезонной динамики обилия зоопланктона также свидетельствует о более выраженной хаотической динамике экотонного сообщества фронтальной зоны устья устьевой области притока, отличающегося от сообществ граничащих водных систем реки и водохранилища, максимальной площадью хаотического квазиаттрактора.

Относительно периода климатической нормы 2009 г. в аномально жаркие годы – 2010–2011 гг., когда наблюдали продолжительный ($>1,5$ мес) аномальный прогрев всей водной толщи до 29–33 °С, глубокий дефицит растворенного кислорода (<4 мг/л), гиперцветение синезеленых водорослей и катастрофическое ухудшение качества воды [Лазарева и др., 2012], зоопланктон экотонов малых притоков характеризовался необычно высоким уровнем количественного развития и глубокими перестройками видовой структуры. В этих условиях повышается вариабельность поведения вектора состояния сообществ, происходит увеличение объема квазиаттракторов сообществ, расширение их границ, что свидетельствует о неудовлетворительной адаптации сообществ зоопланктона к термическому эвтрофированию и сигнализирует об их переходе в область патологии.

Благодаря активизации буферной системы экотона во фронтальной зоне устьевой области притока наблюдалась ослабленная ($vX_{2009}=vX_{2010}=7,7 \times 10^{54}$ у.е.) реакция хаотической системы сообщества зоопланктона на аномально высокие температуры воды в жаркие годы. Это удовлетворительно согласуется со стабильностью основных количественных показателей развития (численности, биомассы и продукции) зоопланктоценоза экотонной фронтальной зоны в период аномальной жары 2010 г. По мере прогрессирования термического эвтрофирования происходит значительное (с $7,7 \times 10^{54}$ у.е. в 2009 г. и 2010 г. до $5,3 \times 10^{58}$ у.е. в 2011 г.) объема хаотического аттрактора, что свидетельствует о срыве адаптации контурных сообществ зоопланктона экотона фронтальной зоны устьевой области притоков и их переходе в область патологии.

Идентификация межаттракторных расстояний стохастических центров квазиаттракторов, характеризующих различия статистических параметров развития сообществ, свидетельствует о существенных отличиях в показателях количественного развития зоопланктона устьевой области притока по сравнению с граничными водными системами реки и водохранилища, что удовлетворительно согласуется с данными многомерной статистики. Однако оценка межаттракторных расстояний хаотических центров аттракторов демонстрирует экологическую специфичность зоопланктона устьевой области, и особенно ее фронтальной зоны, обособляющейся отдельным кластером и отличающейся более выраженной хаотической динамикой.

По сравнению с фоновым периодом в жаркие годы увеличиваются межаттракторные расстояния, а квазиаттракторы сообществ «разбегаются» друг относительно друга в многомерном фазовом пространстве, что может свидетельствовать об экологической дифференциации сообществ по-разному реагирующих на аномальные условия. Наиболее сильно от референсных состояний удаляются аттракторы сообществ фронтальной зоны.

Таким образом, разработан новый биофизический метод описания сложной экологической динамики сообществ гидробионтов экотонов малых притоков равнинного водохранилища на основе расчета параметров хаотических квазиаттракторов биоценозов и предложено компьютерное программное обеспечение для его осуществления. На основе анализа вариабельности жизненных показателей развития зоопланктона метод позволяет оценить реализованный адаптационный потенциал сообществ, диагностировать и прогнозировать развитие патогенетических процессов в зоопланктоценозах в изменяющихся условиях среды.

Показано, что относительно граничащих систем контурные сообщества зоопланктона зон слияния вод отличаются повышенным видовым богатством, специфичной биоценотической структурой, увеличением численности, биомассы и продукции животных. Повышенное видовое богатство и развитие краевого эффекта позволяют рассматривать эти зоны как экотоны. Здесь регистрируются максимальные значения параметров квазиаттракторов, указывающие на выраженную хаотическую динамику сообществ. В условиях погодных аномалий жарких лет увеличиваются межаттракторные расстояния, а квазиаттракторы сообществ «разбегаются» друг относительно друга в многомерном фазовом пространстве, что может свидетельствовать об экологической дифференциации сообществ по-разному реагирующих на аномальные условия. В жаркие годы параметры квазиаттракторов демонстрируют проявление буферных свойств экотона в зонах контакта вод, а при продолжительном термическом эвтрофировании – указывают на нарушения в системе гомеостаза и срыв адаптации зоопланктоценозов экотонов устьевой области притоков водохранилища.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А18-118012690106-7 «Закономерности пространственно-временной изменчивости структуры и функционирования популяций и сообществ гидробионтов внутренних вод»).

Библиографические ссылки

Болотов С. Э. Программа идентификации параметров хаотических квазиаттракторов сообществ пресноводного зоопланктона // Свидетельство об официальной регистрации программы для ЭВМ Федеральной службы по интеллектуальной собственности, патентам и товарным знакам (Роспатент) № 2014613776 от 07.04.2014 г. Оpubл. 2014 г., эл. бюл. РОСПАТЕНТа № 5. 1 с.

Болотов С. Э., Мухортова О. В., Козлова В. В., Еськов В. М., Крылов А. В. Многомерная хаотическая динамика зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища и ее изменения в аномально жаркие годы // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 4, № 4. С. 739-744.

Лазарева В. И., Минеева Н. М., Жданова С. М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологич. журн. 2012. № 4. С. 394-407.

Медвинский А. Б., Петровский С. В., Тихонова И. А., Тихонов Д. А., Ли Б. Л., Вентурино Э., Мальхё Х., Иваницкий Г. Р. Формирование пространственно-временных структур, фракталы и хаос в концептуальных экологических моделях например динамики взаимодействующих популяций планктона и рыбы // Успехи физических наук. 2002. Т. 172. С. 31-66.

Степин В. С., Еськов В. М., Буданов В. Г. Новые представления о гомеостазе и эволюции // Сложность. Разум. Постнеклассика. 2016. № 3. С. 52-58.

Beninca E., Huisman J., Heerkloss R., Jöhnk K. D., Branco P., Van Nes E. H., Scheffer M., Ellner S. P. Chaos in a long-term experiment with a plankton community // Nature. 2006. Vol. 451. P. 822-825.

Eskov V. M., Eskov V. V., Gavrilenko T. V., Vochmina J. V. Biosystem kinematics as evolution: stationary modes and movement speed of complex systems: complexity // Moscow University Physics Bulletin. 2015. Vol. 70. № 2. P. 140-152.

Eskov V. M., Gavrilenko T. V., Kozlova V. V., Filatov M. A. Measurement of the dynamic parameters of microchaos in the behavior of living biosystems // Measurement techniques. 2012. Vol. 55, № 9. P. 1096-1101.

Gao M., Shi H., Li Z. Chaos in a seasonally and periodically forced phytoplankton-zooplankton system // Nonlinear Analysis: Real World Applications. 2009. Vol. 10, № 3. P. 1643-1650.

Mandal S., Ray S., Roy S., Jørgensen S. E. Order to chaos and vice versa in an aquatic ecosystem // Ecological Modelling. 2006. Vol. 197. P. 498-504.

УДК 574.583:574.9+574.523

Т. В. Бонк

(Камчатский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии,
Петропавловск-Камчатский, Россия)
bonk.t.v@kamniro.ru

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕЛАГИЧЕСКИХ РАКООБРАЗНЫХ В ОЗЕРЕ КУРИЛЬСКОЕ В НАЧАЛЕ ЛЕТА 2017 г.

Озеро Курильское – это глубоководный олиготрофный водоём, что объясняет бедность видового состава зоопланктонных организмов. Пелагический раковый планктон в озере представлен двумя видами: *Cyclops scutifer* и *Daphnia longiremis*, которые являются основной пищей молоди нерки, нагуливающейся в озере [Бонк, Травин, 2008; Носова, 1972]. Присутствие рыб-планктофагов отражается на горизонтальных и вертикальных миграциях зоопланктонных организмов. Исследование вертикального распределения циклопов и коловраток в пелагиали оз. Курильское было проведено И. А. Носовой [Носова, 1968].

Однако вопрос о вертикальном распределении другого важного компонента озерного зоопланктона, дафнии, проработан недостаточно.

В настоящей работе представлены результаты исследований вертикального распределения циклопов и дафний в пелагиали оз. Курильское в начале лета 2017 г.

Пробы отбирали на стандартной станции в центре озера до глубины 200 м, облавливая слои 0-5, 10-20, 20-40, 40-70, 70-100, 100-150, 150-200 м в дневное время с 09:00 до 15:00 ч, чтобы исключить влияние суточные миграций. Всего было отобрано 16 проб.

Исследования вертикального распределения *C. scutifer* в начале лета показали равномерное распределение науплиусов циклопов и копеподитов младших возрастных групп (I-III) до горизонта 200 м. Рачки старших возрастных групп и половозрелые циклопы также обитали на всех горизонтах, но наиболее обильны они были в нижних слоях озера на глубинах от 70 до 200 м. Особенно это было характерно для половозрелых раков. Довольно равномерное распределение циклопов всех возрастных стадий в толще воды может быть связано с периодом гомотермии, что было отмечено и в работе И. А. Носовой для оз. Курильское [Носова, 1968]. По ее мнению, такое равномерное распределение большинства размерных стадий циклопов в период гомотермии связано с термическим перемешиванием и выравниванием физико-химических характеристик озерных вод.

D. longiremis по сравнению с *C. scutifer* малочисленный вид в озере. Несмотря на то, что развитие дафний происходит в течение всего года, наибольшая их численность отмечается в период максимального прогрева озерных вод в сентябре-октябре. Вертикальное распределение дафний в июне, когда численность рачка была минимальна, а в популяции преобладали половозрелые особи, показало наибольшую приуроченность раков к слоям ниже

100-метрового горизонта. В начале июля раки этого вида были распределены в толще воды по-иному. Наиболее многочисленная размерная группа 0,88-1,1 мм взрослых и неполовозрелых дафний концентрировалась в верхнем (10-20 м) слое воды. Наибольшие скопления рачков среднего размера 0,75 мм были отмечены на ниже лежащих горизонтах 20-40 и 70-100 м. Самые крупные дафнии были приурочены к слоям 70-100 и 150-200 м. В оз. Курильское половозрелые особи дафний в период интенсивного нагула молоди нерки в июне-октябре концентрируются в наиболее глубоких слоях, поднимаясь в верхние в ночное время [Миловская, 2015]. Н. М. Вецлер для оз. Дальнее указывала, что кормовой зоопланктон, в основном, сосредоточен в наиболее темных слоях озера (ниже 30 м), что, очевидно, служит важным приспособлением для снижения выедания рыбами планктофагами [Вецлер, 2008].

Библиографические ссылки

Бонк Т. В., Травин С. А. Питание пелагической молоди нерки в озере Курильском в 2005 г. (Камчатка) // Сб. докл. / Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2008. Вып. 4. С. 279-283.

Вецлер Н. М. Сезонные изменения вертикального распределения зоопланктонных организмов в озере Дальнее (Камчатка) // Сб. докл. / Чтения памяти В. Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2008. Вып. 4. С. 208-223.

Лепская Е. В., Бонк Т. В. Спектр питания *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) в лососевых нерестово-нагульных озерах Курильское и Паланское (Камчатка) // Биология внутренних вод. Москва: РАН, 2007. № 1. С. 13-22.

Миловская Л. В. Формирование численности *Daphnia longiremis* Sars (Южная Камчатка) // Сб. матер. I науч. конф. / Современное состояние и методы изучения экосистем и внутренних водоёмов. 2015. С. 49-56.

Носова И. А. Вертикальное распределение зоопланктона Курильского озера // Известия ТИНРО, 1968. Т. 64. С. 151-167.

Носова И. А. Биология, динамика численности и продукции *Cyclops scutifer* Sars в Курильском озере: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 1972. 25 с.

Носова И. А. Биология и динамика численности *Daphnia longiremis* Sars в оз. Курильское // Проблемы фертилизации лососевых озёр Камчатки. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 38-50.

УДК 574.583.081.3

О. С. Бугранова

(Калининградский государственный технический
университет, Калининград, Россия)

Olesya.bugranova@klgtu.ru

ФИТОПЛАНКТОН НИЖНЕГО ПРУДА

(г. КАЛИНИНГРАД) В 2015-2017 гг.

Нижний пруд, одна из достопримечательностей г. Калининграда, находится в самом центре и является рекреационной и эстетически привлекательной зоной города. Его площадь составляет 0,1 км², длина – 1,2 км, ширина – от 55 до 90 м, средняя глубина – 1,3-1,7 м, прозрачность в среднем – 0,5 м. Пруд Нижний входит в систему прудов Верхний-Нижний и испытывает серьезную антропогенную нагрузку.

Начиная с 80-х годов XX века на пруду ведется мониторинг, осуществляемый сотрудниками и студентами кафедры ихтиологии и экологии Калининградского государственного технического университета. Экологическое состояние оценивается по гидрологическим и гидрохимическим показателям. С 2015 г. в рамках экологического мониторинга исследуется фитопланктон. Результаты наблюдений показали, что пруд сильно эвтрофирован [Бугранова, 2015; Бугранова, Цупикова, 1975, 2018; Цупикова и др., 2017 а, 2017 б; Цупикова, Бугранова, 2015, 2018].

Гидрохимические исследования пруда Нижнего в летний период 2015-2016 гг. показали: перманганатная окисляемость в 2015 г. составляла 6-8 мгО/л, в 2016 г. >20 мгО/л; концентрация кислорода ~10 мг/л, в 2016 г. ~13 мг/л; концентрация аммонийного азота в 2015 г. <0,1 мгN/л, в 2016 г. >0,7 мгN/л; концентрации фосфора фосфатов в 2015 г. ~0,3 мгP/л, в 2016 г. <0,1 мгP/л [Цупикова и др., 2017 а]. В 2015-2016 гг. на Нижнем пруду проводились гидротехнические работы и ремонт фонтана [<https://klops.ru/news/obschestvo/116444>; <https://klops.ru/news/obschestvo/116022>]. Искусственное понижение уровня во время работ могло способствовать резкому изменению содержания этих гидрохимических показателей.

Цель работы – оценка состава флоры, а также численности и биомассы фитопланктона Нижнего пруда в 2015-2017 гг. Для этой цели исследования проводили на трех станциях [Бугранова, 2015], расположенных на расстоянии 250-300 м ежемесячно с мая по октябрь. Пробы отбирали в средней части пруда с глубины 0,5-1,5 м и фиксировали раствором Люголя с добавлением формалина и ледяной уксусной кислоты. Концентрирование и обработку проб проводили в лаборатории по гидробиологическим методикам [Методика изучения биогеоценозов ..., 1975; Руководство ..., 1983].

За период исследования в пруду обнаружено 308 таксонов водорослей рангом ниже рода, которые принадлежали к восьми отделам. Основу альгофлоры пруда формировали зеленые водоросли (Chlorophyta), составляющие 50 % от общего видового состава. Диатомовые (Bacillariophyta) и эвгленовые (Euglenophyta) – по 12 % (36 и 37 таксонов соответственно), цианопрокариоты (Cyanoprokaryota) – 10 % (31 таксон), динофитовые (Dinophyta) и стрептофитовые (Streptophyta) – по 6 % (20 и 18 таксонов соответственно); золотистые (Chrysophyta) и криптофитовые (Cryptophyta) – по 2 % (по 7 таксонов). Соотношение отделов водорослей и общее видовое богатство слабо варьировали в разные годы (рисунок 1).

Сезонная динамика численности фитопланктона в 2015 г. и 2017 г. была близка и характеризовалась двумя пиками: в июне и сентябре (в 2015 г.), в июне и августе (2017 г.) (рисунок 2). В 2016 г. сезонное варьирование численности было ярко выражено, и можно отметить ее два значительных подъема в мае и августе. Во все годы исследований в формировании общей численности ведущая роль принадлежала цианопрокариотам, родам *Planktothrix* Anagnostidis & Komarek и *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont. Их среднегодовые значения в общей доле численности в 2015 г. и 2017 г. составляли >70 %, а в 2016 г. >90 %. Также значительна доля зеленых водорослей, составивших в 2015 г. и 2017 г. ~20 %, а в 2016 г. 6 %. Диатомовые водоросли развиты менее значительно (в 2015 г. и 2016 г. ~2 %, в 2017 г. >5 % общей численности). Средневегетационная численность фитопланктона в 2016 г. составляла 268,2±92,0 млн кл./л, что вдвое выше таковой в 2015 г. (125,5±51,9 млн кл./л) и 2017 г. (129,4±19,9 млн кл./л) за счет цианопрокариот, которые доминируют в августе 2016 г. (>97 % от общей численности).

На протяжении 2015-2017 гг. основу численности среди цианопрокариот составлял главным образом – *Planktothrix agardhii* (Gomont) Anagnostidis & Komárek, который обуславливал «цветение» воды в пруду в течение всего вегетационного сезона. Этот вид характерен для вод высокой трофии и потенциально токсичен [Водоросли, вызывающие «цветение» ..., 2006].

Сезонная динамика биомассы в исследованные годы также существенно различалась (рисунок 3). В 2015 г. наблюдались два её пика в июне и сентябре. В течение всего периода исследований доминировали крупноклеточные динофитовые водоросли (>50 %) из родов *Glenodinium* Ehr., *Gymnodinium* F. Stein. Доля биомассы диатомовых и зеленых водорослей составляла в среднем ~14 %. В 2016 г. сезонный ход общей биомассы характеризовался одним максимумом в июле и формировался цианопрокариотами, которые составляли в среднем ~40 % от общей биомассы фитопланктона. Пропорция других отделов водорослей была значительно ниже: динофитовые >20 %, зеленые >15 % и диатомовые >10 %. В 2017 г. наблюдалось снижение суммарной биомассы фитопланктона. Максимальные её значения наблюдались в мае и октябре и небольшой скачок в августе. В мае биомасса в основном была сформирована эвгленовыми и диатомовыми водорослями, в августе – зелеными и динофитовыми и в октябре – диатомовыми водорослями (>80 %).

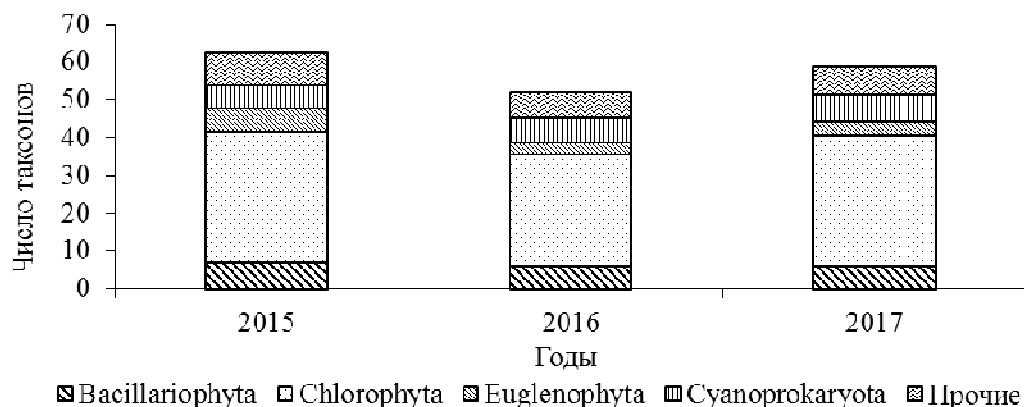


Рисунок 1 – Число видов и внутривидовых таксонов фитопланктона Нижнего пруда в разные годы

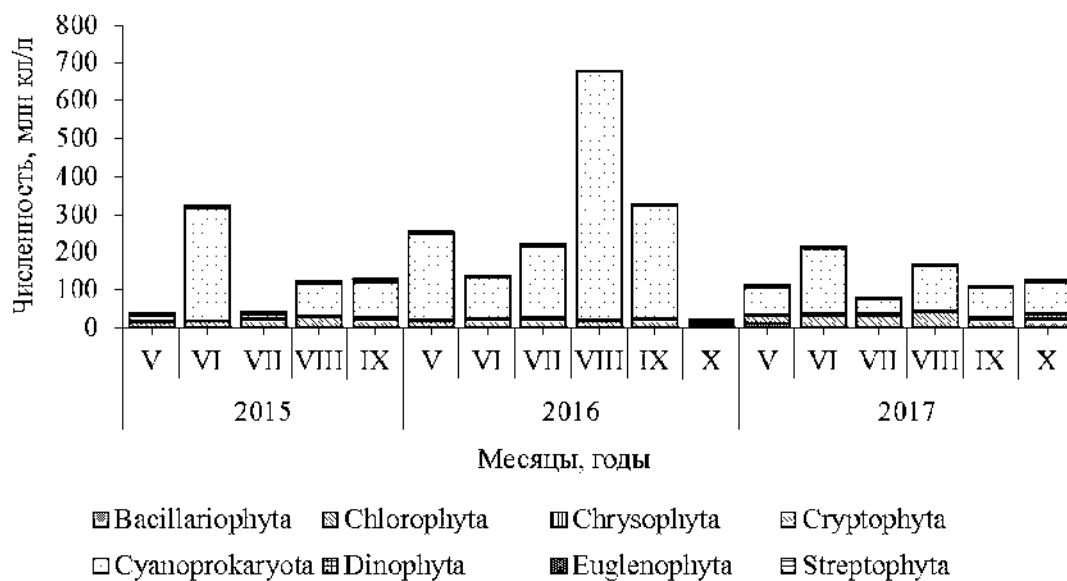


Рисунок 2 – Сезонная и межгодовая динамика численности фитопланктона Нижнего пруда в разные годы

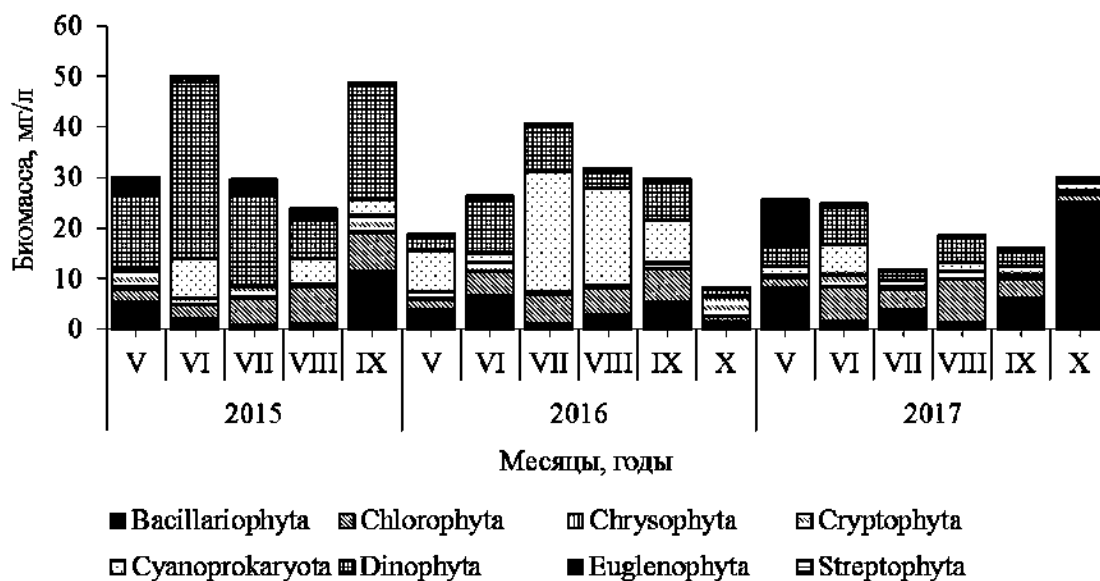


Рисунок 3 – Сезонная и межгодовая динамика биомассы фитопланктона Нижнего пруда в разные годы

Доминирование отделов водорослей в общей биомассе было различным по сезонам во все годы наблюдения. Исключение составляют динофитовые водоросли, которые за счет своих крупных форм были значительно представлены в биомассе всех сезонов 2015-2017 гг. Однако их среднегодовые значения с годами снижались с 50 % в 2015 г. до 17 % в 2017 г. На протяжении 2015 г. в основном в биомассе доминировали крупноклеточные динофитовые и зеленые водоросли, в 2016 г. – цианопрокариоты, динофитовые и зеленые водоросли, а в 2017 г. – диатомовые, зеленые и динофитовые водоросли.

Пики численности и биомассы сопровождались высокими гидрохимическими показателями, так концентрация фосфора фосфатов была максимальна летом 2015 г. ($\sim 0,4$ мгР/л), летом 2016 г. – концентрация азота аммонийного ($>0,7$ мгN/л) и повышенная перманганатная окисляемость (~ 20 мгО/л).

В итоге накопления большого количества азота и фосфора как основных элементов минерального питания фитопланктона и повышенной температуры воды и воздуха в летний период усиливалось «цветение» (особенно летом 2016 г.) и наблюдалось значительное эвтрофирование пруда. Согласно классификации С. П. Китаева [Китаев, 2007], по средней биомассе фитопланктона 2015-2017 гг. Нижний пруд относился к политрофному водоему. Однако значения средней биомассы фитопланктона в пределах политрофного уровня снижались с $36,2 \pm 5,5$ мг/л в 2015 г. до $21,0 \pm 2,8$ мг/л в 2017 г.

Более высокие значения численности в 2016 г. и биомассы фитопланктона в 2015-2016 гг., по сравнению с таковыми показателями в 2017 г. могут свидетельствовать о последствиях гидротехнических работ, приведших к вторичному загрязнению вод в результате снижения уровня воды пруда и дальнейшему самоочищению, так как давно известно, что колебания уровня влияют на интенсивность продукционных процессов в водоемах, на развитие сообществ фитопланктона и на повышение уровня трофии вод в целом.

Библиографические ссылки

Бугранова О. С. Весенний фитопланктон пруда Нижнего (г. Калининград) в 2015 году // Матер. молодежной научной конференции / Эколого-географическая и этнокультурная комфортность родного края. Карачаевск: КЧГУ, 2015. С. 33-38.

Бугранова О. С., Цупикова Н. А. Некоторые результаты экологического мониторинга городских водоемов г. Калининграда в 2015 г. // Сб. матер. VI Международн. научно-практич. конф. (г. Ишим; 16 марта 2018 г.) / Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития. Ишим: Изд-во ИПИ им. П. П. Ершова (филиал) ТюмГУ, 2018. С. 44-47.

Бугранова О. С., Цупикова Н. А. Динамика сезонного развития фитопланктона пруда Нижнего (г. Калининград) в 2015 году и факторы, ее определяющие // Известия КГТУ. 2016. № 43. С. 11-21.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

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

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 395 с.

URL: <https://klops.ru/news/obschestvo/116444-na-nizhnem-ozere-v-kaliningrade-vosstanovili-sovetskiy-fontan> / На Нижнем озере в Калининграде восстановили советский фонтан: Новостной портал Калининградской области.

URL: <https://klops.ru/news/obschestvo/116022-nizhnee-ozero-v-kaliningrade-obmelelo-iz-za-budushchego-fontana> / Нижнее озеро в Калининграде обмелело из-за будущего фонтана: Новостной портал Калининградской области.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 318 с.

Цупикова Н. А., Берникова Т. А., Блоцкая Е. Н., Рябцева Е. А. Динамика гидрохимических условий системы прудов Верхний-Нижний по материалам летних наблюдений в 1983-2016 гг. // Труды V Балтийского морского форума Всерос. науч. конф. / Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. Калининград: КГТУ, 2017. С. 219-224.

Цупикова Н. А., Берникова Т. А., Блоцкая Е. Н., Рябцева Е. А. Экологическое состояние системы прудов Верхнего и Нижнего (г. Калининград) как рекреационного объекта внутри урбанизированной территории // Сб. матер. VIII Всерос. научно-практич. конф., посвящ. 75-летию рыбохозяйственного образования на Камчатке / Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Ч. II. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2017. С. 134-139.

Цупикова Н. А., Бугранова О. С. Влияние самоочищения на качество воды в системе прудов Верхний – Нижний (г. Калининград) летом 2015 г. // Сб. матер. IX Всерос. научно-практич. конф. (20-22 марта 2018 г.) / Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование. Петропавловск-Камчатский: КамчатГТУ, 2018. С. 95-99.

Цупикова Н. А., Бугранова О. С. Гидрохимические условия развития весенне-летнего фитопланктона в пруду Нижнем (г. Калининград) в 2015 г. // Ключевые проблемы безопасности развития природно-промышленных систем / Матер. I Международн. технич. конф. Орел: ПГУ, 2015. С. 140-150.

УДК 574.583:574.9+574.523

В. В. Вежновец, В. Ю. Касперович
(Научно-практический центр НАН Беларуси
по биоресурсам, Минск, Беларусь)
vvv@biobel.bas-net.by

ВЕРТИКАЛЬНАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА В ТЕРМИЧЕСКИ СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЕРАХ КАК ОСНОВА ПОСЛОЙНОГО ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ

Летняя и зимняя стратификация воды характерна для глубоких и среднеглубоких стоячих водоемов умеренной климатической зоны. Вертикальную неоднородность водной толщи часто считают определяющей для уровня биоразнообразия и, соответственно, устойчивости экосистем.

Известно, что зоопланктон в димиктических озерах размещается в столбе воды неравномерно, его распределение зависит от степени температурного расслоения, прозрачности, содержания растворенного кислорода в разных горизонтах и других факторов. Вертикальное распределение составляющих планктон групп организмов определяется и многими биотическими условиями, основными из которых являются – распределение пищевых компонентов, взаимное расположение популяций взаимодействующих видов, их границы толерантности и возрастные характеристики.

С целью изучения пространственной гетерогенности и вертикального распределения планктона было обследовано 19 димиктических мезотрофных и эвтрофных озер Беларуси с максимальными глубинами 28-53 м. Кроме того, проанализированы многолетние мониторинговые наблюдения на оз. Южный Волос, где ежегодные вертикальные сборы планктона проводятся с 1972 г.

Пробы зоопланктона в вертикальном столбе воды отбирали в зависимости от задачи анализа, или послойно замыкающейся планктонной сетью вертикальными ловами через 5 м глубины, или на 10 стандартных горизонтах, от поверхности до дна, с более детальным анализом зон эпилимниона и металимниона. Для определения вертикального расположения организмов фитопланктона и микрозоопланктона анализировали только отстойные пробы. Периоды сбора полевого материала в основном были приурочены к летней межени, времени становления летней температурной стратификации. В отдельные годы исследовали весь вегетационный сезон.

Если рассматривать весь зоопланктон, то он сосредотачивается в эуфотном слое озер или в зоне термоклина. Картина общего распределения зоопланктона формируется за счет коловраток. Общее распределение зоопланктона в мезотрофных и эвтрофных озерах отличается. Как правило в мезотрофных озерах рост плотности в вертикальном столбе воды в период летней межени наблюдается в зоне температурного скачка. В эвтрофных водоемах максимум плотности располагается выше – в зоне эпилимниона. Кроме того, в мезотрофных озерах при достаточном количестве растворенного кислорода формируется и придонный, менее выраженный пик плотности за счет холодолюбивых видов ракообразных.

В целом, характер вертикального распределения пищевых объектов зоо-, фито- и бактериопланктона сходен, наблюдается один всплеск плотности в зоне нижней границы металимниона. Однако максимумы бактериопланктона при сравнении одновременных сборов всегда располагаются несколько ниже, чем фитопланктона. Резкое различие в профилях распределения фито- и бактериопланктона наблюдается только в период формирования температурного расслоения водной толщи – тогда формируется приповерхностный пик плотности фитопланктона, не отмечаемый в другие периоды вегетационного сезона.

Если рассматривать взаимное распределение трех основных групп зоопланктона – простейших, коловраток и ракообразных, то основная масса микрозоопланктона сосредотачивается в зоне металимниона, тогда как ракообразные занимают более верхние слои воды или концентрируются в гиполимнионе.

Максимумы плотности цилиат и коловраток вероятно связаны с благоприятными трофическими условиями, создаваемыми агрегациями бактерио- и фитопланктона. В целом, обе группы микрозоопланктона имеют сходные профили распределения, обусловленные температурным расслоением водной толщи. Однако максимумы плотности несколько расходятся в пространстве: коловратки располагаются немного выше инфузорий, и больше следуют за профилем водорослей. Цилиаты в своем большинстве скоррелированы с распределением бактериопланктона. Возможно, коловратки являются более сильными конкурентами за водорослевые частицы, численность которых в мезотрофных водоемах невелика.

Вертикальное распределение планктона изменяется в сезоне, следуя в основном изменению температуры и содержанию растворенного кислорода. В июле беспанцирные коловратки концентрировались в слое на нижней границе металимниона, в сентябре эта группа животных перемещается в более высокие слои воды. Отдельные популяции сохраняют характерную для них картину вертикального распределения в течение всего летнего времени. С осенним похолоданием теплолюбивые виды поднимаются выше в эуфотный слой воды, следом за ними поднимаются виды характерные для нижней границы металимниона и гиполимниона. Несмотря на эти изменения от лета к осени металимнион остается зоной интенсивных процессов трансформации вещества и энергии.

В озерах одного трофического статуса характер распределения отдельных видовых популяций не меняется, в различных же по трофическому уровню водоемах общая пространственная структура зоопланктона изменяется в сторону большей концентрации планктона в верхнем эуфотном слое, но распределение отдельных видов по вертикали остается прежним.

Имеется специфика в индивидуальных профилях распределения каждого вида. Несмотря на межгодовые различия, в распределении отдельных видовых популяций, наблюдается их строгая вертикальная иерархия, которая как правило соблюдается в течение многих лет. Распределение в толще воды отдельных видов связано с их температурным преферendum и расслоением водных масс. Рассчитанные средние глубины обитания («ядра») популяций некоторых видов Cladocera, таких как *Bosmina crassicornis* (P. E. Müller), *B. longirostris* (O. F. Müller), *B. longispina* (Leydig, 1860), *Daphnia cucullata* (Sars, 1962), *D. cristata* (Sars, 1962), *D. longiremis* (Sars, 1962), показывают строгое пространственное разделение их по вертикали. В эпилимнионе располагаются теплолюбивые виды: почти все виды ветвистых, многие виды коловраток и веслоногие южного происхождения (род *Thermocyclops*). Гиполимнион занимают стенотермно-холодолюбивые копеподы со смешанным типом питания *Limnocalanus macrurus* Sars, 1963, *Eurytemora lacustris* (Porre, 1887) и хищные формы рода *Cyclops*. Из коловраток скопления ниже металимниона могут образовывать представители родов *Filinia* и *Kellicottia*. Однако, в вертикальном распределении некоторых видов

(*Bosmina longirostris*) наблюдаются резкие годовые различия, не связанные с распределением температуры, что, по-видимому, может свидетельствовать о существовании морфологически неотличимых экотипов, способных развиваться в отдельные годы в различных слоях воды, или процессами межвидовой конкуренции.

При стабильности экологических условий наблюдаются незначительные межгодовые флуктуации. Нарушения вертикальной структуры вызывают только изменения в параметрах среды обитания, выходящих за пределы толерантности тех или иных видов. Подобное наблюдалось на некоторых озерах в 2010 г. и было спровоцировано аномальным повышением температуры воды (выше 26 °С), что ускорило продукционные и деструкционные процессы и, как следствие, привело к снижению содержания кислорода в гипolimнионе. При таком сценарии вертикальное расположение стенотермных холодолюбивых видов меняется кардинально. При этом резко сужается зона толерантных условий для выживания таких видов, что приводит к риску вымирания их в водоеме.

Опыт собственных многолетних исследований зоопланктона на димиктических озерах Беларуси показал, что в толще воды этих озер создаются несколько структурно-функциональных группировок, выделяемых, в основном, по термопреферендуму. Температурная стратификация формирует своеобразную биотопическую гетерогенность, что является предпосылкой ослабления конкурентных отношений, оптимизации функционирования и сохранения биологического разнообразия. Образование зон с низким содержанием кислорода в гипolimнионе наоборот сужает зону оптимальных условий обитания для большинства видов зоопланктона, что усиливают конкуренцию.

Полученные данные свидетельствуют о том, что в пелагиали стратифицированных мезотрофных озер существуют зоны «концентрации жизни», формирующиеся обычно в металимнионе и придонных слоях воды. Основная масса зоопланктона концентрируется в зоне металимниона, где начинаются процессы деструкции. Скопление планктона в зоне деструктивных процессов дает основание полагать, что зоопланктонные организмы активно включаются в бактериальную пищевую цепь. Существование подобных зон в вертикальном столбе воды может быть использовано в биоиндикационных целях. В этих зонах даже в олиготрофных озерах встречаются виды рода *Brachionus*, относящиеся к организмам, характерным для загрязненных вод прудов и рек. Появление таких видов в озере может свидетельствовать о начальном этапе эвтрофирования или загрязнения водоема.

Таким образом, объединенные или тотальные сборы планктона нивелируют получаемые данные и приводят к существенным ошибкам при гидробиологических расчетах, особенно это важно для озер с термическим расслоением водной толщи. Применение для учета взаимодействий в планктоне методологии послойного функционирования позволяет по-новому интерпретировать сосуществование близких по пищевому спектру видов, значительно уточнить характер пищевых взаимодействий на уровнях продуцент-консумент и хищник-жертва и позволяет более адекватно отражать все взаимосвязи в пресноводном планктоне.

УДК 574.583:574.9+574.523

Т. В. Витченко

(Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Москва, Россия)
vitchenkot@yandex.ru

ФИТОПЛАНКТОН ЮГО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БАРЕНЦЕВА МОРЯ В ИЮНЕ 2015 г.

Сбор материала для исследования фитопланктона выполнялся 03.06-27.06.2015 г. во время международной экосистемной съемки на НИС ФГБНУ «ПИНРО» «ФРИТЬОФ НАНСЕН» (рейс № 101) в пределах акватории, ограниченной координатами 68°12'-73°34' с.ш., 20°45'-45°00' в.д. Всего было собрано 270 проб фитопланктона на 90 станциях с трех стан-

дартных горизонтов: поверхность, слой скачка плотности, дно. Автор выражает глубокую признательность и благодарность коллегам из лаборатории трофологии ФГБНУ «ПИНРО» за сбор проб фитопланктона и предоставление материалов для исследования.

В составе фитопланктонного сообщества определено 103 вида фитопланктона, относящихся к следующим таксономическим группам: *Ochromyphyta* (включая *Bacillariophyceae*, *Dictyochophyceae* и *Chrysophyceae*), *Dinophyta*, *Haptophyta* (*Prymnesiophyta*), *Prasinophyta*. Видовое разнообразие фитопланктонного сообщества в июне 2015 г. возрастало в западном направлении и сохранялось на всех прибрежных станциях, где количество видов в пробах варьировало от 22 до 35. Доля аркто-бореальных видов в сообществе составила 50 %, космополитных – 39 %, бореальных – 11 %, преобладали неритические формы, их доля составила 59 %, доля океанических форм составила 25 %, панталассных – 16 %.

Станции, расположенные восточнее 38° в.д. и севернее 72° с.ш., характеризовались менее богатым видовым составом. Основная доминирующая группа включала центрические диатомеи родов *Coscinosira* и *Thalassiosira*. Виды *Chaetoceros socialis* и *Phaeocystis pouchetii* достигали массового развития в поверхностном слое. В слое скачка плотности отмечены ранневесенние диатомовые: *Navicula pelagica*, *N. septentrionalis*, *Amphora hyperborea*. Численность и биомасса диатомовых в поверхностном слое составили соответственно – 80 млн кл./м³ и 475 мг/м³, в слое пикноклина – 82 млн кл./м³ и 548 мг/м³, в придонном слое – 4 млн кл./м³ и 30 мг/м³. Биомасса *Phaeocystis pouchetii* в поверхностном слое составила 890 мг/м³, численность – $3,2 \cdot 10^9$ кл./м³.

На станциях, расположенных восточнее 38° в.д. и южнее 72° с.ш., в состав фитопланктона входили виды, типичные для поздне-весеннего периода. Среди диатомовых доминирующий комплекс был сформирован неритическими аркто-бореальными видами: *Thalassiosira gravida*, *Th. Anguste-lineata*, *Th. hyalina*, *Th. nordenskioldii*, *Bacterosira fragilis*, *Chaetoceros convolutus*, *C. densus*, *C. decipiens*, *C. socialis*, *C. teres*, *C. subsecundus*, *C. debilis*, *C. compressus*, *Nitzschia grunowii*, *Rhizosolenia hebetata*, *R. alata*, *R. styliformis*, *Skeletonema costatum*. В пробах присутствовало незначительное количество *Leptocylindrus danicus* и *Chaetoceros laciniosus*. Максимумы биомасс были сформированы диатомовыми и *Phaeocystis pouchetii*, которые были разобщены пространственно. Диатомовый комплекс формировал максимумы количественных показателей в слое скачка плотности (биомасса – 745 мг/м³, численность – 35 млн кл./м³). Численность и биомасса *Halosphaera viridis* в слое скачка плотности достигала значений 0,2 млн кл./м³ и 80,62 мг/м³ соответственно. В поверхностном слое воды значения биомассы диатомовых были ниже – до 350-400 мг/л, а численность достигала значений 73 млн кл./м³. В этот период доминировали *Th. gravida* и представители р. *Chaetoceros*. Наряду с диатомеями, в поверхностном горизонте отмечены динофитовые водоросли – *Protoperdinium depressum*, *P. pellucidum*, *Gyrodinium prunus*, *G. fusiforme*. Уровень их биомассы составил 68-130 мг/м³, численности – 0,18-0,85 млн кл./м³. В придонном слое воды значения численности и биомассы диатомовых водорослей варьировали и в пределах 6-12 млн кл./м³ и 15-75 мг/м³ соответственно. Области массового развития диатомей располагались вдоль границы так называемого «стокового фронта», и, скорее всего, лимитировались уровнем концентрации кремния, поступающего в пелагиаль с береговым стоком. Активное развитие колоний *Phaeocystis pouchetii* наблюдалось в районе влияния Мурманского Прибрежного течения, максимумы количественных показателей не имели четкой локализации, были расположены хаотично и достигали максимальных значений в поверхностном слое, где численность достигала 7,56 млн кл./м³, а биомасса – 1,5 г/м³, в слое скачка плотности численность в среднем составила 2,45 млн кл./м³, биомасса – 800 мг/м³, но на тех станциях, где наблюдалась высокая биомасса диатомей, максимума развития *Phaeocystis pouchetii* не отмечено.

На станциях, расположенных западнее 33° в.д. и севернее 72° с.ш., отмечено начало формирования летнего фитокомплекса, характеризующееся изменением качественного и количественного состава сообщества вследствие истощения запаса биогенных веществ в поверхностном горизонте. В пелагиали появляются динофитовые водоросли *Amphidinium extensum*, *Ceratium fusus* и *Ceratium longipes*. Южнее 72° с.ш. доля космополитных, аркто-бореальных и бореальных видов в составе фитопланктона была равноценной, также примерно одинаковым было соотношение океанических и неритических форм. Преобладали пред-

ставители рода *Chaetoceros* и *Ceratium longipes*. Почти во всех пробах присутствовали *Melosira arctica*, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira gravida*, *Rhizosolenia stiliformis*, *Chaetoceros concavicornis*, *C. atlanticus*, *C. borealis*, *C. densus*, *C. mitra*, *C. pelagicus*, *C. subsecundus*, *C. debilis*. Дополняли фитокомплекс *Navicula pelagica*, *N. vanhoeffenii*, *Nitzschia grunowii*, *Rhizosolenia hebetata*, *R. alata*. Средние значения численности и биомассы фитопланктона составили соответственно: в слое скачка плотности – 30 млн кл./м³ и 470 мг/м³, в поверхностном горизонте – 23 млн кл./м³ и 351 мг/м³, в придонном слое – 1,5 млн кл./м³ и 0,85 мг/м³.

На разрезе «Кольский меридиан» в составе фитопланктона отмечено 45 видов фитопланктона, относящихся к таксонам: *Ochrophyta* (*Bacillariophyceae* и *Chrysophyceae*), *Dinophyta*, *Prasinophyta*, *Euglenophyta* и *Haptophyta*. В составе сообщества преобладали аркто-бореальные виды (65 %), доля космополитов составила 25 %, бореальных – 10 %. Доля неритических форм в структуре сообщества составила 63 %, океанических – 25 %, пантилассных – 12 %. Южнее 72° с.ш. основу сообщества фитопланктона оставили такие виды как *Coscinodiscus subbulliens*, *Chaetoceros subsecundus*, *C. decipiens*, *C. convolutus*, *C. atlanticus*, *C. borealis*, *Thalassiosira gravida*. Севернее 72° с.ш. в видовом составе преобладали *Coscinodiscus subbulliens*, *Chaetoceros decipiens*, *C. borealis*, *C. lacinosus*, *C. densus*, *C. constrictus*, *Leptocylindrus danicus*, *Nitzschia seriata*. По численности и биомассе доминировали центрические диатомовые водоросли *Thalassiosira gravida* и представители р. *Chaetoceros*. Показатели биомассы диатомовых по вертикали изменялись в пределах 10-683 мг/м³, численности – 3-81 млн кл./м³, максимумы количественных показателей отмечены в слое скачка плотности, минимумы – в придонных слоях. В поверхностном слое встречались динофитовые: *Protoperidinium depressum*, *P. pellucidum*, *Gyrodinium prunus*, *G. fusiforme*. Уровень их биомассы составил 80-110 мг/м³, численности – 0,17-0,73 млн кл./м³. Интенсивное развитие *Phaeocystis pouchetii* наблюдалось в районе влияния Мурманского Прибрежного течения и поверхностных водах Нордкапского течения. Максимумы его биомассы и численности отмечены в поверхностном горизонте – 1,4 г/л и 6,29 млн кл./м³ соответственно.

Неоднородное пространственное распределение количественных параметров фитопланктона обусловлено гидрологическими условиями и неравномерностью распределения биогенных элементов. Сезонный фитокомплекс исследуемого района преимущественно состоял из двух основных компонентов: комплекса диатомовых водорослей и мозаично расположенных областей интенсивного развития *Phaeocystis pouchetii*. Значения структурно-продукционных показателей микрофитопланктона возрастали по направлению к берегу и достигали своих максимальных значений в районе влияния Мурманского Прибрежного течения и поверхностных водах Нордкапского течения. Количественные и качественные характеристики сообщества фитопланктона соответствуют сезонным стадиям сукцессионного цикла развития фитопланктона Баренцева моря.

УДК 574.583:574.9+574.523

**Е. Л. Воденеева, П. В. Кулизин, Н. А. Старцева,
К. Е. Коломина, А. Г. Оханкин**

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

РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОНА РЕЧНЫХ ЭКОСИСТЕМ СРЕДНЕВОЛЖСКОГО БОРЕАЛЬНО-НЕМОРАЛЬНОГО ЭКОТОНА (НИЖЕГОРОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Волжский бассейн, важнейший в хозяйственном отношении регион, расположен в различных природно-климатических зонах от южной тайги до полупустыни. Положение Верхнего и Среднего Поволжья, которое включает Нижегородскую область, характеризуется четким градиентом природных и антропогенных факторов, поскольку данная территория входит

в трансконтинентальный бореальный экотон – систему зональных границ первого порядка, разделяющих бореальный пояс (преимущественно таёжнолесной) и неморальный (лесостепной и степной) [Экология ландшафтов ..., 1995]. По рельефу и типам ландшафтов Нижегородская область подразделяется на две почти равные части: лесное низинное Заволжье (Левобережье) и почти безлесное возвышенное Предволжье (Правобережье), при этом р. Волга выступает естественной природной границей геоморфологических, климатических и растительных поясов. Присутствие четко контрастирующих между собой ландшафтов способствует формированию гидрологической сети, характеризующейся различным сочетанием естественно-гидрологических, геоморфологических, природных и антропогенных факторов (продолжительность безледного периода, минерализация, рН, цветность и др.), что оказывает определенное влияние на разнообразие растительных планктонных сообществ, населяющих водотоки.

Цель работы – определить зональные отличия основных показателей флористического и ценотического разнообразия потамопланктона водотоков юга бореальной и севера неморальной зон (на примере Нижегородского Поволжья). Материалами для настоящей работы послужили результаты обобщения многолетних альгологических исследований (с 70-х годов прошлого века по настоящее время) 30 притоков Чебоксарского водохранилища.

Общее таксономическое разнообразие фитопланктона исследованных водотоков оказалось высоким, составляя более 1600 видов и внутривидовых таксонов водорослей, при этом в реках правобережья видовое богатство примерно на треть превышало таковое левобережных речных экосистем. Характер альгофлоры речных экосистем исследуемых ландшафтных зон был схожим и характеризовался как зелено-диатомово-эвгленовый. Отличительной особенностью альгофлоры рек Правобережья можно назвать более высокую в общем видовом составе долю цианопрокариот (в 1,5 раза выше, чем в Левобережье) и более низкую долю диатомовых водорослей (в 1,2 раза), что согласуется с экологическими особенностями представителей этих систематических групп. В водотоках, по гидрологическим показателям относимым к категории малых, лидирующую позицию занимали не зеленые, а диатомовые водоросли; в реках, характеризующихся наиболее высокими показателями цветности – эвгленовые. Перечень десяти ведущих порядков включал: Chlorococcales (33,4 % общего состава водорослей), Raphales (14,8 %), Euglenales (14,8 %), Desmidiaceae (7,1 %), Oscillatoriales (4,8 %), Chlamydomonadales (4,5 %), Ochromonadales (4,2 %), Chroococcales (3,4 %), Araphales (2,6 %), Thalassiosirales (2,6 %). Ими было сформировано 90,6 % общего видового богатства альгофлоры. Сравнительный анализ спектра ведущих порядков речных систем правобережья и левобережья выявил достаточно сходное их ранговое распределение. Более четкие зональные отличия альгофлористических показателей проявились при анализе родовых спектров сравниваемых речных систем. Несмотря на одинаковое высокое ранговое положение в обеих системах рек полиморфных родов *Scenedesmus* и *Trachelomonas*, в реках левобережья отмечено более высокое ранговое положение рода *Closterium* (3 позиция) и присутствие в перечне ведущих рода *Eunotia*, большинство представителей которого являются показателями кислых условий. В реках правобережья род *Closterium* занимал 5-6-ранговую позицию, а в перечне ведущих присутствовал род *Nitzschia*, многие виды из которого являются индикаторами загрязненных и эвтрофных вод.

Проведение эколого-географического анализа флоры водорослей показало, что в большинстве исследованных водотоков севера неморальной зоны, как и в речных системах заболоченного левобережья, преобладали космополитные виды (90,7 % общего состава), обитатели пелагических и литоральных местообитаний (в сумме 74,8 %). Зональные отличия проявлялись в более высокой доле в составе альгофлоры рек Правобережья таких экологических групп водорослей как алкалифилы (39,7 % состава индикаторных видов – выше в 3 раза в сравнении с реками левобережья), галофилы (5,1 % – в 1,3 раза), индикаторных видов, показателей большего органического загрязнения, чем β-мезосапробное – 14,5 %, в 1,3 раза).

В условиях южной границы бореальной зоны повышенные значения цветности, рН воды, а также низкая минерализация вод при недоступности фосфора и малого времени добегания водных масс способствовали незначительному уровню развития потамопланктона (среднегодовая биомасса менее 1 г/м^3 – олиго-мезотрофия). Водотоки Приволжской возвышенности по мере роста длины, расхода, доступности биогенов и их количества по показателям развития фитопланктона оказались более продуктивны (среднегодовая биомасса фитопланктона до 14 г/м^3 , максимальная – до $50\text{--}60 \text{ г/м}^3$, мезо-эвтрофия – эвтрофия). Процессы эвтрофирования речных экосистем неморальной зоны проявлялись уже на уровне малых рек, в отличие от небольших по протяженности водотоков бореальной зоны.

Оценка вклада отдельных групп водорослей в суммарные показатели обилия выявила достаточно однородную картину в больших и средних по протяженности речных системах, где отмечалось доминирование диатомовых водорослей. В речных системах правобережья наибольшей встречаемостью и обилием характеризовались центрические диатомеи из порядков *Thalassiosirales* и *Aulacoseirales* – представители эвтрофного планктона: виды родов *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Cyclostephanos*, *Aulacoseira* и *Skeletonema*. В реках низинного левобережья основным доминантом выступала *Melosira varians* Ag. В большей степени зональные отличия ценогенеза потамопланктона проявлялись на небольших по протяженности водотоках, в большей степени отражающих специфику абиотических условий (залесенность и заболоченность водосборной территории левобережья, а также особенности подстилающих пород (закарстованность) правобережья р. Волги). В правобережных водотоках, имеющие повышенную минерализацию вод, как и высокоцветных реках левобережья, вклад отдельных групп фитопланктона более равномерный, представлен преимущественно монадными формами водорослей с миксотрофным и голозойным типами питания (эвгленовые, криптофитовые, динофитовые), способных конкурировать за ресурсы в стрессовых условиях среды. В гумозных речных экосистемах смена ценотических типов потамопланктона происходила при значениях цветности вод выше 160° Pt-Co шкалы и выражалась в переходе от комплексов с превалированием *Melosira varians* к ценотическим типам с преобладанием *Trachelomonas* – *Euglena*. В водотоках с повышенной минерализацией вод в течение всего вегетационного периода отмечалось преобладание ценотического типа «Фитофлагелляты (криптофитовые, динофитовые, эвгленовые, зеленые вольвоксовые)» с сопутствием диатомовых (*Stephanodiscus*, *Melosira varians*).

Наряду с природными и ландшафтными особенностями исследуемой территории в числе возможных причин ценогенеза потамопланктона в последние годы выступают глобальные изменения климата и степень антропогенного воздействия. Среди последствий таких изменений отмечают изменения в динамике количественных показателей, перечне доминирующих видов, продуктивности планктонных сообществ, а также интенсивности инвазийных процессов, скорость которых в последние десятилетия резко возросла, при этом основные пути миграции чужеродных видов проходят по коридорам крупных рек. Так, в правобережном притоке р. Оке отмечено возрастание разнообразия центрических диатомовых водорослей, появление и постепенному усилению ценотического значения солоновато-водного комплекса видов *Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Actinocyclus* [Генкал, Охупкин, 2013; Охупкин и др., 2016; Okhapkin et al., 2014]; в левобережном протоке р. Керженец – замещение аборигенных сообществ с превалированием *Melosira varians* комплексами с доминированием инвазийного вида *Peridiniopsis kevei* Grigor. et Vasas (Dinophyta) [Воденеева и др., 2016]. Основными факторами, определяющими распространение инвазийных видов, являются постепенная трансформация гидродинамических условий в результате зарегулирования, тенденция к деэвтрофированию, заметный рост минерализации водных масс и содержания сульфатов и щелочно-земельных металлов на фоне глобальных изменений климата.

Анализ основных биоценотических характеристик растительных планктонных сообществ исследуемых рек показал, что индексы разнообразия, выравнимости и доминирования в целом не отразили заметных зональных отличий организации фитопланктона, кроме рек средней протяженности, где индекс разнообразия Шеннона-Уивера оказался выше

($t_d=2,48$; $p<0,05$), отразив более сложную организацию альгоценозов средних рек возвышенного правобережья в сравнения с водотоками левобережья. Природные стрессовые факторы в левобережных притоках (малая доступность биогенов, повышенные кислотность и содержание трудноминерализуемого органического вещества) приводят к достоверному росту размеров клеток планктонных водорослей (преобладание К-стратегии), более низкому удельному видовому богатству (обеднение сообществ видами) и уменьшению доли колониальных видов (кроме средних по протяженности рек). Рост содержания и доступности биогенов (прежде всего фосфора) в водотоках севера неморальной зоны бассейна Средней Волги приводят к формированию значительно более насыщенных видами продуктивных сообществ фитопланктона, сформированных более мелкоклеточными водорослями с чертами г-стратегии.

В целом, выявленные зональные особенности состава и структуры планктонных сообществ исследованных речных экосистем, позволяют организовать научный подход при проведении водохозяйственных мероприятий, использовании водотоков в качестве источников водоснабжения, а также организации их мониторинга.

Библиографические ссылки

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

Генкал С. И., Охапкин А. Г. Центрические диатомовые водоросли (Centrophyceae) нижнего течения р. Оки (Российская Федерация) // Гидробиологический журн. 2013. Т. 49. № 1. С. 44-61.

Охапкин А. Г., Генкал С. И., Воденеева Е. Л., Шарагина Е. М., Бондарев О. О. К экологии и морфологии *Thalassiosira incerta* Makarova (Bacillariophyta) // Биология внутренних вод. 2016. № 2. С. 21-29.

Экология ландшафтов Волжского бассейна в системе глобальных изменений климата (прогнозный Атлас-монография). Нижний Новгород: Интер-Волга, 1995. 163 с.

Okhapkin A. G., Genkal S. I., Sharagina E. M., Vodeneeva E. L. Structure and dynamics of phytoplankton in the Oka river mouth at the beginning of the 21st century // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7. № 4. P. 357-365.

УДК 574.5

Е. Ю. Воякина

(Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия)
katerina.voyakina@gmail.com

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИНВАЗИЙНОГО ВИДА *GONYOSTOMUM SEMEN* (EHR.) DIESING В ОЗЕРАХ ВАЛААМСКОГО АРХИПЕЛАГА (ЛАДОЖСКОЕ ОЗЕРО)

В последнее время проблеме вселения чужеродных видов уделяется все большее внимание в связи с их активным антропогенным переносом и постоянно увеличивающейся численностью.

Активные исследования чужеродных видов в водоемах Северо-Запада и Волго-Балтийского региона проводятся, начиная с середины прошлого века [Орлова и др., 2008; Корнева, 2014]. При появлении видов вселенцев в различных акваториях очень важно определить время и место их обнаружений, а также, дальнейшее наблюдение за их адаптацией в данных экологических условиях и распространение. История инвазий многих чужеродных видов в экосистемах Фенноскандии имеет существенные пробелы.

Первые находки *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyceae) в озерах Валаамского архипелага датированы 1989 г. В это время он был отмечен только в двух озерах с незначительными биомассами [Курапцева, Куликова, Вислянская, 1992]. В настоящее время вид расселился по всей водной системе Валаамского архипелага и в большинстве озер вызывает «цветение» воды [Воякина, 2007, 2010].

Работ, посвященных исследованию распространения инвазивных видов в озерах Валаамского архипелага, практически не проводилось. В то же время территория архипелага является Природным парком, и инвентаризация его флоры требует пристального внимания.

Исследование проводилось на 11 озерах Валаамского архипелага, расположенного в глубоководной части Ладожского озера. Все озера различаются по происхождению, глубине, особенностям гидрохимического и гидробиологического режимов. Важным фактором является практическое отсутствие антропогенного воздействия на озерные экосистемы Валаамского архипелага, что позволяет выявить естественный диапазон изменения параметров в системах сохраняющих естественный режим функционирования.

Гидрохимические параметры в исследованных озерах варьировали значительно, наибольший диапазон был характерен для pH и цветности. Минимальные значения pH были характерны для оз. Германовское, максимальные – для озер Крестовое и Сисяярви. В то же время невысокие значения цветности отмечены в озерах Сисяярви, Игуменское и Лещевое, максимальные – в оз. Германовское (таблица).

Таблица – Лимнологические параметры озер Валаамского архипелага, 1998-2017 гг.

Озеро	S, км ²	h _{макс} , м	SD, м	pH	Электропроводность, мкСм/см	Цветность, °Pt-Co	ПО, мгО/л
Сисяярви	0,805	19,0	1,0-4,6	6,6-8,5	63-128	27-64	10,8-16,7
Игуменское	0,022	8,0	1,2-2,8	6,5-7,5	28-52	55-90	11,8-28,6
Черное	0,008	8,5	1,4-2,6	6,4-7,5	29-52	60-90	8,0-28,2
Оссиёво	0,003	2,4	0,9-1,4	5,6-7,1	48-58	60-110	7,0-26,9
Лещевое	0,240	7,5	0,5-1,7	6,4-8,2	44-56	55-94	16,0-47,6
Крестовое	0,014	3,1	0,7-1,7	7,3-8,6	32-50	80-212	29,1-53,5
Антониевское	0,028	3,5	0,5-1,7	5,5-7,5	23-34	150-275	22,0-58,2
Симняховское	0,019	2,1	0,3-1,2	5,2-6,5	26-33	97-172	24,3-45,4
Витальевское	0,005	1,9	0,4-1,1	6,2-7,1	36-63	130-223	21,1-44,0
Никоновское	0,011	4,0	0,3-1,2	5,8-7,6	55-63	90-260	20,1-42,9
Германовское	0,010	3,7	0,4-1,1	4,0-5,9	30-42	92-296	17,4-42,5

Целью данной работы было дать оценку пространственно-временного распределения структурных показателей инвазивного вида *Gonyostomum semen* в малых озерах Валаамского архипелага.

В работе использован материал, собранный с июня по сентябрь в 1998-2017 гг. на малых озерах Валаамского архипелага. Интегральные пробы фитопланктона отбирали батометром через 0,5-1,0 м в зависимости от глубины станции, фиксировали раствором Люголя, концентрировали отстойным методом, просчитывали в камере Нажотта. Параллельно отбору проб проводили исследования основных лимнологических параметров. Определение гидрохимических параметров, в т. ч. биогенных элементов, проводили общепринятыми методами [Алекин, Семенов, Скопинцев, 1973; Руководство по химическому анализу ..., 1977].

В составе фитопланктона водной системы Валаамского архипелага за исследованный период определено 343 видов, разновидностей и форм водорослей, принадлежащих к 9 отделам. По числу видов на всех участках акватории Валаамского архипелага преобладали зеленые (31 %), диатомовые (22 %), эвгленовые (18 %) водоросли и цианопрокариоты (11 %). Состав доминирующих видов в большинстве озер значительно различался. Чаще всего в со-

став доминант входили виды родов *Gonyostomum* Diesing, *Aulacoseira* Thw., *Cyclotella* Kütz., *Stephanodiscus* Ehr., *Aphanizomenon* Morr. ex Born. et Flah., *Limnotherix* Meffert, *Planktolyngbya* Anagn. et Kom., *Dinobryon* Ehr., *Cryptomonas* Ehr., *Botryococcus* Kütz., *Elakatothrix* Wille, *Monoraphidium* Kom.-Legn., *Oocystis* A. Br.

Отличительная черта фитопланктона озер архипелага доминирование в большинстве из них *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing, а также периодическое «цветение» воды, вызванное его активной вегетацией.

Озера отличались значительным диапазоном показателей обилия фитопланктона (численность – от 0,1 до 676,6 млн кл./дм³, биомасса – от 0,1 до 105,2 мг/дм³). При анализе показателей обилия фитопланктона были выявлены значительные диапазоны численности и биомассы, как в конкретном озере, так и для всех малых озер. Наименьшие средние значения численности отмечены для озер Витальевское, Никоновское, Черное, Оссиёво (1,5-2,0 млн кл./дм³). Наибольшие – для оз. Симняховское (152,0 млн кл./дм³). Минимальный разброс биомассы был характерен для озер Черное (1,0-16,2 мг/дм³) и Игуменское (0,9-20,5 мг/дм³), максимальный – для оз. Витальевское (2,5-105,2 мг/дм³). В целом для озерной группы среднемноголетняя биомасса была 11,2 мг/дм³. Значительные диапазоны численности и биомассы были связаны с межгодовой изменчивостью.

Несмотря на то, что озера Валаамского архипелага расположены на небольшой территории в пределах одного ландшафта, структура фитопланктона и особенности сезонной динамики в них значительно различались. Для хода сезонной динамики фитопланктона в большинстве малых озер была отмечена значительная межгодовая вариабельность. В большинстве озер отмечено доминирование цианопрокариот и (или) рафидофитовых водорослей. Во всех малых озерах о. Валаам *G. semen* присутствовал практически постоянно и создавал максимальную биомассу. В состав доминантного комплекса этот вид не входил только в полигумусных и кислых озерах Германовское и Симняховское. Во всех остальных он формировал осенний пик развития, значения биомассы колебались от 1,1 до 82,3 мг/л. Максимальные значения биомассы были отмечены в оз. Витальевское.

Витальевское озеро относится к сильно зарастающим водоемам (степень зарастания более 80 %). В этом озере формируются особые условия обитания, которые в свою очередь определяют специфичность фитопланктона. Витальевское озеро находится в обширном заболоченном понижении, по юго-восточному берегу расположена хорошо выраженная сфагново-осоковая сплавина. Озеро мелкое с максимальной глубиной 1,7-2,0 м. Для него характерен ранний прогрев воды до 26,0 °С, к концу лета разница между температурой поверхности и придонной составляет 4° С. В течение лета здесь отмечается пониженное содержание кислорода как в поверхностном (71-80 %), так и в придонном (33-40 %) слоях. К осени по всей толще воды содержание кислорода увеличивается до 89-105 % насыщения. Обычно в летний период доминируют эвгленовые и рафидофитовые водоросли. К доминирующим видам относятся: *Trachelomonas volvocina* Ehr., *Euglena* spp. и *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing [Боякина, 2007, 2010].

Особое внимание при исследовании уделялось определению размеров клеток *G. semen* для более точного расчета их объема. В разных озерах этот параметр менялся значительно. И минимальный, и максимальный объемы клеток были отмечены для станций в оз. Игуменское (16227 и 84266 мкм³). По данным среднего объема клеток *Gonyostomum semen* в озерах о. Валаам видно, что минимальное значение было отмечено в оз. Крестовое, здесь в основном преобладали мелкоклеточные формы, максимальное – в оз. Игуменское, где преобладали формы крупных размеров. При анализе пространственной неоднородности распределения структурных показателей по акватории исследованных озер было показано, что наименьшие показатели обилия *G. semen* наблюдались на станциях, расположенных в литоральной зоне. В разных озерах объем клеток *G. semen* менялся значительно. Наибольший диапазон значений этого параметра был отмечен для станций в оз. Игуменское.

Также была показана значительная межгодовая изменчивость биомассы *Gonyostomum semen* в оз. Витальевское. Минимальное значение было отмечено в 2005 г. (2,9 мг/дм³). Для этого года был характерен очень высокий уровень воды в Ладожском озере. Максимальное значение было в 2008 г. (59,4 мг/дм³).

При анализе факторов, влияющих на динамику показателей обилия *G. semen* было показано, что уровень вегетации этого вида зависит в первую очередь от содержания общего железа ($r=0,9$) и pH ($r=0,7$), в меньшей степени она связана с минерализацией ($r=0,6$) и концентрацией ионов аммония ($r=0,5$). По-видимому, более важными факторами для вегетации *G. semen* оказывается низкая минерализация воды и накопление в гипolimнионе биогенных элементов.

Известно, что массовое развитие этого вида в озерах Швеции и Норвегии и дальнейшее расширение ареала связывали с усиливающимся процессом acidификации водоемов [Никулина, 1997; Korneva, 2001; Rengefors, Pålsson, Hansson, Heiberg, 2008]. Считается, что этот вид хорошо приспособлен к водам с высоким содержанием гуминовых соединений и низким значениям pH [Korneva, 2001]. В тоже время, если судить по данным, полученным по фитопланктону малых озер о. Валаам, видно, что именно в полигумусных и полиацидных водоемах *G.semen* не вегетировал массово. Возможно, лимитирующим фактором для него является лишь низкая минерализация воды.

Библиографические ссылки

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

Воякина Е. Ю. Динамика структурных показателей *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing в малых лесных озёрах о. Валаам (Ладожское озеро) // Тезисы докл. 4-й Межд. науч. конф. / Современные проблемы гидроэкологии. СПб, 2010. С. 41.

Воякина Е. Ю. Фитопланктон водной системы Валаамского архипелага: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2007. 22 с.

Корнева Л. Г. Инвазии чужеродных видов планктонных водорослей в пресных водах Голарктики (обзор) // Российский журн. биологич. инвазий. 2014. № 1. С. 9-37.

Курапцева С. В., Куликова Т. П., Вислянская И. Г. Озера музея-заповедника «Валаам» // Охраняемые природные территории и памятники природы Карелии. Петрозаводск, 1992. С. 104-120.

Никулина В. Н. Особенности фитопланктонных сообществ светловодноацидных и гумифицированных озёр южной Карелии // Реакция озёрных экосистем на изменение биотических и абиотических условий. СПб.: ЗИН РАН, 1997. С. 29-47.

Орлова М. И., Анцулевич А. Е., Белякова Р. Н., Насека А. М., Ципленкина И. Г., Жакова Л. В., Литвинчук Л. Ф., Березина Н. А., Максимов А. А. Биологические инвазии / Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 272-313.

Руководство по химическому анализу поверхностных вод суши. Л., 1977. 541 с.

Korneva L. G. Ecological aspects of mass development of *Gonyostomum semen* (Ehr.) Diesing (Raphidophyta) // J. on Algae. 2001. Vol. 3 (3). P. 40-54.

Rengefors K., Pålsson C., Hansson L. A., Heiberg L. Cell lysis of competitors and osmotrophy enhance growth of the bloomforming alga *Gonyostomum semen* // Aquat. Microb. Ecol. 2008. Vol. 51. P. 87-96.

Д. Е. Гаврилко, И. А. Кудрин, Д. С. Ручкин, Г. В. Шурганова
(Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
Ниžний Новгород, Россия)
dima_gavrillko@mail.ru

ВЛИЯНИЕ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛОЙ РЕКИ (НА ПРИМЕРЕ РЕКИ ВЬЮНИЦА г. НИЖНЕГО НОВГОРОДА)

Фауна зарослей высших водных растений является важным, но недостаточно изученным компонентом водных экосистем. Высшая водная растительность является одним из факторов, оказывающих влияние на видовую структуру зоопланктона. Видовая и размерная структура зоопланктоценозов во многом зависит от плотности зарослей и морфологического строения макрофита [Семенченко, Разлуцкий, 2009; Курбатова и др., 2017]. Растения одной экологической группировки создают сходные условия и параметры среды и определяют распределение и обилие зоопланктона [Курбатова и др., 2018], а также функциональное разнообразие [Bulduc et al., 2016]. В результате в фитоценозах одного вида растения могут формироваться сходные по видовой структуре зоопланктонные сообщества.

К настоящему времени крайне мало работ посвящено исследованиям зоопланктона в зарослях высших водных растений малых рек [Крылов, 2005; Экологическое состояние ..., 2003]. Заросли макрофитов могут обуславливать пространственную гетерогенность зоопланктоценозов в водотоках. Поэтому актуальным является изучение влияния макрофитов на пространственное размещение сообществ зоопланктона.

Целью нашей работы было исследование влияния высшей водной растительности на видовую структуру и распределение зоопланктонных сообществ малой реки.

Река Вьюница – малая река, протекающая по окраине г. Нижнего Новгорода, является притоком второго порядка р. Оки. Её длина составляет 10 км. В своем русле р. Вьюница имеет 3 искусственных прудовых расширения с замедленными течениями.

Материал был собран в ходе единовременной съемки на акватории р. Вьюница от верхнего течения до устья в середине июля 2017 г. Пробы зоопланктона отбирались как в медали реки, занятой и незанятой макрофитами, так и в прибрежных фитоценозах мерным ведром, путем процеживания воды через сеть Апштейна. На прудовых участках реки пробы отбирались сетью Джели путем тотальных ловов от дна до поверхности. Были выбраны растительные ассоциации с преобладанием кубышки желтой (*Nuphar lutea* (L.) Sm.), роголистника темно-зеленого (*Ceratophyllum demersum* L.), элодеи канадской (*Eloдея canadensis* Michx.), рдеста гребенчатого (*Potamogeton pectinatus* L.), телореза алоэвидного (*Stratiotes aloides* L.), хвоща приречного (*Equisetum fluviatile* L.), белокрыльника болотного (*Calla palustris* L.). В каждом зарослевом биотопе отбиралось по 3 пробы зоопланктона. Всего было собрано и обработано 50 проб зоопланктона. Обработка проб проводилась согласно общепринятым в гидробиологии методам [Методические рекомендации ..., 1982]. Параллельно с отбором проб были выполнены измерения глубины, прозрачности, процента проективного покрытия растениями биотопа. Скорость течения измеряли с помощью гидрометрической микровертушки ГМЦМ-1, измерения температуры, pH и электропроводности воды проводили с использованием мультипараметрического зонда YSI Pro 1030. Концентрацию растворенного кислорода в воде измеряли при помощи анализатора растворенного кислорода MAPK 302Э.

Оценку сходства видового состава зоопланктона рассчитывали на основе индекса Сørenсена [Sørensen, 1948]. Пробы зоопланктона классифицировали с помощью кластерного анализа на основе сходства видовой структуры, в качестве меры сходства использовали косинус угла между векторами проб в многомерном пространстве численностей видов [Шурганова, 2007; Якимов и др., 2016]. Степень доминирования оценивали с использованием ин-

декса Ковнацкого-Паля [Баканов, 1987]. Модели зависимости видовой структуры зоопланктона от факторов среды строили на основе анализа избыточности (RDA – *redundancy analysis*) сначала для отдельных переменных, затем для их комплекса. Для каждого случая проводили анализ значимости канонических осей с использованием перестановочной процедуры [Borcard et al., 2011; Legendre, Legendre, 2012].

В ходе исследований в зоопланктоне р. Вьюницы было выявлено 145 видов, среди них коловраток – 83 вида, ветвистоусых ракообразных – 39 видов, веслоногих ракообразных – 23 вида. В зарослях макрофитов проточных участков реки среднее число видов составило 48 ± 2 вида. В зарослях водных растений прудовых участков среднее число видов было выше – 62 ± 2 вида. Наибольшее количество видов было зафиксировано в зарослях хвоща (69 видов) и телореза (67 видов) в прудовом расширении реки. Ряд видов зоопланктона был отмечен для всех зарослевых биотопов: *Lecane bulla* (Gosse, 1851), *Testudinella patina* (Hermann, 1783), *Graptoleberis testudinaria* (Fischer, 1851), *Eurycercus lamellatus* (O. F. Müller, 1776), *Macrocylops albidus* (Jurine, 1820). В то же время были встречены виды, обитавшие только в одном из зарослевых биотопов реки. К ним относились коловратки *Dipleuchlanis propatula* (Gosse, 1886), *Lepadella rhomboides* (Gosse, 1886), *Mytilina crassipes* (Lucks, 1912), *Testudinella elliptica* (Ehrenberg, 1834), ракообразные *Simocephalus expinosus* (De Geer, 1778), *Eucyclops macruroides* (Lilljeborg, 1901).

Сходство видового состава сообществ зоопланктона в прибрежных зарослях макрофитов, расположенных в разных участках реки, было достаточно высоким (значения индекса Сьеренсена составляли 0,49-0,84). Наибольшее сходство видового состава зоопланктона (0,7-0,84) отмечалось между сообществами, расположенными в растительных ассоциациях в пределах одного прудового расширения реки.

Анализ видовой структуры сообществ зоопланктона зарослей макрофитов в прибрежье показал следующее. Сходной видовой структурой характеризовались сообщества зоопланктона зарослей элодеи двух прудовых участков и зарослей белокрыльника. В этих сообществах доминирующими видами зоопланктона были: науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных, а также ветвистоусые ракообразные *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller, 1776) и *Graptoleberis testudinaria*. Близкой по видовой структуре к этим сообществам зоопланктона были зоопланктоценозы зарослей роголистника и кубышки, где к составу доминантов добавились ветвистоусый рачок *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785) и коловратка *Testudinella patina*. В зарослях телореза, расположенных на разных участках реки, видовая структура сообществ зоопланктона существенно различалась.

Для зарослей элодеи, кубышки и белокрыльника было характерно преобладание по численности веслоногих ракообразных (51-74 %). В зарослях роголистника и телорезов преобладали ветвистоусые ракообразные (46-65 %). Основу численности зоопланктона зарослей хвоща составляли коловратки (81 %). Однако для всех зарослевых биотопов было характерно преобладание по биомассе ветвистоусых ракообразных (57-88 %). Наибольшие значения общей численности и биомассы зоопланктона были характерны в прудовом расширении реки для зарослей элодеи (793,7 тыс. экз./м³; 4,7 г/м³), а также в зарослях кубышки (4,6 г/м³). В зарослях макрофитов проточных участков реки общее количественное развитие зоопланктона было сравнительно ниже, чем в прудовых расширениях реки. Наряду с этим высокие значения численности и биомассы зоопланктона были отмечены в зарослях погруженных макрофитов (роголистник).

Влияние факторов среды на пространственное размещение сообществ зоопланктона было проанализировано на пробах, отобранных в медиальной зоне реки. Проведенный анализ избыточности (*redundancy analysis*) по отдельным факторам среды показал, что наибольший вклад в объяснение дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона значимо вносили такие параметры, как глубина (11,02 %), прозрачность (8,9 %), температура (7,38 %) и скорость течения (7,36 %). В меньшей степени, но также статистически значимо объясняли изменчивость видовой структуры значения электропроводности (3,22 %) и проективного покрытия макрофитов (3,12 %). Показатели рН и растворенного кислорода не явля-

лись статистически значимыми, поэтому мы их не учитывали при построении полной модели, значимо объясняющей 26,11 % от общей дисперсии видовой структуры. Результаты анализа избыточности позволили выявить, что к участкам с большим проективным покрытием макрофитов и более высокой температурой тяготели ветвистоусые рачки *Alona rectangula* (Sars, 1862) и *Graptoleberis testudinaria*, коловратки отряда Bdelloida и *Lecane bulla*. К участкам с высокими значениями скорости течения и электропроводности, значительно коррелирующими между собой, были приурочены коловратка *Mythilina mucronata* (O. F. Müller, 1773) и *Platytias quadricornis* (Ehrenberg, 1832). Показатели глубины и прозрачности воды также были скоррелированы, и к более высоким их значениям тяготели такие виды как *Keratella testudo* (Ehrenberg, 1832), *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908), *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863).

Проведенные исследования показали, что в разнотипных зарослях макрофитов формировались сходные по видовому составу сообщества зоопланктона с высоким видовым богатством. Сходной видовой структурой и наибольшим количественным развитием сообществ зоопланктона характеризовались погруженные водные растения. Анализ зависимости видовой структуры от факторов среды позволил установить, что наряду с абиотическими факторами на структуру сообществ зоопланктона оказывает влияние высшая водная растительность (проективное покрытие), объясняя 3,12 % дисперсии видовой структуры сообществ зоопланктона. Поскольку влияние проективного покрытия макрофитов на структуру сообществ зоопланктона реки невелико, необходимо использовать другие параметры, которые могут оказаться более значимыми для зоопланктона: объем погруженной части растения, его биомасса. Это может являться задачей дальнейших исследований.

Библиографические ссылки

Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах // Фундаментальный обзор индексов обилия и доминирования. Деп. в ВИНТИ 08.12.1987, № 8593-B87. 63 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

Курбатова С. А., Ершов И. Ю., Борисовская Е. В. Влияние плотности зарослей гидрофитов на зоопланктон // Биология внутренних вод. 2017. № 1. С. 84-92.

Курбатова С. А., Мыльникова З. М., Ершов И. Ю., Быкова С. Н., Виноградова О. Г. Влияние водных растений разных экологических групп на распределение и обилие зоопланктона // Сибирский экологич. журн. 2018. № 1. С. 56-66.

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

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озёр // Журн. Сибирского федерального ун-та. Серия Биология. 2009. № 2. С. 191-225.

Шурганова Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): автореф. дис. ... канд. биол. наук 03.00.18. Нижний Новгород, 2007. 48 с.

Экологическое состояние малых рек Верхнего Поволжья / Отв. ред. В. Г. Папченков. М.: Наука, 2003. 389 с.

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

Bolduc P., Bertolo A., Pinel-Alloul B. Does submerged aquatic vegetation shape zooplankton community structure and functional diversity? A test with a shallow fluvial lake system // Hydrobiologia. 2016. № 778. P. 151-165.

Borcard D., Gillet F., Legendre P. Numerical ecology with R. New York: Springer, 2011. 306 p.

Legendre P., Legendre L. Numerical ecology. Oxford: Elsevier, 2012. 990 p.

Sorensen T. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Krifter. Bd. V. 1948. № 4. P. 1-34.

УДК 574.583:591.95

О. А. Гарбазей, А. Д. Губанова

(Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
og317@mail.ru

МЕЖГОДОВЫЕ И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ И РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *ACARTIA TONSA* В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

Копепода *Acartia tonsa* Dana, 1849, широко распространена в прибрежных акваториях Атлантического, Индийского и Тихого океанов [Raymont, 1983]. В Черном море она появилась в начале 70-х годов прошлого века [Губанова, 2000, 2002, 2003]. Это теплолюбивый вид, обитающий в прибрежье и достигающий максимальной численности в летние и осенние месяцы.

В работе проанализированы межгодовые и сезонные изменения численности и размеров копеподы-вселенца *Acartia tonsa* в Севастопольской бухте в 2003 г. и 2014 г. Материалом для исследования послужили пробы зоопланктона, собранные на постоянной станции в Севастопольской бухте в 2003 г. и 2014 г., как правило, дважды в месяц. Для анализа из каждой пробы отбирали по 20 половозрелых самок и самцов. Всего измерено около трех тысяч особей. Измерение размеров тела проводилось под стереомикроскопом Leica M50 при увеличении 10·1,6.

Анализ сезонных изменений показал наличие отрицательной корреляции между размером тела и температурой воды. Максимальные размеры были зарегистрированы в холодный сезон года, минимальные – с начала лета до начала осени. Различия размеров в холодный и теплый период года были достоверны (критерий Манна-Уитни). Установлена пограничная температура около 20 °С, при превышении которой наблюдалось уменьшение размеров тела особей (рисунок 1).

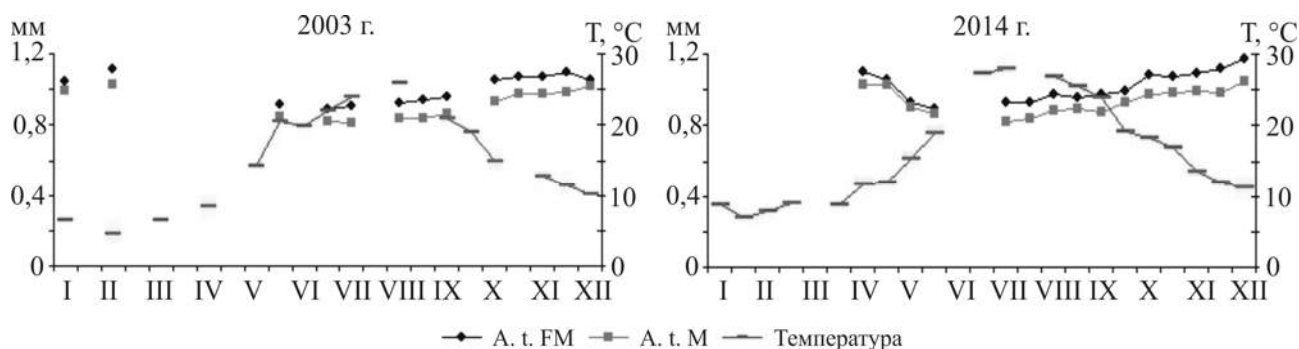


Рисунок 1 – Сезонные изменения размеров самок и самцов *A. tonsa* в течение 2003 г. и 2014 г.

Сезонная изменчивость размеров самок была выше, чем у самцов и в 2003 г., и в 2014 г. ($CV_{FM\ 2003}=0,042$, $CV_{M\ 2003}=0,033$, $CV_{FM\ 2014}=0,036$, $CV_{M\ 2014}=0,030$).

При анализе межгодовых изменений установлено, что средние размеры особей *A. tonsa* увеличились: у самок от 0,95 в 2003 г. до 1,05 мм в 2014 г., у самцов от 0,85 в 2003 г. до 1,0 мм в 2014 г. Температура воды 2014 г. была выше, чем в 2003 г. Таким образом, в данном случае отрицательной корреляции температуры воды и размеров тела не наблюдалось. Среднегодовой уровень изменчивости размеров тела обоих полов в 2003 г. был выше, чем в 2014 г.

Межгодовые изменения размеров *A. tonsa* происходили на фоне существенного сокращения численности вида в 2003-2014 гг. (рисунок 2).

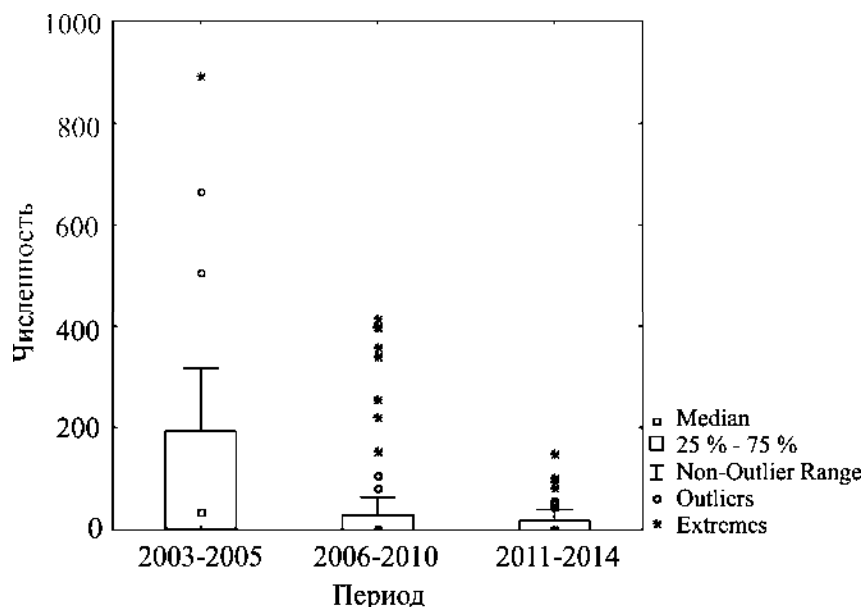


Рисунок 2 – Среднегодовая численность *A. tonsa* за периоды 2003-2005 гг., 2006-2010 гг., 2011-2014 гг., экз./м³

В 2014 г. наблюдалось изменение сезонной динамики численности *A. tonsa*. В 2003 г. ход сезонной динамики был типичным для Черного моря: с января по май этот термофильный вид обнаруживался в планктоне в единичных экземплярах. С мая численность его популяции увеличивалась, достигая в июле первого максимума. Второй, более выраженный пик численности наблюдался в сентябре-октябре. В 2014 г. максимальное количество было зарегистрировано в июне. В холодный период года *A. tonsa* не обнаруживалась. При этом наибольшая численность в 2003 г. составляла 507 экз./м³, а в 2014 г. – только 102 экз./м³.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020890074-2).

Библиографические ссылки

Губанова А. Д. *Acartia tonsa* Dana в Севастопольской бухте: появление, размерная структура, сезонная динамика // Экология моря. 2000. № 57. С. 55-58.

Губанова А. Д. Долговременные изменения видового состава и численности копепод рода *Acartia* Dana в Севастопольской бухте // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. С. 94-103.

Губанова А. Д., Поликарпов И. Г., Сабурова М. А. и др. Многолетняя динамика мезоопланктона (на примере Copepoda) в Севастопольской бухте с 1976 по 1996 г. // Океанология. 2002. Т. 42, № 4. С. 537-545.

Raymont J. Plankton and productivity in the Oceans, zooplankton. Oxford; New York; Toronto; Sydney; Paris; Frankfurt: Pergamon press, 1983. P. 218-228.

**ПИЩЕВОЕ ПОВЕДЕНИЕ И ПИТАНИЕ ПЛАНКТОФАГА
(РЯПУШКА *COREGONUS ALBULA*) В ОЗЕРЕ ПЛЕЩЕЕВО
В ПЕРИОД ТЕМПЕРАТУРНОЙ СТРАТИФИКАЦИИ**

Особо ценным представителем рыбного сообщества озера Плещеево является переславская ряпушка (*Coregonus albula* L.), занесенная в Красную книгу РФ, где отмечена необходимость постоянного мониторинга ее популяции, организация рыбоводного пункта и нерестово-выростного хозяйства на р. Трубеж [Красная книга ..., 2001]. Несмотря на то, что любительский лов ряпушки запрещен, и администрация Национального парка прикладывает все усилия для соблюдения этого запрета, ее популяция находится под угрозой. В последние несколько десятков лет наблюдается эвтрофирование озера, и в последнее время появились признаки ускорения этого процесса. В результате эвтрофирования ежегодным стало явление гипоксии центральной части озера, что периодически приводит к существенному уменьшению зоны обитания переславской ряпушки [Малинин, Линник, 1983; Экосистема озера ..., 1989].

В 2014-2017 гг. явление летней придонной гипоксии в оз. Плещеево продолжает носить ежегодный характер. Ранее указывалось [Экосистема озера ..., 1989], что в летний период высота анаэробного слоя составляет 7-8 м (до 14 м в 1981 г.), в настоящее время эта величина достигает 10 м. Придонная гипоксия начинает развиваться в середине-конце июля, достигает своего максимума в первой половине сентября и нарушается во время осеннего перемешивания, которое происходит в первой половине - середине октября.

Оценка состояния кормовой базы и спектра питания переславской ряпушки в период летней придонной гипоксии проводилась впервые. Суточная динамика вертикального распределения зоопланктонных организмов – основных объектов питания ряпушки – характеризовалась следующими особенностями. В дневное время планктонные животные образовывали наиболее плотные скопления в зоне термоклина (11-15 м), где основной вклад в общую численность сообщества вносили науплиусы и копеподиты *Cyclopoida*, *Bosmina coregoni*, в общую биомассу – копеподиты *Cyclopoida*, *Bosmina coregoni*. Иная картина вертикального распределения зоопланктона наблюдалась в полночь. Плотность коловраток и ракообразных была максимальна в эпилимнионе (0-10 м) при доминировании науплиусов и копеподитов *Cyclopoida*, *Conochilus unicornis* (по численности) и *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma mongolianum*, *Leptodora kindtii*, *Eudiaptomus graciloides*, *Thermocyclops oithonoides* (по биомассе). Значения численности планктонных животных в полночь превышали в 1,6 раза таковые в дневное время, а значения биомассы – в 2,3 раза. Следовательно, в период формирования бескислородной зоны в толще озера в светлое время суток к наиболее кормным слоям относятся металимнион, в темное – эпилимнион. Это обусловлено классическими суточными миграциями массовых видов зоопланктона.

Гиполимнион в этот период беден планктонными животными. В исследованиях 2014-2016 гг. отмечено, что к началу сентября в толще воды с глубины 14 м формируется дефицит кислорода, т. е. в гиполимнионе создаются неблагоприятные условия для гидробионтов. Количество планктонных животных в гиполимнионе во второй половине лета разных лет (2014-2015 гг. и 2017 г.) сопоставимо и характеризуется низкими величинами (до 0,2 г/м³).

С нарушением температурной и кислородной стратификации вод и похолоданием (октябрь), в водоеме развивается комплекс эвритермных видов зоопланктона, численность и биомасса зоопланктона равномерно распределяется в толще воды. В этот период в верхних слоях водной толщи (0-14 м) биомасса зоопланктона ниже в 1,5-4 раза по сравнению со второй половиной лета и началом сентября, тогда как в нижних слоях (16-22 м) выше в 2-8 раз.

Таким образом, в период развития бескислородной зоны в нижних слоях водной толщи формируются неблагоприятные условия для планктонных животных, и следствием этого становится дефицит кормовых объектов для ряпушки. Наиболее богаты кормовым зоопланктоном эпи- и металимнион, которые малодоступны для ряпушки, являющейся холодноводным видом.

Этот вывод подтверждают исследования содержимого пищевого тракта переславской ряпушки. Обращает на себя внимание значительное количество отловленных экземпляров ряпушки с пустыми пищеварительными трактами – лишь у 28 % исследованных особей обнаружен пищевой комок, причем среднее значение индекса наполнения невелико и составляет 17,4 ‰.

В пищевом комке доминирует *Bythotrephes brevimanus*, составляя до 90 % его массы, на втором месте *Daphnia galeata*, остальные виды встречаются в крайне малых количествах. *Bythotrephes brevimanus* и *Daphnia galeata* относятся к летним (с максимумом численности и биомассы в июле) формам ветвистоусых ракообразных, предпочитающим эпилимнион и металимнион. Оба вида благодаря крупным размерам тела (*Bythotrephes brevimanus* – 1-2 мм, *Daphnia galeata* – 0,8-1,3 мм), являются основными кормовыми объектами избирательного визуального хищника – ряпушки.

Ранее были определены абиотические условия среды обитания, соответствующие экологическому оптимуму переславской ряпушкой в летнее время: температура воды не более 7,3-8,2 °C и концентрация растворенного кислорода не менее 3,4-4,7 мг/л. В период развития придонной гипоксии в водоеме отсутствуют местообитания, в которых оба условия сочетаются и лимитирующим фактором становится концентрация кислорода. Гиполимнион полностью не пригоден для существования ряпушки вследствие дефицита кислорода и на начальных стадиях формирования анаэробного слоя она перемещается в металимнион [Малинин, Линник, 1983]. В конце августа 2017 г. в темное время суток ряпушка концентрировалась на горизонте 13-15 м, температура воды в котором составляла 12-14 °C, а концентрация кислорода была 2-3 мг/л. Высота слоя концентрации ряпушки составляла около 3 м. Отдельные особи совершали кратковременные вертикальные перемещения в более теплый и насыщенный кислородом эпилимнион ($t_{\text{воды}}=19\text{ °C}$, конц. $O_2=9\text{ мг/л}$). Судя по содержимому пищевого комка эти перемещения связаны с питанием в более кормных слоях водной толщи, но неблагоприятные температурные условия обуславливают кратковременность нахождения ряпушки в этих слоях.

Дальнейшее развитие придонной гипоксии приводит к сужению слоя концентрации ряпушки, так как она предпочитает оставаться в горизонте с указанными выше значениями факторов среды. Например, в первой декаде сентября 2014 г. в темное время суток она распределялась в слое воды высотой менее 2 м при $t_{\text{воды}}=12-14\text{ °C}$ и концентрации $O_2=2-3\text{ мг/л}$. Часть особей по-прежнему совершала кратковременные перемещения в уже менее прогретый и более насыщенный кислородом эпилимнион ($t_{\text{воды}}=16-17\text{ °C}$, конц. $O_2=11\text{ мг/л}$).

Следующий этап в жизни переславской ряпушки в условиях развития придонной гипоксии наступает в период сужения высоты металимниона до 1 м, сопровождаемого одновременным остыванием эпилимниона, когда она перемещается в нижний его горизонт и распределяется слоем высотой менее 2 м [Малинин, Линник, 1983; Поддубный, Малинин, 1988]. Такое распределение наблюдалось в середине сентября 2015 г. в темное время суток, когда температура эпилимниона опустилась до 15 °C, а концентрация растворенного кислорода составляла 12 мг/л.

Справедливо предположить, что значения указанных факторов среды ($t_{\text{воды}}=12-15\text{ °C}$, конц. $O_2=2-3\text{ мг/л}$) соответствуют зоне экологического пессимума переславской ряпушки, в то время как экологический оптимум характеризуется значениями температуры воды не выше 7,3-8,2 °C, а концентрации растворенного кислорода не ниже 3,4-4,7 мг/л.

В результате образования придонной гипоксии ряпушка вынуждена покинуть комфортный для ее существования холодноводный гиполимнион и переместиться сначала в более теплый металимнион, а с дальнейшим развитием анаэробного слоя – в нижние слои эпи-

лимниона, где она распределяется в крайне узком диапазоне глубин, образуя слой высотой менее 2 м. В результате, переславская ряпушка в период развития бескислородной зоны находится в условиях дефицита кормового ресурса. Это приводит к кратковременным вертикальным перемещениям ряпушки в эпилимнион с неблагоприятными температурными условиями, но более высокой концентрацией планктона.

В результате подъема ряпушки до глубины 14-15 м структура её трофических связей усложняется: с одной стороны, в её питании появляются тепловодные виды планктонных организмов из эпилимниона и бентосные организмы (личинки хирономид), с другой – она становится доступной и для массовых хищных рыб озера: крупного окуня и щуки. При благоприятном кислородном режиме под слоем температурного скачка в июне-июле доступность ряпушки для этих хищников минимальна. Кроме того, она становится доступной для рыбоядной птицы – чомги (*Podiceps cristatus*), которая ныряет в скопление ряпушки на глубину до 15 м, что зафиксировано на записях гидроакустической аппаратуры. На поверхности чомгу встречает сизая чайка (*Larus canus*) и отбирает добычу, заставляя чомгу делать повторные нырки.

Следовательно, дефицит кислорода в гиполимнионе приводит не только к существенному сужению зоны обитания ряпушки, но и является причиной сезонного обеднения ее кормовой базы. Развитие зоопланктона в гиполимнионе практически прекращается, а объектов питания в мета- и эпилимнионе недостаточно, о чем свидетельствуют низкие индексы наполнения и значительное количество особей ряпушки с пустыми желудочно-кишечными трактами. Дефицит кормовой базы отрицательно сказывается на биологическом состоянии популяции и может стать причиной снижения репродуктивного потенциала вследствие недостаточного накопления ряпушкой жировых запасов, что подтверждают результаты биологического анализа. Кроме того, вынужденный из-за дефицита кислорода подъем ряпушки в нижние слои эпилимниона увеличивают её доступность для тепловодных хищных рыб и рыбоядных птиц.

Библиографические ссылки

Красная книга Российской Федерации (животные). М.: Астрель, 2001. 862 с.

Малинин Л. К., Линник В. Д. Плотность и пространственное распределение массовых видов рыб в оз. Плещеево // Труды ИБВВ АН СССР / Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983. Вып. 51 (54). С. 125-159.

Поддубный А. Г., Малинин Л. К. Миграции рыб во внутренних водоемах. М.: Агропромиздат, 1988. 224 с.

Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.

УДК 574.583:574.9+574.523

А. С. Гордеева¹, П. Дальпададо², А. В. Долгов¹

(¹Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия;

²Институт морских исследований, Берген, Норвегия)

syromolot@pinro.ru

МЕЖГОДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ РОЛИ ОСНОВНЫХ ГРУПП ЗООПЛАНКТОНА В ПИТАНИИ БАРЕНЦЕВОМОРСКОЙ МОЙВЫ В ТЕПЛЫЕ ГОДЫ

В экосистеме Баренцева моря мойва (*Mallotus villosus*) является ключевым звеном в трофической цепи, передавая энергию от первичных и вторичных продуцентов (фито- и зоопланктон) на более высокие трофические уровни (хищные рыбы, морские птицы и млекопитающие).

В питании пелагических рыб, в т. ч. мойвы, доминируют различные группы зоопланктона, в т. ч. эвфаузииды, копеподы и, в меньшей степени, щетинкочелюстные, гиперииды и птероподы (чаще *Limacina* juv.), а также очень редко личинки декапод (*Hyas* sp.). В настоящей работе рассматриваются питание баренцевоморской мойвы и роль зоопланктона в ее питании в теплые годы. Период с 2005 по 2016 г., когда температура воды в Баренцевом море превышала среднесезонный уровень, характеризуется как теплый или аномально теплый.

Данные по питанию мойвы были собраны на обширной акватории моря в ходе совместной российско-норвежской съемки в августе-сентябре 2005-2016 гг. Обработку желудков проводили по стандартной методике. Идентификация объектов питания проводилась до минимально возможного таксона, рассчитывалась их доля по массе. Интенсивность питания мойвы определяли по индексу наполнения желудков (ИН) в промилле (‰). Длина мойвы, у которой было исследовано питание, составляла от 6,5 до 19,5 см. Для анализа изменений состава пищи разноразмерной мойвы было принято, что мойва длиной менее 14,0 см является неполовозрелой, а более крупные особи – половозрелые.

В питании мойвы в летне-осенний период 2006-2015 гг. доминировали два таксона – копеподы и эвфаузииды (рисунки 1, 2), причем копеподы составляют основу питания (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* и *Metridia longa*, реже *Pseudocalanus* sp.) – 50 % по массе у мелких (до 14 см) особей, а более крупная мойва питается преимущественно эвфаузиидами (в основном, *Thysanoessa inermis*, *Meganctiphanes norvegica*) – до 51 % по массе (рисунок 1). С 2013 г. изменился видовой состав пищи мойвы, и в ее питании стали доминировать более мелкие зоопланктонные организмы (*Themisto abyssorum*, *Pseudocalanus* sp., *Oikopleura* sp. и т. п.) у всех размерных групп.

Запас мойвы в 2008-2013 гг. был высоким (более 3 млн т), однако в 2014 г. резко снизился и в 2016 г. составлял всего около 300 тыс. т. Это сопровождалось активной миграцией мойвы в северные районы моря (севернее 80° с.ш.), свободные ото льда в связи с потеплением Баренцева моря. Однако с 2014 г. северная граница распределения нагульных скоплений мойвы стала смещаться на юг, что, вероятно, было обусловлено снижением ее запаса. Эвфаузииды доминировали в питании мойвы в южных районах моря, а также у архипелага Шпицберген, в районах воздействия теплых атлантических вод. В центральных районах основу ее питания составляли копеподы, в ряде случаев и другие таксоны. Хищничество мойвы, вероятно, обусловило низкие биомассы мезопланктона в центральных районах Баренцева моря (<2 г/м² сухого вещества), в то время как средняя биомасса зоопланктона в эти года изменялась от 6 до 9 г/м² сухого вещества.

Таким образом, условия откорма мойвы в 2006-2011 гг. и 2015 г. можно охарактеризовать как благоприятные, что обусловило высокие темп роста и биомассу общего запаса мойвы. Ухудшение условий ее откорма в 2012-2014 гг. привело к снижению темпа роста и общего запаса мойвы.

Интенсивность питания мойвы после стабильно высокого уровня в 2006-2011 гг. резко снизилась и в 2012-2014 гг. была в 1,5-2,0 раза ниже уровня предшествующих лет (рисунок 2). Это сопровождалось снижением уровня потребления эвфаузиид и копепод, что привело к резкому снижению средней массы мойвы в возрасте 2-4 года (рисунок 3) и, соответственно снижению общего запаса мойвы. Только в 2015 г. интенсивность питания мойвы и ее рост восстановились до уровня 2006-2011 гг.

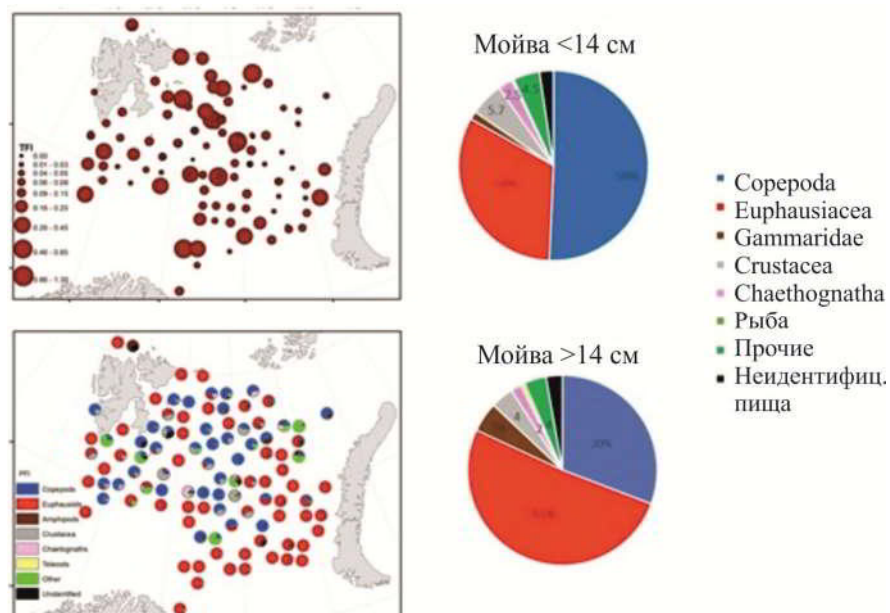


Рисунок 1 – Пространственная изменчивость интенсивности питания и состава пищи мойвы и состав пищи мелкой (<14 см) и крупной (14 см и более) мойвы в 2014-2015 гг.

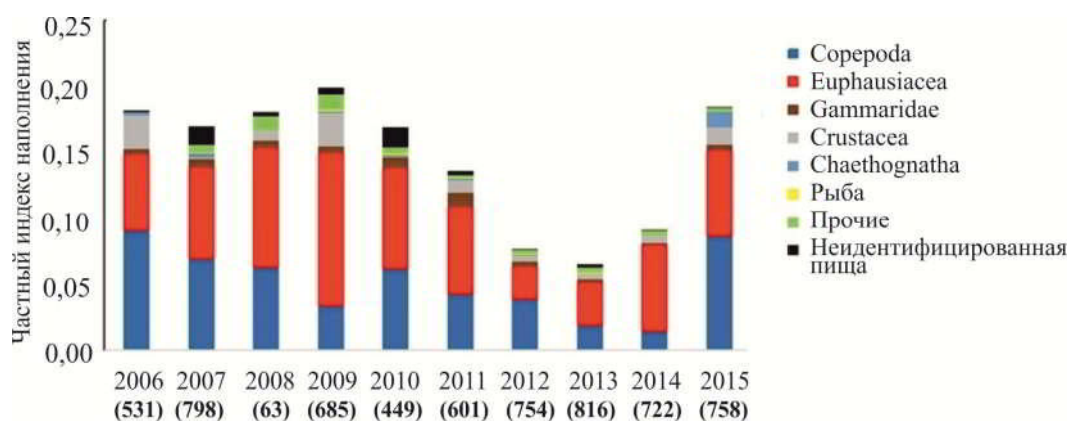


Рисунок 2 – Состав пищи и интенсивность питания мойвы в Баренцевом море в августе-сентябре 2006-2015 гг.

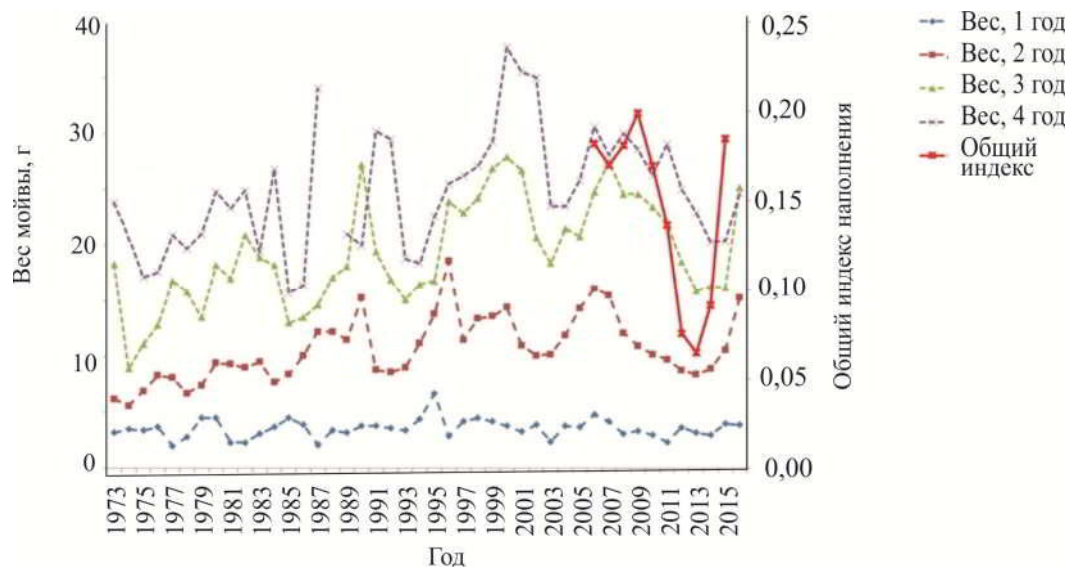


Рисунок 3 – Средняя масса мойвы различного возраста и степень наполнения желудка мойвы в 1973-2016 гг.

Таким образом, условия откорма мойвы в 2006-2011 гг. и 2015 г. можно охарактеризовать как благоприятные, что обусловило высокие темп роста и биомассу общего запаса мойвы. Ухудшение условий ее откорма в 2012-2014 гг. привело к снижению темпа роста и общего запаса мойвы.

УДК 574.583:574.623

О. Г. Горохова, Т. Д. Зинченко, Э. В. Абросимова
(Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия)
o.gorokhova@yandex.ru, zinchenko.tdz@yandex.ru

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ДИНАМИКИ АЛЬГОЦЕНОЗОВ РАВНИННЫХ РЕК БАСЕЙНА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (НА ПРИМЕРЕ РЕКИ УСА И ЕЁ ПРИТОКОВ)

Рациональное использование ресурсов малых рек Волжского бассейна и их охрана требуют проведения экологического мониторинга, особое место в котором занимает оценка состояния альгоценозов. В июле 2017 г. исследованы особенности формирования и изменения таксономических и структурных показателей сообществ летнего фитопланктона р. Уса, правобережного притока Волги (Самарская область) и ее притоков (реки Муранка, Теренгулька, Тишерек). Река Уса берёт начало на Волжско-Свияжском водоразделе недалеко от пос. Гремячий (53°26'32.2" с.ш., 48°09'26.5" в.д.) и впадает в Усинский залив Куйбышевского водохранилища. Длина реки – 76 км, водосборная площадь – 2240 км², максимальная глубина – 3 м, скорость течения – 0,2-0,7 м/с. На участке нижнего течения р. Уса наблюдается трансформация гидроморфологических параметров водотока под влиянием подпора водами водохранилища. В Усинский залив впадают реки Муранка и Тишерек. По химическому составу вода рек относится к гидрокарбонатному классу группы кальция; минерализация до 535 мг/л, величина рН близка к 7. Антропогенное воздействие на водотоки заключается в хозяйственной деятельности на водосборе (около 30 населенных пунктов). Содержание основных биогенных элементов в реках соответствует мезо- и эвтрофному состоянию: концентрация N_{мин} – 0,6-2,3 мг/дм³; P_{мин} – 0,4-1,8 мг/дм³. Река Уса выделяется более высоким содержанием фосфора в верхнем и среднем течении (2,6-3,6 мг/дм³). Изменения концентрации биогенов по длине рек связаны с естественными и антропогенными факторами формирования стока на разных участках.

В альгофлоре планктона зарегистрировано 184 таксона водорослей рангом ниже рода из 7 отделов с преобладанием в реках Bacillariophyta (43-57 % состава) и Chlorophyta (23-47 %); в Усинском заливе – Chlorophyta (47 %), Bacillariophyta (18 %) и Cyanoprokaryota (16 %). В эколого-географическом отношении фитопланктон состоит из широко распространенных пресноводных форм водорослей, индифферентов и алкалифилов по отношению к рН воды. К планктонным относится 57 % видов, значимую роль играют представители бентоса и обрастаний (24 и 10 %). Характерно увеличение разнообразия планктонных видов вниз по течению и уменьшение бентосных и эпифитных форм. В Усинском заливе доля планктеров в составе альгофлоры достигает 80 % по сравнению с 40-55 % в нижнем течение рек. Частота встречаемости видов в альгоценозах низкая: доля видов отмеченных лишь на одной станции составляет 68-82 %. Более чем в 30 % проб отмечены диатомовые: *Melosira varians* Ag., *Fragilaria capucina* Desm., *Navicula lanceolata* Ehr., *Nitzschia linearis* W. Sm., *Cocconeis placentula* Ehr., *Synedra ulna* (Nitz.) Ehr., а также *Chlamydomonas monadina* (Ehr.) Stein. (Chlorophyta). В Усинском заливе повсеместны цианопрокариоты: *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs., *Anabaena planctonica* Brunn., *A. flos-aquae* Bréb. и диатомовые водоросли – *Aulacoseira granulata* (Ehr.) Sim., *A. subarctica* (O. M.) Haworth. Все эти виды распространены в мезотрофно-эвтрофных водотоках и нередко доминируют в планктоне рек Волжского бассейна [Охупкин, 2000]. Сравнение полных списков видов р. Уса и её притоков также показало

ло невысокую степень сходства их альгофлор на уровне 15-33 % с наибольшим отличием флоры водорослей Усинского залива. Состав доминирующих форм между двумя соседними участками реки нередко имеет сходство менее 10-15 %.

Численность водорослей в планктоне рек определяли Bacillariophyta и Chlorophyta, в устьевых участках также и Cyanoprokaryota, тогда как по биомассе преобладали в основном Bacillariophyta. Для участков рек ниже населенных пунктов характерно увеличение биомассы фитофлагеллят, что является реакцией на органическое загрязнение. Диапазон численности в альгоценозах рек составил 0,02-5,2 млн кл./л, биомассы – 0,01-1,8 мг/л; содержание хлорофилла «а» – 0,01-3,1 мкг/л. В Усинском заливе ведущую роль в планктоне играют Cyanoprokaryota, что при изменении динамики водных масс в зоне экотона определило увеличение численности (6,1-14,8 млн кл./л), биомассы (2,0-5,9 мг/л) и хлорофилла «а» (2,0-4,9 мкг/л). Несмотря на высокое содержание биогенных веществ, уровень биомассы и концентрации хлорофилла «а», отражающие трофическое состояние водного объекта, в исследованных водотоках невелики. В верховьях и среднем течение рек их величины соответствуют олиготрофии, в устьевых участках – олиго-мезотрофии, в заливе – в основном мезотрофии. Для Усинского залива по нашим данным характерен более высокий уровень развития фитопланктона, сопровождаемый «цветением» воды в июле-сентябре [Горохова, 2016]. В 2017 г. позднее наступление массового развития водорослей в планктоне залива связано с изменением уровня режима Куйбышевского водохранилища.

Анализ зависимости показателей фитопланктона от абиотических факторов не выявил связи с содержанием биогенных веществ, что отражает действие на ряде участков рек таких ограничивающих факторов как: низкая освещенность русла под пологом леса, повышенное содержание взвешенных веществ, скорости течения более 0,2-0,3 м/с. В то же время, наблюдать отклик фитопланктона на изменение содержания биогенов в целом позволяет сравнение данных разных лет наблюдений. Так, в июле 2015 г. был проведен сбор проб в верхнем и среднем течении р. Уса. Содержание $N_{мин}$ и $P_{мин}$ на этом участке по сравнению с 2017 г. было ниже почти в 2 раза. Сравнение показателей обилия фитопланктона показало рост их величин при повышении биогенной нагрузки: численности в 2 раза, биомассы в 3. Для рек волжского бассейна показано влияние на продуктивность и биомассу альгоценозов не только трофического фактора, но и морфометрических характеристик и гидрологического режима водотока [Охапкин, 2000]. Для планктона исследованных нами рек получена достоверная отрицательная корреляция между скоростью течения и такими показателями как: концентрация хлорофилла «а», удельное число видов, биомасса и численность (соответственно $r=-0,68$; $r=-0,64$; $r=-0,61$; $r=-0,59$; $P \leq 0,05$), что подтверждает существенную роль гидрологических факторов для формирования их альгоценозов. В условиях высокого содержания основных биогенных элементов в воде р. Уса и притоках, факторами, влияющими на распределение, характер и степень развития фитопланктона являются гидрологические – скорость течения, прозрачность, температура.

В реках отмечены продольные изменения состава и структуры альгоценозов планктона. Для верхнего течения характерно крайне низкое количество и почти исключительно диатомовый состав водорослей. Преобладают диатомовые класса Pennatophyceae: *S. ulna*, виды родов *Fragilaria*, *Navicula*, *Nitzschia*, а также бентосно-планктонный вид *M. varians*, на некоторых участках единичные виды обрастаний, выносимые в планктон (*Cymbella*, *Achnanthes*).

В среднем течение рек увеличивается численность обитателей обрастаний погруженной водной растительности, которая в верховьях рек менее развита. В то же время особенностью среднего течения является постепенное изменение соотношения прикрепленных и планктонных форм водорослей: в толще воды количественно начинают преобладать меропланктонные виды: *M. varians*, *F. capucina* et var., *F. brevistriata* Grun., *F. pinnata* Ehr., а также *A. granulata* et mt., *A. subarctica*. Для среднего течения рек характерно гораздо большее биотопическое разнообразие, что обуславливает ценоотические различия фитопланктона каждой из станций. Например, исключительно беден планктон на участках рек с глинистым типом

грунта и высокой мутностью воды, с низкой освещенностью, скоростями течения – более 0,1 м/с. Обогащению состава планктона видами обрастаний способствует развитие водной растительности. Наличие менее размываемых каменистых и песчаных грунтов, независимо от скорости течения, приводит к увеличению прозрачности и развитию макрофитобентоса, из нитчатых и слоевищных форм родов *Cladophora*, *Monostroma* (Chlorophyta), *Vaucheria* (Xanthophyta), на них, в свою очередь, развиваются диатомовые обрастания разнообразного состава, представители которых поступают в планктон. В местах с замедленным течением или после населенных пунктов отмечено увеличение разнообразия и количества миксотрофных фитофлагеллят – показателей органического загрязнения из Chlorophyta (порядков Volvocales, Chlamydomonadales), а также Cryptophyta и Euglenophyta. Специфика состава фитопланктона нижнего течения рек во многом определяется гидрологическими характеристиками и типом устья. В целом, низовья всех рек отличаются заметным увеличением разнообразия и количества водорослей, при этом бентосные и эпифитные виды уже не образуют в планктоне заметной численности или совсем выпадают, а типично планктонные формы определяют облик альгоценозов. Это связано с уменьшением скоростей течения, увеличением глубин, а также и влиянием подпора, приносящим в реки виды, свойственные Усинскому заливу. Например, в планктоне нижнего участка р. Муранка хорошо выражено усиление ценотической роли водорослей Усинского залива: цианопрокариот *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et. Kom, *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, при почти полном их отсутствии на вышерасположенных участках, а также планктонных зеленых водорослей порядка Chlorococcales. Особенностью нижнего течения рек, имеющих подпор, является, кроме того, наличие вертикального распределения водорослей в планктоне, чему способствуют низкие скорости течения или его отсутствие. Исключением является р. Теренгулька, имеющая принципиально иной тип устья – впадает в р. Уса много выше Усинского залива и не имеет подпора. Планктон её нижнего и устьевого участка сходен с таковым самой Усы, или, например, реки Тишерек в их среднем течении. Особенностью низовьев рек, в отличие от вышележащих участков с неустановившимся составом доминантов диатомовых класса Pennatophyceae, является и то, что большее ценотическое значение в планктоне начинают приобретать диатомовые класса Centrophyceae (родов Aulacoseira, Stephanodiscus, Cyclotella), а также зеленые водоросли порядка Chlorococcales, а не фитофлагелляты этого отдела. Все эти структурные особенности альгоценозов нижнего течения исследованных рек, в целом аналогичны чертам сформировавшегося потамопланктона многих равнинных водотоков волжского бассейна [Охапкин, 2000].

Индекс Шеннона изменялся в альгоценозах рек в диапазоне 0,5-2,7 бит/экз., в Усинском заливе – 1,8-2,5 бит/экз. Для участков верхнего течения, где сообщества потамопланктона не сформированы, характерно низкое удельное число видов (2-7) и минимальные значения индекса (0,5-0,9). На участках среднего и нижнего течения рост величин индекса отражает усложнение структуры сообществ водорослей, а изменения в основном соответствуют изменениям экологических условий водотока. Например, наиболее высокое видовое разнообразие (более 2,5-2,7 бит/экз.) наблюдаются в альгоценозах в зоне смешения вод р. Уса и Усинского залива водохранилища вблизи устьев рек Муранка и Тишерек в зоне подпора. Здесь происходит формирование экотонных сообществ с более высоким видовым богатством (удельное число видов – 36 и 18-24 соответственно), разнообразием и показателями обилия. Кроме того, усложнение структуры сообществ характерно для участков рек после населенных пунктов, что связано с увеличением разнообразия сапробных видов.

Таким образом, экологическая неоднородность водотока обуславливает значительную динамику таксономического состава и количественной структуры планктонных сообществ, о чем свидетельствуют низкая частота встречаемости видов, слабая флористическая общность и различия состава доминирующих видов соседних участков рек. При гетерогенном распределении количественных показателей по длине реки, в целом наблюдается увеличение видового разнообразия, численности, биомассы и концентрации хлорофилла «а» от истока к устью. В условиях подпора выражен экотонный эффект. В эвтрофных условиях сравнение

межгодовых количественных показателей фитопланктона отражает его реакцию на изменение содержания биогенов, тогда как единовременная оценка не показывает выраженной связи трофического фактора с уровнем биомассы и концентрацией хлорофилла «а».

Библиографические ссылки

Горохова О. Г. Состав и структура сообществ фитопланктона Усинского залива Куйбышевского водохранилища в период «цветения» воды // Известия СамНЦ РАН. 2016. Т. 18, № 5-1. С. 122-130.

Охапкин А. Г. Динамика видовой структуры потамофитопланктона в водотоках разного типа // Биология внутр. вод. 2000. № 1. С. 53-61.

УДК 591.524.12

О. Г. Грабко, В. В. Лидванов

*(Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия)
ksana-glushko@yandex.ru, slavalidvanov@mail.ru*

СОСТАВ, СТРУКТУРА И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕЗОЗООПЛАНКТОНА В ВОДАХ ЮЖНОЙ ЧАСТИ ЭКОСИСТЕМЫ КАНАРСКОГО АПВЕЛЛИНГА

Исследования зоопланктона южной части экосистемы Канарского апвеллинга от 10 до 21° с.ш. освещены в ряде работ. Однако, наиболее полно изучена прибрежная зона от 16 до 21° с.ш. Видовой состав и распространение некоторых видов зоопланктона частично описаны [Жигалова, 1976, 2002; Глушко, Лидванов, 2013; Хромов, 1960, 1973; Павлов, 1968; Гордеева, Шмелева, 1971, 1974], но главным образом в работах Вивса и Карола [Vives, 1982; Carola, 1994]. Отрывочные данные о фауне веслоногих южнее 15° с.ш. имеются лишь в нескольких статьях [Хлыстова, Кейта, 1988], и работах, посвященных морфологии и пространственному распределению отдельных видов, массово встречающихся в этих водах [Андронов, 1977, 2002].

В настоящей работе хотелось бы наиболее полно охарактеризовать фауну мезозoopланктона трех близлежащих прибрежных акваторий: Мавритании, Сенегала, Гвинеи-Бисау, составляющих южную часть экосистемы Канарского апвеллинга, установить возможные причины сходства и различия в планктонных сообществах трех районов в связи с разнородными гидрологическими условиями, проанализировать пространственное распределение некоторых наиболее «показательных», важных по нашему мнению видов веслоногих ракообразных с различными зоогеографическими характеристиками в пределах исследуемой акватории с целью определить особенности их видовых ареалов и биотопическую приуроченность к водам различного генезиса.

Материалом для исследования послужили 76 проб мезозoopланктона, собранных в ходе комплексной тралово-акустической и гидробиологической съемки, выполненной в рейсе № 59 СТМ «АТЛАНТИДА» в период с 28.11.2012 г. по 10.01.2013 г. в водах ИЭЗ Мавритании, Сенегала и Гвинеи-Бисау.

Сбор проб проведен по стандартной сетке станций, расположенных на параллельных широтно-ориентированных разрезах над глубинами 20-1000 м и отстоящих друг от друга на расстоянии около 15 миль. На каждом разрезе выполнено от одной до трёх станций, таким образом, чтобы обеспечить максимальный охват акватории исследования.

Орудие сбора – сеть «Бонго-20» с площадью входного отверстия 0,03 м², фильтрующее сито из капронового газа с размером ячеек 168 мкм. Пробы собраны в светлое время суток путем ступенчато-косо́го траления (по 2-3 минуты на каждом горизонте) в поверхностном слое 0-100 м или 0 м-дно на ходу судна в соответствии с методическим руководством [Носков, 1983].

Камеральная обработка проб проведена по стандартной методике [Инструкция по количественной обработке ..., 1982]. При обработке основное внимание было уделено веслоногим и ветвистоусым ракообразным, представителей которых по возможности идентифицировали до вида. Мери- и голопланктонные организмы других систематических групп, определяли, как правило, до таксонов более высокого ранга, чем вид.

Таксономический статус видов приведен в соответствие с Integrated Taxonomic Information System (ITIS) [<http://www.itis.gov/>], которая отражает современный уровень систематики копепод.

В зависимости от частоты встречаемости конкретных видов мы подразделили их на константные – частота встречаемости более 50 %, второстепенные – обнаруженные на 30-50 % станций, редкие – встречены на 10-30 % станций и случайные виды – менее 10 %.

Изменчивость биотопической структуры мезозoopланктона оценена по распределению трех экологических групп копепод – неритической, неритическо-океанической и океанической. Принадлежность каждого вида копепод к той или иной группе определена на основе классификации Ф. Вивса [Vives, 1982]. По батиметрической приуроченности копеподы разделены на поверхностные и интерзональные в соответствии с классификацией М. Е. Виноградова и данными батиметрического распределения видов Ф. Вивса [Виноградов, 1968; Vives, 1982].

Для оценки биогеографического статуса неритических копепод использована схема зоогеографического районирования шельфа, предложенная Несисом [Несис, 1982]. Оценка статуса океанических и нерито-океанических копепод проведена согласно работе Беклемишева [Беклемишев, 1969].

После камеральной обработки проб мезозoopланктона, собранных у побережья Мавритании, Сенегала и Гвинеи-Бисау в поверхностном слое 0-100 м (0-дно) в ноябре-январе 2012/13 г., и последующего их анализа мы составили список из 200 видов/таксонов, относящихся к следующим группам: Chaetognatha, Ostracoda, Copepoda, Larvae и Ova Pisces, Tunicata (Appendicularia, Doliolidae, Salpidae), Decapoda, Amphipoda, Polychaeta, Mollusca (Bivalvia, Gastropoda, Cephalopoda, Pteropoda), Cirripedia, Euphausiacea, Siphonophorae, Ctenophora, Hydromedusae, Echinodermata, Amphipoda, Lophogastrida, Branchiostomatidae, Stomatopoda, Cumacea.

Среди ветвистоусых ракообразных выявлено три вида: *Penilia avirostris*, *Pseudevadne tergestina*, *Evadne spinifera*. Среди веслоногих идентифицированы 134 вида и представители 23 родов, которые не удалось определить до вида в связи с еще несформировавшимися отличительными морфологическими признаками ввиду неполовозрелости встреченных особей. Все обнаруженные таксоны зоопланктона характерны и типичны для исследуемой акватории, а обнаруженные нами веслоногие указаны в списках видов Разульса и Вивса.

По данным С. Разульса [Razouls et al., 2005-2018] рассматриваемая акватория Западно-Центральной Африки (10-21° с.ш.) находится на границе двух зон: Марокканско-Мавританской, где встречаются 755 видов веслоногих ракообразных, и Анголо-Либерийской, для которой отмечены не менее 365 видов веслоногих. Такие различия наших результатов (200 видов/таксонов) и литературных данных обусловлены, прежде всего, меньшей площадью исследования и тем, что наши сборы проведены только в поверхностных слоях.

Среди крупных таксонов к константным, т. е. встреченным более чем на 50 % исследуемой акватории, по частоте встречаемости были отнесены щетинкочелюстные, остракоды, личинки и икринки рыб, аппендикулярии, луцифериды, личинки декапод, гиперииды, полихеты и двусторчатые моллюски.

Среди веслоногих ракообразных константными оказались 22 вида/таксона (таблица). Эти организмы формировали фаунистический фон района.

В группу второстепенных вошли 17 видов веслоногих и два вида ветвистоусых ракообразных (*Penilia avirostris* и *Pseudevadne tergestina*), частоты встречаемости которых по районам исследований достигали немалых величин и составляли 46,1 % и 38,2 % соответственно. Вышеупомянутые ветвистоусые концентрировались, главным образом, в неритической зоне, что типично для прибрежных районов.

Группа случайных насчитывала 34 вида/таксона. Распределение редких, имеющих подавляющее большинство (84 вида/таксона), носило пятнистый характер.

Таблица – Частота встречаемости (F, %) константных видов веслоногих ракообразных в водах южной части экосистемы Канарского апвеллинга осенью-зимой 2012/13 г.

№	Вид	F, %
1	<i>Paracalanus indicus</i> Wolfenden, 1905	98,7
2	<i>Temora stylifera</i> (Dana, 1849)	93,4
3	<i>Oithona plumifera</i> Baird, 1843	89,5
4	<i>Oncaea media</i> Giesbrecht, 1891	82,9
5	<i>Nauplia Eucalanus</i>	77,6
6	<i>Subeucalanus pileatus</i> (Giesbrecht, 1888)	75,0
7	<i>Temora turbinata</i> (Dana, 1849)	75,0
8	<i>Corycaeus giesbrechti</i> F. Dahl, 1894	73,7
9	<i>Eucalanus monachus</i> Giesbrecht, 1888	73,7
10	<i>Euchaeta marina</i> (Prestandrea, 1833)	72,4
11	<i>Oncaea curta</i> G. O. Sars, 1916	68,4
12	<i>Nannocalanus minor</i> (Claus, 1863)	67,1
13	<i>Clausocalanus jobei</i> Frost and Fleminger, 1968	65,8
14	<i>Oithona similis</i> Claus, 1866	65,8
15	<i>Calanoides carinatus</i> (Krøyer, 1849)	63,2
16	<i>Clausocalanus furcatus</i> (Brady, 1883)	63,2
17	<i>Centropages chierchiae</i> Giesbrecht, 1889	61,8
18	<i>Acartia danae</i> Giesbrecht, 1889	59,2
19	<i>Oncaea mediterranea</i> (Claus, 1863)	57,9
20	<i>Pareucalanus attenuatus</i> (Dana, 1849)	55,3
21	<i>Farranula gracilis</i> (Dana, 1849)	52,6
22	<i>Ctenocalanus vanus</i> Giesbrecht, 1888	51,3

Основу фаунистического списка веслоногих формировали неритические (45,70 %) и нерито-океанические копеподы (35,57 %). Относительная численность океанических веслоногих была несколько ниже и составила 21,73 %.

Вертикальная структура веслоногих ракообразных характеризовалась доминированием поверхностных видов (76,34 %), также были обнаружены и интерзональные виды, доля которых в среднем по исследуемой акватории составила 23,66 %.

Идентифицированные веслоногие представлены большей частью широкоэкваториальными видами 79,45 %, однако следует также упомянуть о немалой роли южноцентральных видов веслоногих (12,19 %), к которым отнесены *Calanoides carinatus*, *Temora turbinata*, *Pseudodiaptomus serricaudatus*, *Undinula vulgaris*, *Acrocalanus gracilis*, распределение которых на исследуемой акватории требуют тщательного анализа. Виды с североцентральной зоогеографической ареалом составили 6,64 %, космополиты 1,53 %, тропические восточно-атлантические – лишь 0,13 %, доля видов с сомнительным ареалом составила 0,06 %.

Количественные показатели развития мезозoopланктона распределены по акватории неравномерно. Средние значения численности и биомассы мезозoopланктона составляли 11315 экз./м³ и 721,3 мг/м³ соответственно. Зоны повышенных значений численности (свыше 20 тыс. экз./м³) и биомассы (более 1,5 тыс. мг/м³) совпадали и размещались у м. Зеленый и в водах шельфа Гвинеи-Бисау, распределенных материковым стоком.

В результате кластерного анализа данных численности мезозoopланктона на юге экосистемы Канарского апвеллинга выявлено три сообщества мезозoopланктона: первое – занимает северное положение и биотопически связано с водами Северной атлантической центральной водной массы, второе – сообщество шельфовых распределенных материковым стоком вод, тянется вдоль всего побережья от 17° с.ш. на юг, и третье сообщество, приуроченное к водам Южной атлантической центральной водной массы и смешанным водам прибрежной фронтальной зоны.

Библиографические ссылки

- Андронов В. Н. *Paracalanus tropicus* sp. n. (Copepoda, Paracalanidae) из Юго-Восточной Атлантики // Зоологический журн. 1977. Т. 56, № 1. С. 154-156.
- Андронов В. Н. Особенности состава и распределения планктона (преимущественно Calanoida) у побережья Намибии: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. М., 1975. 171 с.
- Андронов В. Н. Веслоногие рачки родов *Diaixis* Sars, 1902, *Parundinella* Fleminger, 1957, *Undinella* Sars, 1900 и *Tharybis* Sars, 1902 (Copepoda: Calanoida) // Arthropoda Selecta. 2003. Т. 11, № 1. С. 1-80.
- Беклемишев К. В. Экология и биогеография пелагиали. М: Наука, 1969. 291 с.
- Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.
- Глушко О. Г., Лидванов В. В. Веслоногие ракообразные (Crustacea, Calanoida) атлантических вод побережья Мавритании // Известия КГТУ, 2013. № 28. С. 26-35.
- Гордеева К. Т., Шмелева А. А. Зоопланктон тропической Атлантики // Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики / Под ред. В. Н. Грезе. Киев: Наукова думка, 1971. С. 162-214.
- Гордеева К. Т., Шмелева А. А. Пелагические копеподы тропической Атлантики и особенности распределения их массовых видов // Сб. науч. трудов Всерос. Гидробиол. общества / Видовой состав и распределение океанического планктона. Т. 20. М.: Наука, 1974. С. 109-143.
- Жигалова Н. Н. Межгодовая изменчивость зоопланктона у побережья Мавритании в летний период 1998-2000 годов // Труды АтлантНИРО. Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2000-2001 годах. Т. 1. Атлантический океан и Юго-Восточная часть Тихого океана. Калининград: АтлантНИРО, 2002. С. 85-94.
- Жигалова Н. Н. Предварительные данные о составе и распределении некоторых компонентов зоопланктона в Центрально-Восточной Атлантике // Труды АтлантНИРО. Биологические исследования в Атлантическом океане и Балтийском море. Калининград: АтлантНИРО, 1976. Вып. LX. С. 124-129.
- Инструкция по количественной обработке морского сетного планктона / Под ред. Е. П. Каредина. Владивосток: ТИНРО, 1982. С. 29.
- Несис К. Н. Зоогеография Мирового океана: сравнение зональности пелагиали и регионального членения шельфа // Морская биогеография. М: Наука, 1982. С. 114-134.
- Носков А. С., Виноградов В. И., Романченко А. Н. Методические указания по сбору проб зоо-, ихтиопланктона планктоносорщиком «Бонго» и их обработке. Калининград: АтлантНИРО, 1983. 36 с.
- Павлов В. Я. О распределении планктона в районе м. Кап-Блан // Океанология. 1968. Вып. 3. Т. VIII. С. 479-486.
- Хлыстова Л. М., Кейта А. Зоопланктон (состав и распределение) // Тропическая Атлантика. Регион Гвинеи / Под ред. В. Н. Еремеева. Киев: Наукова думка, 1988. С. 257-274.
- Хромов Н. С. Качественный состав планктона в районе Зеленого мыса в летне-осеннее время / Сб. научных работ молодых специалистов. М.: Рыбное хозяйство, 1960. С. 29-33.
- Хромов Н. С. Особенности распределения некоторых массовых видов копепод в зонах соприкосновения с берегами северного субтропического круговорота вод Атлантического океана // Бонитет Мирового океана. 1973. С. 81-112.
- Carola M. Checklist of the marine planktonic copepoda of southern africa and their world-wide geographic distribution // South African J. of Marine Sci. 1994. № 14. P. 225-253.
- Razouls C., de Bovée F., Kouwenberg J., Desreumaux N. Diversity and Geographic Distribution of Marine Planktonic Copepods. 2005-2018. URL: <http://copepodes.obs-banyuls.fr/en> (Accessed March 30, 2018).
- Vives F. Sur les copépodes de la région CINECA (Parties nord et centrale) // Rapp. P.-V. Réunion. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 1982. Vol. 180. P. 289-296.

ВЛИЯНИЕ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *OITHONA DAVISAE* НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВА КОПЕПОД СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

На базе многолетних регулярных наблюдений зоопланктона Севастопольской бухты, выполненных с 2003 по 2014 г., проанализированы сезонные и межгодовые изменения численности и структуры сообщества копепоид. Показано, что в этот период наибольшее влияние на сообщество оказал вселенец *Oithona davisae*. В октябре 2005 г. в Севастопольской бухте были обнаружены несколько экземпляров этого вида [Gubanova, Altukhov, 2007; Temnykh, Nishida, 2012]. В последующие годы произошло быстрое развитие популяции вселенца [Altukhov et al., 2014]. Его среднегодовая численность возрастала примерно в 1,5 раза ежегодно до 2010 г., когда была отмечена максимальная среднегодовая численность *O. davisae* за период наблюдений (17236 ± 5400 экз./м³). В 2011-2014 гг. резких изменений численности не происходило, она стабилизировалась на уровне 2009 г. Широкое пространственное распространение вселенца в прибрежных районах Черного моря также происходило с 2009 г. [Mihneva, Stefanova, 2013; Altukhov et al., 2014].

Инвазия нового вида копепоид *O. davisae* привела к трансформации видовой структуры копепоид Севастопольской бухты. До интродукции *O. davisae* (2003-2005 гг.) доминировали виды рода *Acartia*, которые составляли около 80 % среднегодовой численности копепоид. В 2006 г. их вклад резко сократился до 34 %, а доминирующим видом стала *O. davisae*. Степень ее доминирования в разные годы варьировал от 40 % до 77 %. В 2006-2008 гг. ойтона преобладала по численности только в сентябре-октябре, а с 2009 г. – всю вторую половину года, начиная с июня. При этом в периоды пиков численности степень доминирования этого вида превышала 90 %. Из других видов копепоид в 2006-2008 гг. с января по март и в ноябре-декабре заметный вклад вносил *Paracalanus parvus*, а в апреле-августе *A. clausi* + *A. tonsa*. В 2009-2014 гг. в периоды массового развития популяции вселенца доля этих видов сократилась, но оставалась заметной в январе-мае и ноябре-декабре. Заметных изменений численности большинства аборигенных видов копепоид Севастопольской бухты после интродукции *O. davisae* не произошло. Исключение составила популяция *A. tonsa*, которая является более ранним вселенцем в Черном море (рисунок 1) [Gubanova, 2000].

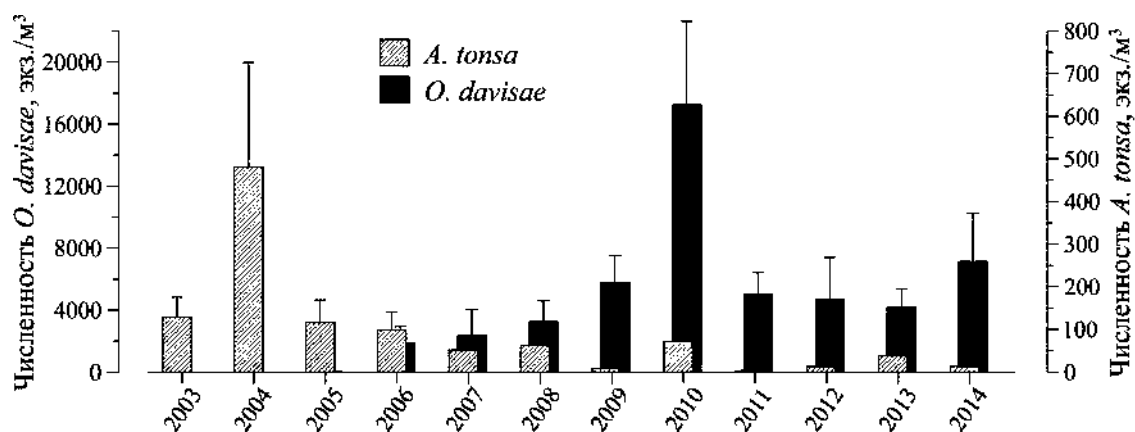


Рисунок 1 – Изменения среднегодовой численности
 (среднее $\pm$ SE) *O. davisae* и *A. tonsa*

Наиболее высокая численность этого вида наблюдалась до интродукции *O. davisae* в 2003-2005 гг. (116-480 экз./м³). С 2006 г. численность *A. tonsa* стала снижаться, составляя в 2006-2008 гг. 52-99 экз./м³, а в 2009-2014 гг. их стало еще меньше: 3-38 экз./м³. Соответственно сократился и вклад *A. tonsa* в общую численность копепод: в 2003-2005 гг. он составлял 5-19 %, в 2006-2008 гг. 1-2 %, а в 2009-2014 гг. – меньше 1 %.

Существенное и статистически значимое снижение обилия *A. tonsa*, выявленное в разные фазы инвазии популяции *O. davisae*, могут свидетельствовать о наличии конкурентных отношений между этими видами. Рассматриваются особенности биологии двух видов. Показано, что *O. davisae* имеет конкурентные преимущества по сравнению с *A. tonsa*, которые способствовали быстрому расселению ойтены в Черном море и акклиматизации в новой для нее акватории.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7).

Библиографические ссылки

Altukhov D., Gubanova A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. № 35. P. 28-34.

Belmonte G., Mazzocchi M. G., Prusova, I. Yu., Shadrin N. V. *Acartia tonsa*: a species new for the Black Sea fauna // Hydrobiologiya. 1994. № 292/293. P. 9-15.

Gubanova A. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? // Mediterranean Marine Sci. 2000. № 1 (1) P. 105-109.

Gubanova A., Altukhov D. Establishment of *Oithona brevicornis* Giesbrecht, 1892 (Copepoda: Cyclopoida) in the Black Sea // Aquatic Invasions. 2007. № 2. P. 407-410.

Mihneva V., Stefanova K. The non-native copepod *Oithona davisae* (Ferrari F.D. and Orsi, 1984) in the Western Black Sea: seasonal and annual abundance variability // BioInvasions Records. 2013. № 2 (2). P. 119-124.

Temnykh A., Nishida S. New record of the planktonic copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi in the Black Sea with notes on the identity of '*Oithona brevicornis*' // Aquatic Invasions. 2012. № 7. P. 425-431.

УДК 574.583(262.81+470.67)

М. К. Гусейнов¹, А. Ш. Гасанова², К. М. Гусейнов², У. Д. Зурхаева²

¹Дажестанский государственный университет, Махачкала, Россия;

²Прикаспийский институт биологических ресурсов
Дажестанского научного центра РАН, Махачкала, Россия)

kais61@mail.ru

СОСТАВ И СТРУКТУРА ОСЕННЕГО ФИТОПЛАНКТОНА СРЕДНЕГО КАСПИЯ

Каспий – крупнейший в мире континентальный водоем, не имеющий связи с океаном, но обладающий всеми признаками морского бассейна. Характеризуется разнообразием гидрологических условий, отличается, качественной бедностью альгофлоры, что объясняется неоднократной сменой гидрологических режимов, приведших к вымиранию многих видов, не приспособленных к новым условиям. Пополнение видового состава фитопланктона не происходило в связи с изолированностью водоема [Прошкина-Лавренко, Макарова, 1968; Каспийское море: фауна ..., 1985; Каспийское море: гидрология и гидрохимия, 1986].

Материалом послужили результаты плановых мониторинговых исследований планктонных сообществ российского сектора Каспия ДНЦ РАН и ЮНЦ РАН выполненные в октябре 2015 г. с четырех станций, находящихся над глубинами 70-100 м в Центральной зоне западной части Среднего Каспия. Температура воды в исследуемый период колебалась в интервале 16,2-17,0 °С.

Фитопланктон отбирали батометром Молчанова, затем фиксировали 4 %-ным формалином или кислым раствором Люголя. Фиксированные пробы отстаивались в темноте не менее 15 сут, концентрировали осадочным методом [Абакумов, 1983; Усачев, 1961]. Подсчет количества клеток проводили в камере типа Ножотта объемом 0,1 мл, с трехкратной повторностью под световым микроскопом «Микмед-6» (увеличение $\times 400$ и $\times 200$). Биомассу водорослей рассчитывали используя формулы геометрического подобия клеток. Численность клеток выражали в млн кл./м³, обилие всего фитопланктона и отдельных видов оценивали по сырой массе в мг/м³ и г/м³.

По литературным данным в акватории Среднего Каспия после 1934 г. во все биологические сезоны доминирующее положение сохраняла диатомовая *Pseudosolenia calcar-avis*. Конкурентные взаимоотношения этого вида с *Rhizosolenia fragilissima* привели к угнетению им последнего вида, который до вселения *P. calcar-avis* являлся доминантным [Бабаев, 1965, 1967, 1968, 1970].

Переход к осеннему биологическому сезону начинается в начале сентября. Качественный состав обогащается диатомовыми и характеризуется появлением в планктоне видов родов *Chaetoceros* и *Thalassiosira*. В большом количестве вегетирует *Thalassionema nitzschioides*. При этом существенное место еще занимают виды летнего комплекса и синезеленые водоросли.

В позднеосенний период, с понижением температуры, появляется *Coscinodiscus jonesianus*, который доминирует в осеннем фитокомплексе, возрастает количество *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira caspica*, *Th. variabilis*, *Th. incerta*. В планктоне продолжает господствовать *Pseudosolenia calcar-avis* в сопровождении *Goniaulax spinifera* и *G. digitale*.

В период наших исследований в акватории Центральной зоны западной части Среднего Каспия фитопланктон был представлен мелкоклеточными видами и концентрировался в верхнем 20-метровом наиболее прогреваемом горизонте. Нами наблюдался типичный осенний фитопланктон, который характеризовался низкими качественными и количественными показателями и преобладанием комплекса диатомовых водорослей.

В планктоне вегетировало 29 видов и разновидностей планктонных микроводорослей из четырех таксонов: синезеленые, диатомовые, динофитовые и зеленые. Ведущей группой были диатомовые, что типично для осеннего фитопланктона. Они составляли 55,2 % видового разнообразия, формировали 92,3 % биомассы и 87,2 % численности фитопланктонного сообщества. Диатомовый комплекс был представлен мелкоклеточными осенними видами: *Cyclotella caspia*, *Leptocylindrus danicus*, *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus jonesianus*, *Thalassionema nitzschioides*, *Pseudo-nitzschia seriata*, микроводорослями родов *Chaetoceros*, *Nitzschia* и др.

По численности доминировали *Skeletonema costatum*, *Cyclotella caspia*, и аутакклиматизант 2001 г. азово-черноморский вселенец *Pseudo-nitzschia seriata*. Более теплолюбивые диатомеи *Rhizosolenia fragilissima* и аутакклиматизант 2001 г. *Ceralaulina pelagica* в планктоне исследуемой акватории еще входили в состав доминирующего комплекса. Благодаря своим крупным размерам, они вносили существенный вклад в формировании общей биомассы диатомового комплекса, хотя и встречались в планктоне в небольших количествах. При этом, доминант «прошлых лет» диатомея *P. calcar-avis* в планктоне не обнаружена.

Преобладание мелкоклеточных видов объясняет низкие значения биомассы диатомового комплекса в исследуемой акватории – 45,9 мг/м³.

В этот период наблюдалось затухание вегетации теплолюбивого динофитового комплекса, представленного в исследуемый период 9 видами (31 % видового разнообразия) и вносившего 7,7 и 12,8 % в общую биомассу и численность фитопланктона, соответственно. В исследуемый период количественные показатели динофитового комплекса составляли 3,8 мг/м³ и 41,7 млн. экз./м³.

В состав динофитового комплекса входили осенние виды *Prorocentrum cordatum*, *Goniaulax spinifera*, *G. digitale*. Спорадически еще встречались представители летне-осеннего динофитового комплекса – теплолюбивые *Diplopsalis lenticula* f. *lenticula* и f. *minor*, *Scrippsiella trochoideum*, *Glenodinium* sp., *Gymnodinium* sp. Доминировала мелкоклеточная кормовая *P. cordatum*.

В составе октябрьского планктона еще регистрировались представители летнего фитокомплекса – теплолюбивые синезеленые и зеленые микроводоросли. Они встречались в планктоне спорадически, их количественные показатели были менее 0,01 мг/м³ и 0,01 млн экз./м³.

Комплекс синезеленых составлял 10,3 % от видового разнообразия и был представлен тремя видами: *Oscillatoria* sp., *Phormidium* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*. Зеленые насчитывали в своем составе лишь один вид – *Planktonema lauterbornii*, ее вклад в видовое разнообразие составлял 3,5 %.

В целом, преобладание в планктоне мелкоклеточных форм привело к низким количественным показателям фитопланктонного сообщества в исследуемый период: 49,7 мг/м³ и 326,0 млн экз./м³.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (Проект № 12-04-96513-р_юг_а «Экологический мониторинг биологических сообществ бассейна российской акватории Каспия в условиях меняющегося климата, антропогенного и биологического загрязнения»).

Библиографические ссылки

Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометиздат, 1983. 239 с.

Бабаев Г. Б. К изучению распределения фитопланктона западного побережья Среднего Каспия. Материалы научно-теоретической конференции молодых ученых. Баку: Изд-во АН АзССР, 1967. С. 185-188.

Бабаев Г. Б. О фитопланктоне западной части Среднего и Южного Каспия // Гидробиологический журн. 1965. Т. 1, № 6. С. 11-19.

Бабаев Г. Б. Состав и распределение фитопланктона западной части Среднего и Южного Каспия: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1968. 32 с.

Бабаев Г. Б. Характеристика систематического состава фитопланктона западной части Среднего и Южного Каспия // Известия АН АзССР. Серия Биология. 1970. Т. 1. С. 70-72.

Каспийское море: фауна и биологическая продуктивность / Под ред. Е. А. Яблонской. М.: Наука, 1985. 290 с.

Каспийское море: гидрология и гидрохимия / Под ред. С. С. Байдина, А. Н. Косарева. М.: Наука, 1986. 261 с.

Прошкина-Лавренко А. И., Макарова И. В. Водоросли планктона Каспийского моря. Л.: Наука, 1968. 292 с.

Усачев П. И. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона. Труды ВГБО. М., 1961. Вып. 11. С. 411-415.

УДК 574.583:574.9+574.523

Н. Е. Демерецкиене

(Департамент морских исследований Агентства охраны
окружающей среды, Литва, Клайпеда)
n.demereckiene@aaa.am.lt

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ЗООПЛАНКТОНА В ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКЕ ОТ УСТЬЯ КУРШСКОГО ЗАЛИВА ДО ГОТЛАНДСКОЙ И ГДАНЬСКОЙ ВПАДИН

Балтийское море – это уникальный водоем, как большой рестуарий с поступлением огромного количества пресных вод при стекании из рек расположенных на берегах моря и ограниченным поступлением соленых вод из Северного моря через узкие Датские проливы, которые сохраняются на глубинах. Балтийское море является молодым и самым большим в мире солоноватоводным водоемом [Jacobsen, Neilsen, 1976; Смирнова, Савчук, 1983; Смирнова, Минина, 1992].

Во время многолетних исследований в районе Юго-Восточной Балтики было замечено, что соленость воды весной (мае) и летом (августе) распределяется по-разному. В мае изогалина в 7 ‰ более приближена к берегу, а в августе значительно отодвигается в сторону от открытого моря, при этом распределение водных масс с относительно одинаковой соленостью по акватории распределяется неравномерно.

По распределению изогалины в 7,7 ‰ прослеживается морская граница, достигающая расстояния до 35-40 км от устья Куршского залива [Пустельников, 1984].

При анализе температуры воды замечено, что в мае температура относительно равномерно понижалась в сторону открытого моря, от более прогретой в устье Куршского залива до прохладной в открытой Балтике. В августе температура водных масс распределялась не равномерно, береговое течение, следующее с юга на север вовлекает в общий поток выносы прогретых водных масс залива, что сказывается на значительно дальнем от берега распределении прогретых водных масс.

Тогда, как открытая часть Юго-Восточной Балтики более стабильна по показателям солености и температуры, что не может не отражаться на зоопланктоне.

Весной в юго-восточной части Балтийского моря, включая Готландскую и Гданьскую впадины, в верхнем слое от 0 до 25 м встречаются *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853), *Temora longicornis* (O. F. Müll., 1785), *Pseudocalanus elongatus* (Boeck, 1865), *Evadne nordmanni* Lovén, 1836, *Synchaeta monopus* Plate, 1889 и *Synchaeta* sp. Ehrenberg, 1832. Распространяются данные виды и на прибрежную часть моря, распределяясь в слое от 0 до 10-25 м, и устье Куршского залива до глубин 15 м. Однако *P. elongatus* и *Podon intermedius* Lilljeborg, 1853 не замечены в устье залива, а *P. elongatus* и на некоторых прибрежных станциях, тогда, как *P. intermedius* в отличие от остальных видов встречается не на всей акватории моря.

Следует отметить, что только выше перечисленные виды зоопланктона встречаются в открытой Балтике, видовой состав весной в этом районе моря представляется скудным из 5 морских и 2 солоноватоводных видов.

Однако при приближении к береговой линии видовой состав дополняется видами, среди них *Centropages hamatus* (Lilljeborg, 1853) и *Acartia tonsa* Dana, 1849, которые встречаются на станциях расположенных ближе к берегу, распределяясь в слое от 0 до 10-25 м. *Podon leuckartii* (G. O. Sars, 1862) также встречается ближе к береговой линии, распределяется в верхнем слое от 0 до 10-25 м, замечен и в устье залива до глубин 15 м. *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) и *Bosmina maritima* (P. E. Müller, 1867) встречаются не на всех станциях в море и устье залива, а *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859) – только в море, в плотную приближаясь к береговой линии. Другие виды, как *Acartia bifilosa* (Giesbrecht, 1881) и *Oithona similis* Claus, 1866 были обнаружены в море единожды. Это редко встречающиеся виды, занесенные водными массами с других районов и слоев моря.

Приближаясь к береговой линии зоопланктон становится разнообразнее и видовой состав слагается из видов, встречающихся в открытой Балтике и встречающихся в море ближе к береговой линии, таких как *A. longiremis*, *T. longicornis*, *P. elongatus*, *E. nordmanni*, *P. intermedius*, *S. monopus*, *Synchaeta* sp., *C. hamatus*, *P. parvus*, *A. tonsa*, *E. affinis*, *B. maritima*, *P. leuckartii* и *P. polyphemoides*. Однако зоопланктон в данном дополненном видовом составе, включающий морские и солоноватоводные виды встречается только на одной станции в море, тогда, как на остальных станциях, в зоопланктоне появляются пресноводные виды, обитающие в опресненных водах моря.

Весьма показательно, что по мере приближения к береговой линии в зоопланктонофауне появляются немногочисленные представители пресноводного зоопланктона, как *Keratella quadrata* (O. F. Müller, 1786), которая встречается от устья залива вплоть до удаленной от берега станции, практически по всей акватории моря распределяясь в слое от 0 до 10-25 м, а устье залива – до глубин 15 м. Виды пресноводной группы Cyclopoida, также распростра-

ются на значительные расстояния от устья залива в море распределяясь в верхнем слое. *Diaptomus gracilis* G. O. Sars встречается, как вдоль побережья, так и по акватории моря, но такая встречаемость скорее всего является случайной.

Тем не менее *K. quadrata*, *D. gracilis*, так и группа Cyclopoida являются немногочисленными представителями пресноводного зоопланктона в море. Таким образом, на небольшом участке моря на (пяти станциях) встречаются морские, солоноватоводные и немногочисленные пресноводные виды, предвещающие появление пресноводного зоопланктона в опресненных водах побережья.

Далеко от устья водными массами выносятся *Brachionus calyciflorus* Pall., 1766 и *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851). Другие виды, как *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), и *Daphnia galeata* G. O. Sars, 1864, встречающиеся на станциях, близко расположенных друг к другу и к входу в залив, и вдоль побережья. Очевидно, что залив является поставщиком пресноводных видов в море и в большей степени видов из группы Rotifera.

Пресноводный зоопланктон, как солоноватоводный и морской распространяется вдоль побережья на мелководных станциях в верхних слоях от 0 до 10-25 м.

Однако большинство пресноводных видов зоопланктона, помимо устья залива, встречается исключительно на станциях, расположенных у входа в залив, но могут быть замечены и в хаотическом разбросе на одной или двух станциях в море, что может быть отнесено к случайному выносу видов водными массами. К видам, которые распределяются от 0 до глубин 16 м на станциях расположенных у входа в залив относятся представители группы Rotifera такие, как *Ascomorpha ecaudis* Perty, 1850, *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832), *Dicranophorus grandis* (Ehrenberg, 1832), *Rotaria rotatoria* (Pall., 1766), *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Trichocerca capucina* (Wierzejski et Zacharias, 1893), *Polyarthra dolichoptera* Idelson, 1925, *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834), представители группы Cladocera, как *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), *Daphnia cucullata* G. O. Sars, 1862, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1785), *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) и группы Cyclopoida, как *Cyclops strenuus* Fischer, 1851, *Macrocyclus fuscus* (Jurine, 1820), *Mesocyclops leukarti* (Claus, 1857) и *Paracyclops fimbriatus* (Fischer, 1853). Помимо пресноводных видов большинство солоноватоводных и морских видов также встречаются на станциях у входа в залив дополняя пресноводный зоопланктон и тем самым образуя самую богатую видами зону, где встречаются виды из группы Copepoda, такие как *A. longiremis*, *A. tonsa*, *T. longicornis*, *C. hamatus*, *P. elongatus*, *P. parvus*, виды группы Cladocera, как *E. nordmanni*, *E. anonyx*, *P. leuckartii*, *P. polyphemoides*, *B. maritima*, *Cercopagis (Cercopagis) pengoi*, виды группы Rotifera, как *Keratella cruciformis* (Thompson, 1892), *S. monopus* и *Synchaeta* sp. Практически весь видовой состав Юго-Восточной Балтики и устья Куршского залива представлен на небольшой акватории моря у входа в залив.

В устье залива встречаются все пресноводные виды и такие которые не встречались в море, как *Brachionus urceus* (L., 1758), *Lecane* sp. Nitzsch, 1827 и *Polyarthra vulgaris* Carlin, 1943. Тем не менее, видовой спектр в устье залива вновь сужается, так, как некоторые солоноватоводные и морские виды, как *E. anonyx*, *C. pengoi*, *P. polyphemoides*, *A. tonsa*, *P. elongatus* и *C. hamatus* здесь не были обнаружены.

В целом, в зоопланктоне Юго-Восточной Балтики виды разных экологических групп практически не встречались обособленно друг от друга, тем не менее, морские, солоноватоводные и пресноводные виды преобладают, как качественно, так и количественно, в своих экологически комфортных условиях. На этих основаниях и было проведено относительное деление на характерные типы распределения, как с преобладанием морских видов на определенных станциях; со встречаемостью морских и солоноватоводных видов; с преобладанием морских и солоноватоводных видов и появлением нескольких пресноводных; с равноценным соотношением, как морских и солоноватоводных, так и пресноводных видов на станциях расположенных вдоль побережья; и скопление большого количества видов разной экологической принадлежности ограниченное станциями расположенными у входа в Куршский залив и его устьем.

Таким образом, весной обозначились зоны: морская, морская-солонатоводная, переходная, прибрежная и смешанная, которые летом имели иные, более раздвинутые, занимающие большие участки моря с другими преобладающими видами. Летом пресноводные и солонатоводные виды встречались значительно дальше в море, в сравнении с весной.

В целом летний зоопланктон в исследуемом районе хорошо представлен в видовом и в количественном отношении. В нем отражен весь комплекс видов юго-восточной части Балтийского моря [Лагановская, Берзиня, 1984].

Библиографические ссылки

Лагановская Р. Ю., Берзиня И. Я. Устьевое взморье Куршского залива // Изменчивость компонентов экосистемы и динамика вод / Под ред. И. Н. Давидана. Л.: Гидрометеиздат, 1984. Вып. 2. С. 146-149.

Пустельников О. С. Гидрологическая и геоморфологическая характеристика // Влияние разлива мазута на экосистему Балтийского моря. Серия Биогеохимия, геология и палеогеография Балтийского моря. Вильнюс, 1984. Т. 2. С. 16-22.

Смирнова А. И., Минина Н. И. Водообмен между Балтийским и Северным морями // Гидрометеорология и гидрохимия морей СССР / Под ред. Ф. С. Терзиева. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. Т. 3. Вып. 1. С. 214-230.

Смирнова А. И., Савчук О. П. Физико-географическая характеристика моря // Экосистема и ее компоненты / Под ред. И. Н. Давидана. Л.: Гидрометеиздат, 1983. Вып. 1. С. 6-11.

Jacobsen T. S., Neilsen P. B. Water transport through the Danish straits // Methodological Pilot study of the Water Balance of the Baltic Sea. 1976. P. 1-24.

УДК 574.52

О. Ю. Деревенская¹, Е. Н. Унковская², Н. М. Мингазова¹

(¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Татарстан, Россия;

²Волжско-Камский государственный природный биосферный заповедник, Зеленодольский р-он, Татарстан, Россия)
oderevenskaya@mail.ru

ЗООПЛАНКТОН ЗАБОЛОЧЕННЫХ И ЗАКИСЛЕННЫХ ОЗЕР

Концентрация ионов водорода – важнейший фактор, определяющий возможность нормального функционирования водных организмов. В естественных условиях к закислению может приводить накопление в воде гуминовых кислот. Воздействие закисления на гидробионтов проявляется в нарушении процессов обмена веществ, осмотической регуляции, дыхания. На зоо- и фитопланктон закисление чаще влияет опосредовано через изменение доступности биогенных элементов, структуру трофической сети, продуктивности экосистем, изменение мест обитания и т. д. [Brett, 1989; Schindler, 1994; Лазарева, Жгарева, Гусаков, Иванов, 2003; Лазарева, 2008; Faithfull et al., 2015].

В период с 1996 по 2016 г. были проведены исследования 14 озер-болот, расположенных в Среднем Поволжье (Россия). Озера закислены в различной степени, выделены 3 группы по степени закисления: кислотные (pH=5-5,5), переходные (pH=5,6-6,5) и нейтральные (pH>6,5).

Цель работы – выявление особенностей структуры сообществ зоопланктона в условиях природного заболачивания и закисления.

В зоопланктоне озер с различной степенью закисления и заболачивания было выявлено 103 вида, из них коловраток – 54 (52 %), ветвистоусых ракообразных – 31 (30 %), веслоногих – 18 (18 %). Большинство из них характерны для озер Среднего Поволжья, исключение составляют ветвистоусые рачки *Holopedium gibberum* Zaddach, 1855 и коловратки *Conochilus hippocrepis* (Schrank, 1803), которые редко встречаются в озерах исследуемого региона.

Численность зоопланктона была одного порядка в кислотных и переходных озерах и примерно в 3 раза выше в нейтральных, причем из групп зоопланктона в кислотных мезотрофных и в нейтральных эвтрофных озерах преобладали коловратки, составляя до 80 % от численности. Биомасса в кислотных и нейтральных озерах была низкой, не превышала 1 г/м³.

В ходе исследований были выявлены следующие изменения численности преобладающих групп зоопланктона по градиенту pH: при переходе от кислотных озер к переходным коловратки *C. hippocrepis* заменялись *C. unicornis*, возрастала доля родов *Kellicottia*, *Keratella*, *Ceriodaphnia*, появлялись *P. hyptopus*, увеличивалась доля рода *Eudiaptomus*. В нейтральных озерах еще больше возрастала доля рода *Keratella*, а также родов *Asplanchna*, *Polyarthra*, *Trichocerca* и состав видов становился типичным для эвтрофных озер Среднего Поволжья [Деревенская, Унковская, 2016]. Хищный зоопланктон по биомассе преобладал в кислотных озерах, за счет высокой доли ветвистоусых и веслоногих. В нейтральных озерах доля хищного зоопланктона также была высока, но за счет преобладания хищных коловраток. В кислотных озерах была велика доля микродетритофагов рода *Diaphanosoma* (по биомассе), которая снижалась в переходных, заменялась родами *Daphnia* и *Ceriodaphnia*. В переходных озерах, по сравнению с кислотными, возрастает доля грубых фильтраторов рода *Eudiaptomus*, которых в нейтральных замещают рачки рода *Thermocyclops* и их ювенильные стадии.

Индекс видового разнообразия увеличивался от кислотных – к нейтральным, как по численности, так и по биомассе, отражая увеличение биоразнообразия и выравнивания сообществ. Аналогично изменялись и значения индекса доминирования Симпсона.

Величина индекса сапробности увеличивалась от кислотных – к переходным и нейтральным. Наиболее низкие значения индекса были в кислотных озерах. По величине индекса кислотные и переходные озера относились к олигосапробным, а нейтральные – к β-мезосапробным.

Численность зоопланктона была одного порядка в кислотных и переходных озерах и примерно в 3 раза выше в нейтральных, причем из групп зоопланктона в кислотных мезотрофных и в нейтральных эвтрофных озерах преобладают коловратки, составляя до 80 % от численности. Биомасса в кислотных и нейтральных озерах была низкой, не превышала 1 г/м³.

В ходе исследований были выявлены изменения численности преобладающих групп зоопланктона по градиенту pH: при переходе от кислотных к переходным коловраток *Conochilus hippocrepis* (Schrank, 1803) сменили *Conochilus unicornis* Rousset, 1892, возросла доля родов *Kellicottia*, *Keratella*, *Ceriodaphnia*, появились *Postclausa hyptopus* (Ehrenberg, 1838), увеличилась доля рода *Eudiaptomus*. В нейтральных озерах еще больше возросла доля рода *Keratella*, а также родов *Asplanchna*, *Polyarthra*, *Trichocerca*, состав видов стал типичным для эвтрофных озер Среднего Поволжья. В кислотных озерах была велика доля микродетритофагов рода *Diaphanosoma* (по биомассе), которая снижалась в переходных, заменяясь родами *Daphnia* и *Ceriodaphnia*. В переходных озерах, по сравнению с кислотными, возросла доля грубых фильтраторов рода *Eudiaptomus*, которых в нейтральных заменили рачки рода *Thermocyclops* и их ювенильные стадии. Видовое разнообразие зоопланктона увеличивается от кислотных – к нейтральным озерам.

Библиографические ссылки

Деревенская О. Ю., Унковская Е. Н. Структура сообществ зоопланктона озер Волжско-Камского заповедника // Труды Зоологического института РАН. 2016. Т. 320, № 3. С. 294-303.

Лазарева В. И. Экология зоопланктона разнотипных водоемов бассейна Верхней Волги: дис. ... докт. биол. наук. Борок, 2008. 419 с.

Лазарева В. И., Жгарева Н. Н., Гусаков В. А., Иванов В. К. Структура трофической сети сообществ беспозвоночных в трех небольших озерах с различным уровнем закисления вод: зоопланктон // Биология внутр. вод. 2003. № 1. С. 49-57.

Brett M. T. Zooplankton communities and acidification process (a review) // Water Pollution. 1989. Vol. 44. P. 382-414.

Faithfull C. L., Mathisen P., Wenzel A., Bergstrum A. K., Vrede T. Food web efficiency differs between humic and clear water lake communities in response to nutrients and light // *Oecologia*. 2015. № 177. P. 823-835. DOI 10.1007/s00442-014-3132-2.

Schindler D. W. Changes Caused by Acidification to the Biodiversity: Productivity and Biogeochemical Cycles of Lakes // *Acidification of Freshwater Ecosystems: implication for the future*. Chichester: Wiley&Sons, 1994. P. 153-164.

УДК 574.583:574.9+574.523

Е. А. Джаяни
(Саратовское отделение
ФГБНУ «ГосНИОРХ», Саратов, Россия)
dgajani@mail.ru

СЕЗОННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ПРОТОЧНЫХ И ЗАРЕГУЛИРОВАННОГО УЧАСТКОВ РЕКИ УРАЛ

Река Урал – один из крупных водотоков Европы, экологическое состояние которого определяет комплекс антропогенных факторов: распашка земель, коммунальные стоки, освоение месторождений, а также зарегулирование стока. Наиболее крупное на реке Ириклинское водохранилище относится к русловому типу, регулирование – многолетнее, при НПУ площадь составляет 260 км², длина – 73 км, наибольшая и средняя глубины – 36 и 12,5 м [Соловых и др., 2003]. Для гидрологического режима бассейна реки характерны маловодность, низкий модуль и большая неравномерность стока, незначительная роль грунтового питания. Амплитуда колебаний годовых расходов р. Урал превышает таковой всех других рек Европейской части России. В связи с этим актуальны исследования состояния и распределения биологических ресурсов реки и водохранилища в течение вегетационного периода. В качестве индикатора изменений биологического режима водных объектов успешно используется фитопланктон [Охапкин, 1997; Даценко, 2007; Корнева, 2015 и мн. др.]. Цель работы – изучение сезонных изменений распределения фитопланктона проточных и зарегулированного участков р. Урал.

Фитопланктон собирали в мае, июле и октябре 2016 г. в русловых и прибрежных зонах пяти участков: 1 – р. Урал выше водохранилища, 2 – верхние плесы (Чапаевский и Софинский), 3 – нижние плесы водохранилища (Таналык-Суундукский и Приплотинный), 4 – р. Урал ниже плотины в зоне максимального влияния сброса (в 1,5 и 30 км), 5 – р. Урал ниже плотины в 250 км. Фиксацию и камеральную обработку проб проводили общепринятым методом [Методика ..., 1975].

Весной наибольшая скорость течения зафиксирована в р. Урал выше водохранилища – 1,1 м/с, на участках 4 и 5 – 0,68 и 0,25 м/с. Минимальная температура воды отмечена в низовье водохранилища, а также в 1,5 и 30 км ниже плотины (10,2 °С), куда вода поступает из придонных слоев верхнего бьефа, на участках 1, 2 и 5 она выше (13,1; 12,8 и 13,8 °С). Максимальное число видов водорослей в пробе обнаружено на участках 5 (48 видов), 1 (43 вида) и 2 (42 вида), на 3 и 4 их количество меньше (20-22 видов). На всех участках основа видового состава представлена Bacillariophyta и Chlorophyta, однако в водохранилище в среднем на 13,8 % меньше доля диатомовых, по продольному профилю водохранилища и на участке 4 возростала доля Cryptophyta и Dinophyta, в зоне влияния сброса сокращалась доля Chlorophyta, в реке выше и в верхней части водохранилища возростала доля Euglenophyta. Биомасса фитопланктона в верхней части водохранилища (5,3 мг/л) превышала значения на участках 1 (1,4 мг/л), 3 (0,5 мг/л) и 4 (0,4 мг/л), а в 250 км ниже плотины биомасса составляла 2,6 мг/л. Основу биомассы на всех участках представляли Bacillariophyta (63,8-81,9 %), лишь в низовье водохранилища преобладали Cryptophyta (43 %). По биомассе в реке доминировали *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrb., в верховье водохранилища – *Cyclotella meneghiniana* Kütz., *Synedra ulna*, в низовье – *Cryptomonas* sp., *Rhodomonas lens* Pasch., в зоне сброса – *Cymbella affinis* Kütz., *Diatoma moniliformis* (Kütz.) D. M. Williams, в 250 км ниже плотины – *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus hantzschii* Grun., *Synedra ulna*.

Следовательно, в мае при максимальных расходах воды реки и дальности их проникновения в водохранилище наибольшие количественные показатели фитопланктона регистрировались в верхней половине водоема, где аккумулировались органические и биогенные вещества, которые в условиях замедленного водообмена стимулировали развитие водорослей. В нижнюю половину водохранилища речные воды практически не проникали, о чем косвенно свидетельствует уменьшение минерализации воды по продольному профилю водохранилища [Павлейчик, Сивохин, 2013]. Кроме того, низовья гораздо позже освобождаются ото льда, в результате чего начало биологической весны в условиях максимальных глубин смещается, о чем свидетельствует и низкая температура воды в мае. Это способствовало уменьшению здесь биомассы и удельного числа видов фитопланктона. В 1,5 и 30 км ниже плотины сброс воды из придонных слоев верхнего бьефа и ее низкая температура вызывали дальнейшее сокращение количественных показателей фитопланктона, но в 250 км ниже плотины они не отличались от таковых в реке выше водохранилища.

В июле наибольшие скорости течения (1,1 и 0,8 м/с) зарегистрированы в р. Урал (участки 1 и 5). Температура воды в 1,5 и 30 км ниже плотины (14,7 °С) меньше, чем на остальных участках (22,3-24,0 °С). Максимальное число видов в пробе обнаружено на участке 1 (57 видов), среди остальных преобладал фитопланктон верхней части водохранилища (33 вида), в нижней и на участках 4 и 5 их количество меньше (17, 19 и 25 видов). Высокое удельное число видов в реке выше водохранилища обеспечивалось представителями Bacillariophyta и Chlorophyta, в верховье водохранилища – Chlorophyta и Cyanophyta. На участке 1 биомасса фитопланктона (17,1 мг/л) превышала величины в верхней (3,5 мг/л) и нижней (1,8 мг/л) частях водохранилища, а также в реке ниже плотины (0,56 и 0,73 мг/л) за счет Bacillariophyta и Chlorophyta, биомасса которых была больше в среднем соответственно в 32 и в 23 раза, чем на остальных участках. В верхних плесах водохранилища максимальной биомассы достигали Cyanophyta, в нижней – Dinophyta. В реке выше водохранилища по биомассе доминировали *Cyclotella meneghiniana*, *Stephanodiscus hantzschii*, в верхней части водохранилища – *Aulacoseira granulata* (Ehrb.) Simons., *Anabaena scheremetieviae* f. *rotundispora* Elenkin, в нижней – *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Bergh, *Peridinium cinctum* (O. F. M.) Ehrb., в зоне влияния сброса – *Diatoma vulgaris* Bory, *Synedra ulna*, *Ceratium hirundinella*, в 250 км ниже плотины – *Cocconeis placentula* Ehrb., *Cymbella lanceolata* (Ehrb.) V. N., *Gyrosigma acuminatum* (Kütz.) Rabenh.

Следовательно, в июле при наибольшей температуре воды биомасса фитопланктона р. Урал выше подпора соответствовала β-эвтрофным условиям [Жукинский и др., 1976, цит. по: Китаев, 2007]. В водохранилище, куда из-за снижения расходов воды в реке могло быть ограничено поступление биогенных и органических веществ с водосбора, биомасса фитопланктона снижалась, причем, минимальные величины регистрировались в нижней части водоема. В реке по мере удаления от плотины удельное число видов и биомасса возрастали, но не достигали величин, зарегистрированных выше плотины. Необходимо отметить, что в июле в наибольшей степени проявилась дифференциация структуры таксономических групп водорослей, в условиях зарегулирования закономерно возрастала представленность цианобактерий [Охапкин, 1997].

Осенью наибольшая скорость течения зафиксирована в 250 км ниже плотины – 1,4 м/с, на участках 1 и 4 – 0,3 и 0,7 м/с. Минимальная температура воды наблюдалась в реке выше водохранилища (4,5 °С), в водохранилище – 8,9 °С (участок 2) и 12,4 °С (участок 3), а ниже плотины – 11,3 и 8,9 °С. В верхней части водохранилища число видов в пробе (47 видов) было выше, чем на участках 1 (35 видов), 3 (25 видов), 4 (31 вид) и 5 (28 видов) за счет Cyanophyta, Cryptophyta, Euglenophyta и Streptophyta. Однако в речных условиях больше представителей Bacillariophyta, на участках 1 и 2 – Chlorophyta. В реке выше водохранилища (3 мг/л) и в верхней части водохранилища (2,5 мг/л) биомасса фитопланктона заметно больше, чем в нижней части водоема (0,63 мг/л) и в зоне влияния сброса (0,48 мг/л), а в 250 км ниже плотины она возрастала (0,98 мг/л). Высокая биомасса фитопланктона выше водохранилища обеспечивалась Bacillariophyta (их биомасса была в среднем в 6,1 раза выше, чем на

остальных участках), а в верхнем участке водохранилища – Cryptophyta (в 71,7 раз), Chlorophyta (в 9,1 раза), а также Cyanophyta, Euglenophyta и Streptophyta. Доминировали по биомассе в реке выше водохранилища *Stephanodiscus hantzschii*, *Surirella ovata* var. *ovata* Kütz., в верхней части водохранилища – *Aulacoseira granulata*, виды рода *Cryptomonas*, в нижней – *Aulacoseira granulata*, *Peridinium latum* Pauls., в зоне влияния сброса – *Aulacoseira granulata*, *Peridinium latum*, в 250 км ниже плотины – *Cymbella lanceolata*, *Diatoma vulgaris*.

Следовательно, в октябре максимальной биомассой отличался фитопланктон реки выше водохранилища, что мы связываем с увеличением количества атмосферных осадков (по сравнению с июлем в 3 раза), способствующих интенсификации поступления биогенных и органических веществ с водосбора. Это, наряду с максимальным снижением скорости течения, стимулировало развитие сообщества. В верхней части водохранилища высокая биомасса фитопланктона могла определяться частичным проникновением речных вод и более высокой температурой воды. В нижних плесах водохранилища, несмотря на максимальную температуру воды, биомасса фитопланктона была ниже, что мы объясняем аккумуляцией веществ в верхних участках водоема и большими глубинами приплотинной зоны. Забор воды из придонных слоев верхнего бьефа и сильное течение определяли значительное сокращение планктона в 1,5 и 30 км ниже плотины, но в 250 км биомасса и удельное число видов в реке восстанавливались.

Таким образом, полученные результаты показали, что особенности сезонного распределения фитопланктона исследованных участков определялись сочетанием ряда характеристик водных объектов и факторов среды: типологией, морфометрией, скоростью течения, трофическими условиями, зависими от поступления веществ с водосбора и из лежащих выше участков, а также температурой воды. Особенностью исследованной проточно-зарегулированной системы выступает высокая биомасса планктона в реке выше водохранилища, которая, несмотря на скорость течения, характеризует β-эвтрофный статус участка [Китаев, 2007]. Фитопланктон здесь был или богаче (при максимальной температуре воды в июле), или не уступал (в мае и октябре) показателям в верхней части водохранилища. В пределах водохранилища высокие биомассы фитопланктона регистрировались в его верховье, что характерно для речных плесов, например, Рыбинского водохранилища [Корнева, 2015]. Изменения фитопланктона в реке ниже плотины в 1,5 и 30 км в каждый из сезонов не имели отличий: удельное число видов и биомасса сокращались, чему в большей мере способствовал забор воды из придонных слоев верхнего бьефа и высокие скорости течения. В 250 км ниже плотины весной сообщество практически не отличалось от такового выше водохранилища, а в июле и в октябре количественные показатели были низкими, что мы связываем с максимальным сбросом воды с водохранилища в июле (он составлял в среднем 60 м³/с, в то время как в мае – 37,5 м³/с, в октябре – 30 м³/с [<http://ueiv.ru/>]), низкой температурой воды в октябре, а также высокой степенью биологического самоочищения речных вод в пределах водохранилища.

Библиографические ссылки

- Даценко Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидроло-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.
- Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 207 с.
- Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Охапкин А. Г. Структура и сукцессия фитопланктона при зарегулировании речного стока: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 1997. 48 с.
- Павлейчик В. М., Сивохин Ж. Т. Формирование качества поверхностных вод бассейна верхнего течения реки Урал в условиях техногенной трансформации природной среды // Водные ресурсы. 2013. Т. 40, № 5. С. 456-467.
- Соловых Г. Н., Раимова Е. К., Осадчая Н. Д., Фабарисова Л. Г., Никитина Л. П. Гидробиологическая характеристика Ириклинского водохранилища. Екатеринбург: УРО РАН, 2003. 179 с.

А. В. Долгов, И. П. Прокопчук, В. Н. Нестерова,
А. Н. Бензик, А. С. Гордеева
(Полярный научно-исследовательский институт
морского рыбного хозяйства и океанографии
им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия)
dolgov@pinro.ru

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СТРУКТУРЕ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И ХИЩНИЧЕСТВА РЫБ

Зоопланктонные сообщества являются кормовой базой для различных видов рыб (в т. ч. промысловых), а также индикатором изменений в морских экосистемах под воздействием климатических изменений и изменений запасов массовых планктоядных рыб. В настоящей работе по данным, собранным сетью Джеди в слое дно-0 м в ходе выполнения экосистемной съемки Баренцева моря в августе-сентябре 2006-2016 гг., были исследованы состояние и динамика структуры зоопланктонных сообществ в летне-осенний период.

В сообществах зоопланктона в южной и северной частях восточной части Баренцева моря (севернее и южнее 75° с.ш.) традиционно доминировали копеподы, которые составляли 86-95 % от общей численности и 68-78 % от общей биомассы зоопланктона.

Общая численность и биомасса зоопланктона в южной части моря была значительно выше, чем в северной – 1343-2055 экз./м³ и 93-169 мг/м³ против 763-1262 экз./м³ и 85-102 мг/м³.

В северной части моря отмечалась также относительно высокая численность крылоногих моллюсков и оболочников, доля которых составляла 1,2-2,2 и 0,5-9,8 % от общей численности зоопланктона. Значительный вклад в формирование общей биомассы зоопланктона вносили щетинкочелюстные (9-23 %) и крылоногие моллюски (1-10 %). Биомасса остальных групп была незначительной.

В южной части моря численность крылоногих моллюсков и оболочников была значительно ниже, их доля всего 2-4 и 0,11-0,17 % от общей численности зоопланктона. Но в этом районе отмечалась повышенная численность меропланктона (личинки иглокожих и двусторчатых моллюсков) – 0,1-0,3 %. По биомассе здесь также доминировали щетинкочелюстные (11-16 %) и крылоногие моллюски (2-4 %), а также эвфаузииды (1-3 %). Биомасса остальных групп была незначительной.

В северной части моря наиболее многочисленными видами копепод были мелкие виды *Oithona similis* и *Pseudocalanus* sp. – 235-546 и 111-237 экз./м³ (рисунок 1). В то же время численность крупных копепод *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* и *Metridia longa* была значительно ниже – 43-65, 38-51 и 4,3-10,3 экз./м³. Основу биомассы копепод формировали два вида – *C. glacialis* и *C. finmarchicus*, биомасса которых составляла 15,7-29,5 и 6,1-13,1 мг/м³ соответственно (рисунок 2). Биомасса других видов копепод составляла от 1,1 до 7,9 мг/м³.

В южной части моря по численности также доминировали *O. similis* и *Pseudocalanus* sp. – 865-1068 и 224-365 экз./м³, но численность *C. finmarchicus* была значительно выше, чем на севере моря – 106-167 экз./м³ (рисунок 1). Основу биомассы копепод формировал *C. finmarchicus*, биомасса которого составляла 56,2-74,3 мг/м³. Биомасса *M. longa*, *Pseudocalanus* sp. и *O. similis* была значительно ниже и составляла 6,8-13,3, 5,9-12,3 и 0,9-3,6 мг/м³ (рисунок 2). Биомасса арктических видов копепод не превышала 0,4-0,7 мг/м³.

С 2006 по 2013 г. общая численность и биомасса зоопланктона в северной части моря постепенно снижалась и лишь с 2014 г. наметилась тенденция к увеличению этих характеристик. Это могло быть связано со снижением запаса мойвы, которая является активным потребителем зоопланктона, в т. ч. и копепод, формирующих основу численности и биомассы мезопланктона. В 2016 г. отмечалось значительное увеличение общей численности зоо-

планктона на севере и юге Баренцева моря – в 1,5-1,6 раз от уровня 2014 г. и в 1,2-1,4 раз от уровня 2015 г. Это было обусловлено повышением численности копепод *Pseudocalanus* sp. и *C. finmarchicus*. В то же время общая биомасса планктона в южной части моря в 2016 г. была ниже уровня 2014 г., хотя и значительно выше, чем в 2015 г. На севере моря общая биомасса планктона повышалась с 2015 г. и в 2016 г. была максимальной, за счет увеличения биомассы копепод и, в первую очередь *C. finmarchicus*.

В целом в северной части моря в 2006-2016 гг. отмечалось снижение численности и биомассы крупных видов копепод (*C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *M. longa*) и увеличение в сообществе копепод доли мелких видов (*Pseudocalanus* sp. и *O. similis*). Такая ситуация могла быть вызвана избирательным потреблением крупных копепод пелагическими рыбами (мойвой и сайкой), запасы которых в период исследований находились на высоком уровне. В то же время, мелкие виды копепод практически отсутствуют в питании мойвы и сайки.

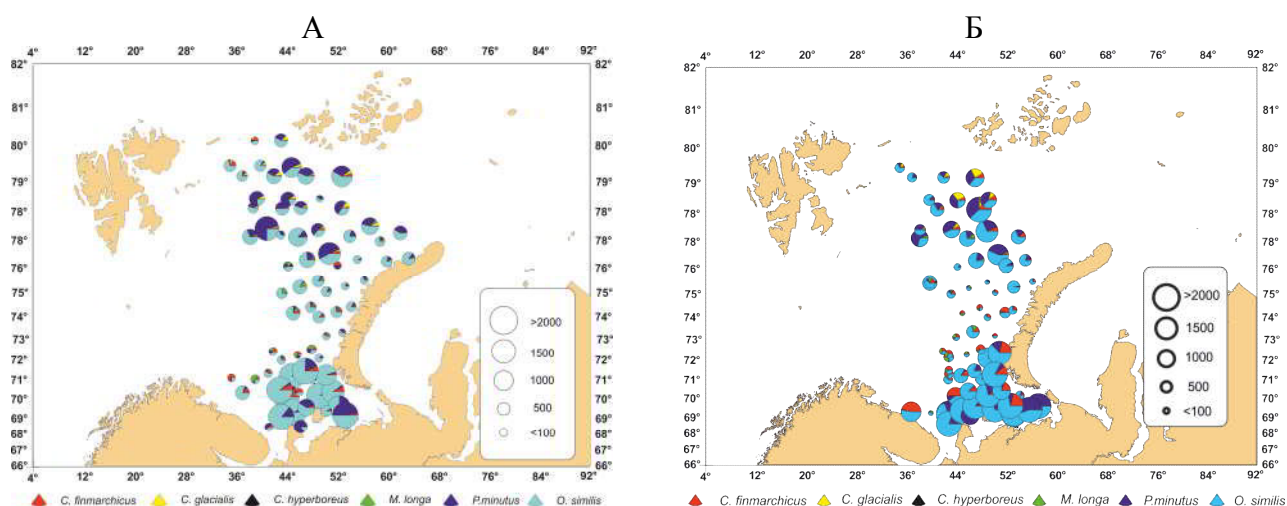


Рисунок 1 – Численность массовых видов копепод в Баренцевом море в августе-сентябре 2015 г. (А) и 2016 г. (Б), экз./м³

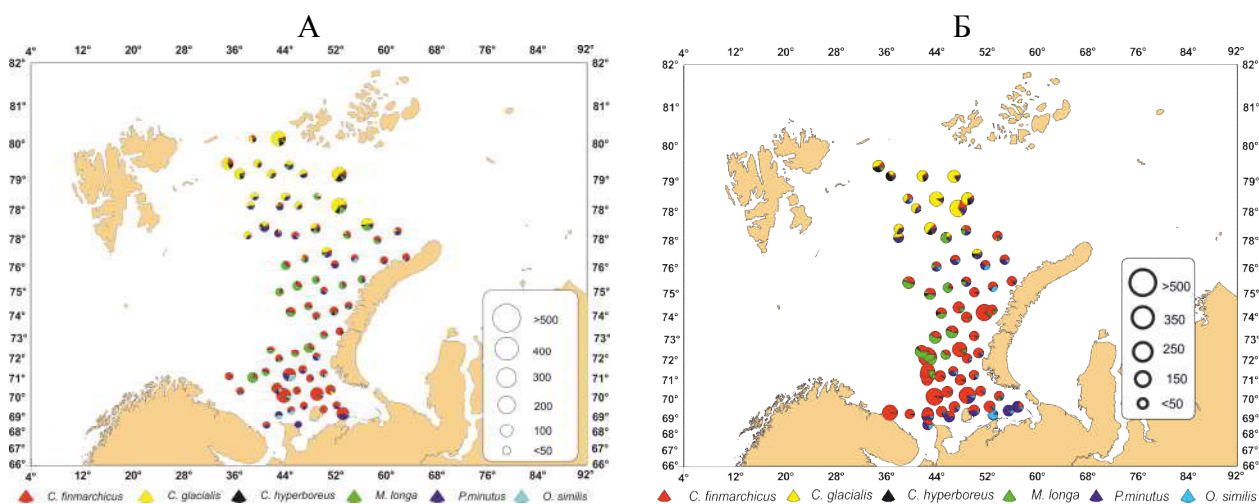


Рисунок 2 – Биомасса массовых видов копепод в Баренцевом море в августе-сентябре 2015 г. (А) и 2016 г. (Б), мг/м³

Таким образом, после продолжительного снижения общей численности и биомассы зоопланктона, увеличение этих параметров (в т. ч. численности и биомассы *C. finmarchicus*, наиболее важного вида копепод для питания пелагических рыб) в 2014-2016 гг., свидетельствует об улучшении кормовой базы и условий откорма промысловых пелагических рыб (мойва, сайка, молодь атлантической сельди) в Баренцевом море в 2017 г. и, возможно, в последующий период.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА И РОЛЬ ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ

В планктонных сообществах дальневосточных морей немаловажную роль играет не большая по числу видов, но весьма массовая группа щетинкочелюстных (Chaetognatha). Основным биомассообразующим видом данной группы и хищного зоопланктона в целом является *Sagitta elegans* Verrill, 1873 s. lato. По мнению А. П. Касаткиной [Касаткина, 2012], несмотря на множество проведенных ревизий с применением исследования внутренней и внешней морфологии, данное видовое название удобнее применять для оценки роли сагитт в сообществах,

Кроме этого вида в эпипелагиали дальневосточных морей в незначительных количествах встречается также *Eukrohnia hamata* [Чучукало, Напазаков, Борисов, 1997]. Это подтверждает и информация из базы данных «Сетной зоопланктон западной части Берингова моря», где для эпипелагиали Берингова моря указывается только 2 вида щетинкочелюстных: *Sagitta elegans* и *Eukrohnia hamata* [Волвенко, 2016].

Щетинкочелюстные, в целом, и *Sagitta elegans*, в частности, являются типичными представителями плотоядного зоопланктона [Terazaki, 1998; Brodeur, Terazaki, 1999; Saito, Kiorboe, 2001; Максименков, 2003]. Однако этим их роль в пелагических сообществах не ограничивается; они входят в состав рационов многих видов рыб и сами могут быть активными потребителями их молоди [Дулепова, 2002; Baier, Purcell, 1997].

Начиная с 1984 г. и по настоящее время силами ТИНРО-Центра в дальневосточных морях проводятся комплексные исследования пелагических и донных сообществ дальневосточных морей, захватывающие летнее-осенний период. Планктонные съемки являются непременной их составляющей. Для Берингова моря накоплен значительный материал по количественным и продукционным характеристикам зоопланктона в целом и *P. elegans*, в частности [Чучукало, Напазаков, Борисов, 1997; Шебанова, 2016; Волков, 2008, 2012].

Анализ многолетней динамики биомассы *Sagitta elegans* позволяет сделать вывод о ее значительной величине в западной части Берингова моря [Чучукало, Напазаков, Борисов, 1997; Волков, 2008, 2012]. В среднемноголетнем плане биомасса щетинкочелюстных в различных биотопах Берингова моря варьирует от 206 до 263 мг/м³, что составляет 17-31 % от общей биомассы зоопланктона. При этом основу биомассы *S. elegans* (более 30 %) формируют особи с размерами тела >3,2 мм.

Динамика количественных показателей вида по различным биотопическим зонам весьма различается. Наибольшие средние биомассы щетинкочелюстных наблюдаются в прибрежной зоне (212,8±32,5 мг/м³), в водах внутреннего шельфа (225,5±17,1 мг/м³), и в глубоководной зоне (244,4±8,7 мг/м³). А относительно «более низкие» средние биомассы наблюдались в водах внешней части шельфа (194,1±16,3 мг/м³) и на свале глубин (195,4±9,9 мг/м³).

На межгодовую динамику биомассы данного вида влияет большое количество факторов, среди которых температурный режим, ледовитость, привнос планктона в других акваторий и т. д. *S. elegans*, являясь относительно «длинноцикловым» видом, не обладает достаточно быстрой реакцией на межгодовые изменения температурного режима, однако существует положительная зависимость между количественным развитием молоди и низкой ледовитостью вод [Волков, 2012].

Роль щетинкочелюстных в планктонных сообществах и формировании кормовых ресурсов эпипелагиали проанализирована для северо-западной части Берингова моря. Этот район включает в себя юго-восточную часть Анадырского залива (ЮВАН), восточную часть Анадырского залива (ВАН) и наваринский район (Нр). Здесь в зоне устойчивого антициклонического круговорота и выхода Наваринского течения на шельф Анадырского залива, очевидно, происходит механическое накопление зоопланктона, что благоприятно сказывается на формировании кормовой базы nekтона [Волков, 2012; Волков, Ефимкин, Кузнецова, 2007; Шунтов, 2016]. Данный район является традиционным местом нагула большого количества nekтона из восточной части моря (минтая, сельдь, мойва и др.) [Шунтов и др., 2000; Степаненко, Грицай, 2016].

Зоопланктон рассматриваемых районов может быть отнесен к прибрежным и шельфовым сообществам. Основу биомассы зоопланктона (до 92-97 %) формирует небольшое число видов с размерами тела $>3,2$ мм. Среди них копеподы (*Calanus glacialis*, *Metridia pacifica*, *Eucalanus bungii*, *Pseudocalanus newmani*, *Neocalanus plumchrus*, *Oithona similis*), эвфаузиевые (*Thysanoessa raschii*, *Thysanoessa inermis*), щетинкочелюстные (*Sagitta elegans*) и гиперииды (*Themisto libellula*, *Themisto pacifica*). Указанные копеподы и эвфаузиевые формируют основу группировки «фито-, эврифаги», а представленные виды щетинкочелюстных и гипериид – основу хищного зоопланктона. Роль гипериид в формировании биомассы хищного зоопланктона, за редким исключением (2014 г.) весьма незначительна.

Согласно проведенным исследованиям в осенний период 2010-2014 гг. северо-западной части Берингова моря наблюдалась весьма сильная изменчивость количественных показателей зоопланктона: средняя биомасса в этом регионе варьировала от 780 до 1658 мг/м^3 . Причем наибольшей эта величина была в 2010-2011 гг. (1576-1658 мг/м^3), а наименьшей – в 2012-2014 гг. (780-956 мг/м^3). Существенные изменения биомассы зоопланктона, произошедшие в регионе после 2011 г., в основном, коснулись юго-восточной части Анадырского залива и наваринского района.

В этих изменениях задействованы все размерные группы зоопланктона, но определяющая роль в динамике биомассы зоопланктона, прежде всего, макропланктону (копеподам, эвфаузидам, сагиттам, гипериидам) (рисунок 2).

Наиболее высокие биомассы хетогнат были отмечены в 2010 г. и 2014 г., при этом наибольшая их доля (37 и 35 % от величины биомассы макропланктона) была в 2012 г. и в 2014 г. Все это, безусловно, отразилось на продукционном потенциале трофических группировок планктонного сообщества.

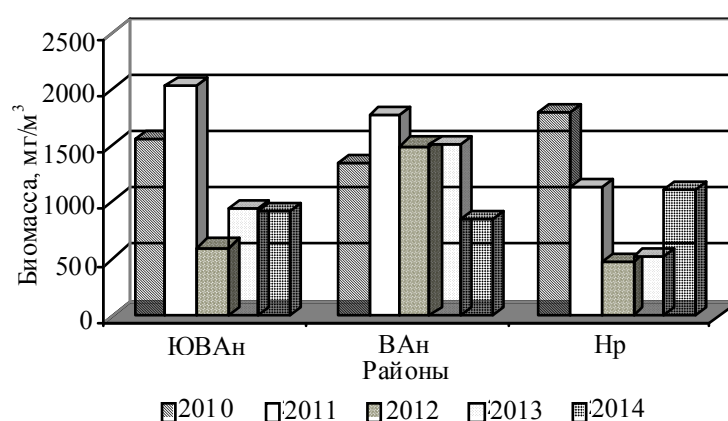


Рисунок 1 – Динамика биомассы зоопланктона (мг/м^3) в Анадырско-Наваринском районе

Районы: ЮВАН – юго-восточная часть Анадырского залива, ВАН – восточная часть Анадырского залива, Нр – наваринский район

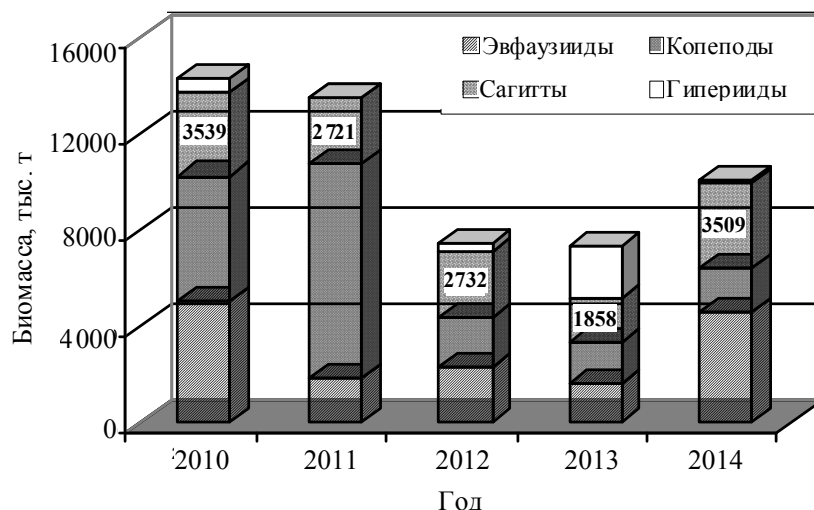


Рисунок 2 – Динамика биомассы макрозоопланктона и составляющих его групп в северо-западной части Берингова моря

Продукция каждой функциональной группировки рассчитывалась на основе данных о ее качественном составе, соотношении доминирующих видов и сведений об их суточной удельной продукции [Шебанова, 2007, 2016; Шебанова, Чучукало, Горбатенко, 2014]. Установлено, что Р/В-коэффициент фито-эврифагов в осенний период варьировал от 2,8 до 3,6. Наибольшая его величина отмечена для юго-восточной части Анадырского залива в 2010 г. и для восточной части Анадырского залива в 2013 г., наименьшая величина этого показателя наблюдалась исключительно в юго-восточной части Анадырского залива в 2011 г. и 2013 г. Это было связано с доминированием *Metridia pacifica* и *T. raschii*, чьи Р/В-коэффициенты составляли 5,4 и 4,15 соответственно.

Продукция хищного зоопланктона создается почти исключительно за счет щетинкочелюстных (*Sagitta elegans*), и именно эта группа и влияет на формирование Р/В-коэффициента. Количество гипериид в хищном зоопланктоне в годы исследований было незначительно, за исключением однократной вспышки численности *Themisto libellula* в наваринском районе в 2013 г. В целом у хищного зоопланктона Р/В-коэффициент варьировал в пределах от 1,74 до 2,2. Указанные выше темпы продуцирования позволяют создавать нехищным зоопланктерам от 14,8 и до 53,1 млн т (или от 164 до 590 тыс. т/сут) органического вещества за осенний сезон, а планктонным хищникам – от 5 до 14,2 млн т (или от 55 до 158 тыс. т/сут).

В ходе проведенного анализа было установлено, что в 2013 г. в восточной части Анадырского залива наблюдалось превышение продукции хищного зоопланктона над продукцией нехищного в 1,8 раз. Это свидетельствует либо о привносе планктонных хищников как составной части более зрелых сообществ с других акваторий, либо о недоучете фито-, эврифагов. Возможно, здесь за счет Центрально-Берингоморского течения, создаются предпосылки для постоянного привноса со смежных акваторий и накопления планктона в микроциркуляционных образованиях и на вторичных фронтах [Шунтов, 2016]. Все это, учитывая известные особенности питания хищных зоопланктеров, и их способность за счет выедания снижать биомассу нехищного зоопланктона, свидетельствует о том, в отдельные годы в планктонных сообществах могут наблюдаться процессы дестабилизации и резкого снижения биомассы фито-, эврифагов. Однако приведенные выше оценки продукции свидетельствуют о высоких коэффициентах оборота биомассы (Р/В-коэффициенты) и, следовательно, о быстром восстановлении биомассы нехищных планктеров как кормового ресурса нектона.

Библиографические ссылки

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

Волков А. Ф. Результаты исследований зоопланктона Берингова моря по программе НРАФС (экспедиция BASIS). Ч. 2. Западные районы. // Известия ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 45-66.

Волков А. Ф. Среднегодовое и сезонные характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) // Известия ТИНРО. 2008. Т. 152. С. 253-270.

Волков А. Ф., Ефимкин А. Я., Кузнецова Н. А. Характеристика планктонного сообщества Берингова моря и некоторых районов северной части Тихого океана в период 2002-2006 гг. // Известия ТИНРО. 2007. Т. 151. С. 338-365.

Дулепова Е. П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2002. 274 с.

Касаткина А. П. Щетинкочелюстные (Chaetognatha) западной части Тихого океана (морфология, систематика, филогения): автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток: ТОИ ДВО РАН, 2012. 35 с.

Максименков В. В. Питание щетинкочелюстных *Parasagitta elegans* в заливе Корфа Берингова моря // Труды Камч. филиала Тихоок. инст. географии ДВО РАН. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатн. двор, 2003. С. 60-67.

Степаненко М. А., Грицай Е. В. Состояние ресурсов, пространственная дифференциация и воспроизводство минтая в северной и восточной частях Берингова моря. // Известия ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 16-30.

Чучукало В. И., Напазаков В. В., Борисов Б. М. Распределение и некоторые черты биологии массовых видов щетинкочелюстных в Охотском и Беринговом морях и сопредельных водах Тихого океана // Известия ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 238-254.

Шебанова М. А. Продукция некоторых массовых видов копепод в Охотском море // Известия ТИНРО. 2007. Т. 148. С. 221-237.

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

Шебанова М. А., Чучукало В. И., Горбатенко К. М. Жизненные циклы, соматическая продукция гипериид в Охотском и Беринговом морях // Известия ТИНРО. 2014. Т. 176. С. 155-176.

Шунтов В. П. Почему изменяется численность минтая (*Theragra chalcogramma*) // Известия ТИНРО. 2016. Т. 185. С. 31-49.

Шунтов В. П., Дулепова Е. П., Горбатенко К. М., Слабинский А. М., Ефимкин А. Я. Питание минтая *Theragra chalcogramma* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Вопросы ихтиологии. 2000. Т. 40, № 3. С. 362-369.

Baier C. T., Purcell J. E. Trophic interaction of Chaetognaths, larvae fish and zooplankton in South Atlantic Bight // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1997. Vol. 146. P. 43-53.

Brodeur R. D., Terasaki K. Springtime abundance of Chaetognaths in the shelf region of the northern Gulf of Alaska, with observations on the vertical distribution and feeding of *Sagitta elegans* // Fish. Oceanogr. 1999. Vol. 8. P. 93-103.

Saito H., Kiorboe T. Feeding rates in the Chaetognath *Sagitta elegans*: effect of prey size, prey swimming behavior and smaller-scale turbulence // J. Plankt. Res. 2001. Vol. 23, № 12. P. 1385-1398.

Terazaki M. Life history, distribution, seasonal variability and feeding of the pelagic chaetognath *Sagitta elegans* in subarctic Pacific // Plankt. Biol. Ecol. 1998. Vol. 45(1). P. 1-17.

Е. Е. Ежова¹, М. М. Смирнова^{1, 2}, Я. В. Русских³, Е. Н. Чернова³

*(¹Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Шишова РАН, Калининград, Россия;*

*²Балтийский федеральный университет
им. И. Канта, Калининград, Россия;*

*³Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия)
igelinez@gmail.com*

СОДЕРЖАНИЕ МИКРОЦИСТИНОВ В ЛИТОРАЛИ КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В ИЮЛЕ-НОЯБРЕ 2015 г.

Куршский залив, отчлененный от моря полузакрытый водоем лагунного типа, известен как самая высокотрофная акватория Балтийского моря, где регулярно происходят вспышки цианобактериальных цветений, примерно 50 % которых токсичны [Ежова и др., 2012]. В последнее десятилетие (2006-2016) токсичный характер цветений в различных гидрологических районах залива и в разные сезоны года неоднократно подтвержден посредством количественного анализа [Ezhova et al., 2014; Paldaviciene, Mazur-Marzec, Razinkovas-Baziukas, 2009; Paldaviciene et al., 2015; Šulčius et al., 2015], показано также и наличие гена, отвечающего за синтез микроцистинов, в пробах фитопланктона залива [Белых и др., 2013]. Летальный эффект характерных для залива природных концентраций микроцистинов экспериментально выявлен на организмах планктона, бентоса [Ezhova, Molchanova, Polunina, 2014; Ежова, Смирнова, 2016], и рыбах [Ежова, Смирнова, Романь, 2017], что позволяет интерпретировать многие случаи массовой гибели гидробионтов, исходя из действия цианотоксинов. Также доказана аккумуляция микроцистинов в тканях фильтрующих моллюсков и некоторых видов рыб Куршского залива [Paldaviciene et al., 2015].

Содержание микроцистинов в воде в районе исследования варьирует в широких пределах – 0,5-290 мкг/л [Ezhova et al., 2014] как в пространственном так и во временном аспекте. Известно, что уровень продукции цианотоксинов определяется комплексом факторов среди которых наиболее важны температура, соотношение форм биогенных элементов, уровень инсоляции, степень ветрового перемешивания. Работ, изучающих динамику содержания цианотоксинов и ее связь с факторами среды в рыбохозяйственном и рекреационном Куршском заливе почти нет, что делает задачу мониторинга динамики и состава цианотоксинов в литорали Куршского залива актуальной.

Пробы воды отобраны в литорали Куршского залива (западный берег) на трех постоянных мониторинговых станциях АО ИОРАН: в пос. Рыбачий, в районе 14 км Куршской косы и в пос. Лесной в период 16.07-26.11.2015 г. Пробы воды фильтровали через бумажные фильтры для освобождения от клеток фитопланктона и замораживали до дальнейшей обработки. Пробы фитомассы отобраны в августе-ноябре, во время мощных полидоминантных цветений. Фитомассу процеживали через планктонный газ (ячея 0,1 мм), высушивали с помощью фильтровальной бумаги и замораживали до дальнейшей обработки. На протяжении всего периода наблюдений отмечался высокий уровень развития фитопланктона.

Содержание внеклеточных микроцистинов определяли в пробах отфильтрованной воды Куршского залива методом жидкостной хромато-масс-спектрометрии высокого разрешения. Целевые соединения извлекали из проб отфильтрованной воды с использованием твердофазной экстракции на картриджах Oasis HLB 200 мг (Waters). Содержание внутриклеточных микроцистинов определяли в пробах лиофилизированной фитомассы.

Масс-спектры высокого разрешения микроцистинов получали с использованием хромато-масс-спектрометра высокого разрешения LTQ Orbitrap (Thermo Finnigan) в режиме электрораспылительной ионизации с регистрацией спектров положительных ионов. Определение брутто-формул проводили с помощью программного обеспечения NIST1 so Formver. 1.02 (NIST Formulaand Isotopic Pattern Generator, NIST, USA) и программой обработки экспе-

риментальных данных XCalibur (Thermo Finnigan) для LTQ Orbitrap). Для подтверждающего анализа использовали данные tandemной масс-спектрометрии о точной массе диагностического иона [Русских и др., 2013].

В 2015 г. ни в одной из проб не детектирован нейротоксичный метаболит анатоксин-а, в отличие от предыдущих лет [Ежова и др., 2012, 2015].

Гепатотоксичные метаболиты из группы микроцистинов присутствовали в пробах, хотя их содержание в значительном числе проб (22) было очень низким, не превышая 1 мкг/л. За период исследований в пробах воды детектировано 11 разновидностей микроцистинов (преимущественно аргинин-содержащие MC-LR, MC-RR, MC-YR и их деметилированные формы). Наиболее часто в пробах обнаруживали варианты MC-LR и MC-RR.

Суммарная концентрация микроцистинов в воде варьировала от 0,05 до 23,65 мкг/л. Максимальное суммарное содержание внеклеточных микроцистинов (в т. ч. MC-LR) отмечено в конце сентября в районе 14 км Куршской косы во время мощного полидоминантного цветения с доминированием *Aph. flos-aquae* и видов рода *Microcystis*. Здесь же отмечена минимальная концентрация токсинов – 0,05 мкг/л – в середине августа, при одновременном доминировании *Aph. flos-aquae*, *Planktothrix agardhii* и видов рода *Microcystis*. Также относительно высокое (более 10 мкг/л) содержание микроцистинов отмечено в пос. Лесной в конце октября. В пос. Рыбачий на протяжении всего периода наблюдений суммарное содержание микроцистинов было невысоким (0,09-0,28 мкг/л). Таким образом, как и в предыдущие годы, максимальные содержания микроцистинов отмечены в кутковой части залива.

Суммарная концентрация микроцистинов в биомассе фитопланктона составляла 0,02-27,15 мкг/г. В образцах биомассы отмечено присутствие преимущественно тех же метаболитов, что и в воде. Наиболее часто встречаемая форма – MC-RR. Максимальное содержание внутриклеточных микроцистинов детектировано в пос. Рыбачий (27,15 мкг/г) и в районе 14 км Куршской косы (23,19 мкг/г) в середине сентября во время цветения. К концу вегетационного сезона эти показатели уменьшились на два порядка. Минимальное содержание внутриклеточных микроцистинов детектировано в районе 14 км Куршской косы в конце августа, также при одновременном доминировании *Aph. flos-aquae*, *P. agardhii* и видов рода *Microcystis*.

Содержание цианотоксинов в воде существенно ниже характерных для предыдущих годов [Ezhova et al., 2014; Šulčius et al., 2015]. Причины этого требуют дальнейшего исследования.

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем ИО РАН № 0149-2018-0012 (сбор материала) и № 0149-2018-0035 (анализ данных) и при поддержке гранта БФУ им. И. Канта по программе 5-100 (определение цианотоксинов).

Библиографические ссылки

Белых О. И., Дмитриева О. А., Гладких А. С., Сороковикова Е. Г. Идентификация токсигенных цианобактерий рода *Microcystis* в Куршском заливе Балтийского моря // Океанология. 2013. Т. 53, № 1. С. 78-87.

Ежова Е. Е., Ланге Е. К., Русских Я. В., Жаковская З. А., Чернова Е. Н. Вредоносные цветения микроводорослей в Куршском заливе Балтийского моря в 2008-2011 гг. // Проблемы изучения и охраны природного и культурного наследия национального парка «Куршская коса». Вып. 8. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2012. С. 81-95.

Ежова Е. Е., Русских Я. В., Мазур-Маржец Х., Чернова Е. Н., Ланге Е. К., Смирнова М. М., Стонт Ж. И. Осенние цветения цианобактерий в Куршском заливе Балтийского моря: особенности, причины и экологические последствия / Тезисы докл. II Международн. конф. / Актуальные проблемы планктонологии. Калининград: КГТУ, 2015. С. 112-113.

Ежова Е. Е., Смирнова М. М. 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». Вып. 12. Калининград: БФУ им. И. Канта, 2016. С. 118-127.

Ежова Е. Е., Смирнова М. М., Романь Н. М. Токсичность природных вод Куршского залива в период цианобактериальных «цветений» для беспозвоночных и позвоночных организмов // Матер. Всерос. научно-практич. юбилейной конф., посвящ. 30-летию национального парка «Куршская коса» (2-5 ноября 2017 г., пос. Лесное). Калининград: БФУ им. И. Канта, 2017. С. 48-57.

Русских Я. В., Чернова Е. Н., Воякина Е. Ю., Никифоров В. А., Жаковская З. А. Определение цианотоксинов в водной матрице методом высокоэффективной жидкостной хроматографии – масс-спектрометрии высокого разрешения // Известия Санкт-Петербургского государственного технологического института (технического университета), 2013. № 17 (43). С. 61-66.

Ezhova E., Lange E., Russkikh Y., Chernova E., Zhakovskaya Z. Dynamics of toxic HABs in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during 2010-2013 / Book of abstracts. ICES Annual Science Conference (ASC) 15-19 September 2014. H26.

Ezhova E., Molchanova N., Polunina J. Toxicity of coastal water in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during autumn HAB, 2013 // Book of abstracts. ICES Annual Science Conference (ICES ASC) 15-19 September 2014. H 07.

Paldaviciene A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Baziukas A. Toxic cyanobacteria blooms in the Lithuanian part of the Curonian Lagoon // Oceanologia. 2009. № 51. P. 203-216.

Paldaviciene A., Zaiko A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Baziukas A. Bioaccumulation of microcystis in invasive bivalves: A case study from the boreal lagoon ecosystem // Oceanologia. 2015. № 57. P. 93-101.

Šulčius S., Pilkaitytė R., Mazur-Marzec H., Kasperovičienė J., Ezhova E., Błaszczuk A., Paškauskas R. Increased risk of exposure to microcystins in the scum of the filamentous cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* accumulated on the western shoreline of the Curonian Lagoon // Marine Pollution Bulletin. 2015. Vol. 99, № 1-2. P. 264-270.

УДК 574.52+574.583

Н. И. Ермолаева¹, Г. В. Феттер^{1, 2}

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

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

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОНА В МАЛЫХ ОЗЁРАХ ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Экология видов зоопланктона в водоемах Западной Сибири изучена недостаточно. Большая часть работ посвящена вопросам распределения, сезонным изменениям численности и биомассы. Изучается, как правило, сообщество в целом, либо доминирующие на момент исследования виды. Экологическая валентность отдельных видов, особенно встречающихся единично, как правило, не является объектом интереса исследователей в данном регионе [Ермолаева, Двуреченская, 2014].

На юге Западной Сибири находится более 20 тысяч озер разного размера, водного режима, солености и т. д. Господствующие положения занимают малые водоемы (97,5 %) размером до 2,5 км² [Поползин, 1967; Савченко, 1997]. Принципы формирования видового состава и количественных соотношений различных видов зоопланктона в малых озерах до сих пор не изучены [Балушкина и др., 2007, 2009; Хлебович, Аладин, 2010; Ермолаева и др., 2017]. Разрешение данного вопроса может помочь дальнейшему использованию озерных экосистем в частности, как индикаторных объектов при исследовании изменения климатических условий.

Одним из основных свойств экосистем малых бессточных озёр является экстремальность условий существования. Это обусловлено небольшими размерами и глубинами озёр, расположенных в резко континентальном климате. И, соответственно, резкими сезонными колебаниями физико-химических характеристик. Накопление воды здесь происходит за счет талого стока в весенние месяцы и поверхностного дождевого стока, который, как правило, значительно меньше по вкладу, чем талый. Морфометрические характеристики озёр юга Западной Сибири – средняя глубина, площадь поверхности озера и прозрачность относятся к разряду переменных. Средняя глубина и площадь поверхности озёр существенно изменяются в разные годы и в течение вегетационного сезона в зависимости от средних температур и количества осадков. Как следствие изменяющихся морфометрических характеристик гидро-химические характеристики воды минерализованных озёр – уровень минерализации, рН, концентрация кислорода в воде и пр. также относятся к разряду переменных. Минерализация озёр и уровень рН в частности существенно изменяются как в разные годы, так и в течение вегетационного сезона. Колебания минерализации в течение сезона могут достигать 30-50 %, уровень рН может изменяться на 2-3 единицы. Соответственно происходит закономерная смена видового состава зоопланктона, которая в данном случае зависит не только от сезонных сроков развития того или иного вида и от температуры. Происходит полная или частичная смена сообщества зоопланктона, определяемая в первую очередь изменениями физико-химических факторов среды. Даже при сезонном росте минерализации часто наблюдается смена олигогалинного комплекса зоопланктона на мезогалинный, а эугалинный сменяется на полигалинный [Ермолаева, 2010, 2012].

Вопрос связи уровня минерализации с различными количественными и качественными характеристиками зоопланктона в различных регионах изучался неоднократно [Китаев, 2007; Алимов, 2008], однако количественная оценка степени воздействия факторов минерализации и рН на численность отдельных видов не производилась.

Цель работы – определить таксономическую структуру сообществ зоопланктона и выявить степень влияния абиотических факторов на ее формирование в малых озёрах юга Западной Сибири.

При комплексном изучении водных экосистем необходимо учитывать сложный характер взаимодействий между гидробионтами на фоне разной степени адаптации к экстремальным условиям среды (температура, уровень минерализации, рН и др.). В представленной работе выполнен анализ статистических закономерностей организации таксономической структуры планктонных сообществ в малых озёрах различной минерализации и различного уровня рН в условиях юга Западной Сибири.

Для исследования были выбраны малые ($<10 \text{ км}^2$) озёра с различной степенью минерализации (от пресных до гипергалинных) и с различным значением рН (от кислых до щелочных). Было исследовано 42 озера в четырёх природных зонах: сухостепной, степной, лесостепной и подтаёжной. Часть озёр обследовались неоднократно в различные по климатическим условиям годы. Исследования проводились в конце июля - начале августа. Одновременно отбирались пробы воды на гидрохимический анализ.

Сбор зоопланктона с поверхностного горизонта производили фильтрованием 50 л воды через сеть Апштейна через сито № 64. Дальнейшее определение количественных характеристик проводили с помощью стереомикроскопа в камере Богорова. Всего была обработана 91 количественная проба зоопланктона

Минерализация и водородный показатель измерялись с помощью портативного ионселективного прибора АНИОН 4120.

На основе полученных конкретных данных проведен анализ зависимости количественных показателей отдельных видов зоопланктона от факторов среды. Статистический анализ проводился методом главных компонент с помощью пакета программ Statistica-12.

Минерализация в исследованных озёрах варьировала от 0,01 до 67,88 г/дм³. Показатель рН изменялся от 6,30 до 9,96.

Всего было обнаружено 44 вида Cladocera и 89 видов Rotifera.

В результате кластерного анализа по видовому составу зоопланктона (на основе численности каждого вида) озёра разбились на три группы. В первую группу вошли озёра подтаёжной зоны, во вторую входят озёра от сухостепной до лесостепной зоны включительно, третья группа состоит из гипергалинных озёр степи и лесостепи, в которых присутствует *Artemia* sp. В отдельную группу вошли единичные озера с высоким радиационным фоном, которые имеют специфический обедненный видовой состав зоопланктона.

Для анализа были выбраны группы Rotifera, Cladocera и Branchiopoda со схожими типами питания.

Число значимых факторов, влияющих на численность отдельных видов, определяли статистическими методами по графику «каменистой осыпи». Было выявлено, что для всего массива данных по численности всех обнаруженных видов зоопланктона во всех исследованных озерах более 48 % изменчивости определялось 2 факторами. В качестве определяющих факторов среды выступали pH и минерализация.

Корреляция между минерализацией и pH близка к нулю ($r=0,19$). Общая минерализация и показатели pH в озерах изменяются независимо. Проекция векторов значений pH и общей минерализации на факторную плоскость практически ортогональны друг другу. Оба фактора оказывают на численность отдельных видов зоопланктона независимое воздействие.

При рассмотрении зависимости различных видов зоопланктона от уровня минерализации и pH отмечено, что они реагируют на каждый из факторов различным образом, что объясняет смену видовой состав сообщества при смене гидрохимических параметров в озере. Большая часть видов находится в отрицательной связи с показателями pH и (или) минерализации, т. е. с ростом данных показателей видовой состав зоопланктона закономерно сокращается.

Зависимости различных представителей рода *Brachionus* от рассмотренных показателей имеют разнонаправленные вектора. Так *Br. plicatilis* (Müller) положительно реагирует на повышение минерализации и pH, тогда как остальные виды за исключением *Br. quadridentatus melheni* (Bar. at Dad.) находятся в отрицательной зависимости от этих факторов. Коловратки *Hexarthra mira* (Hudson) и *H. fennica* (Levander) находятся в положительной зависимости от показателя общей минерализации. *Keratella cochlearis tecta* (Gosse) и *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) сокращают свою численность при росте pH, а *Keratella quadrata dispersa* (Carlin) напротив при уменьшении pH. *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) склонна к обитанию в кислых водоёмах, а виды *Daphnia carinata* (King) и *D. magna* (Straus), которые обычно связывались именно с повышенной минерализацией, оказались положительно зависимыми от pH, т. е. тяготеющими к щелочным водам.

Таким образом, с помощью факторного анализа удалось выявить виды, изменение численности которых в высокой степени зависит от значения водородного показателя и (или) минерализации среды. Изменчивость видов, которые имеют слабую зависимость от выбранных нами факторов, объясняется другими, на данный момент не затронутыми в исследовании факторами.

Не смотря на схожий видовой состав зоопланктона малых озёр степной и лесостепной зон юга Западной Сибири, соотношение отдельных групп и видов в его структуре являются весьма показательными. Изменения в видовом составе зоопланктона, в т. ч. изменение количественных соотношений различных видов внутри сообщества могут отражать изменения физико-химических свойств окружающей среды.

Работа выполнена в рамках Научной программы 134.1. «Исследование палео- и современных изменений состояния водоемов и водотоков Сибири, анализ природных и антропогенных изменений для стратегии охраны, использования и обеспечения безопасности водных ресурсов Сибири» при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ № 17-05-00404, 16-05-00132.

Библиографические ссылки

Алимов А. Ф. Связь биологического разнообразия в континентальных водоемах с их морфометрией и минерализацией вод // Биология внутр. вод. 2008. № 1. С. 3-8.

Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф. Структурно-функциональные характеристики экосистем малых соленых озер Крыма // Биология внутр. вод. 2007. № 2. С. 11-19.

Балушкина Е. В., Голубков С. М., Голубков М. С., Литвинчук Л. Ф., Шадрин Н. В. Влияние абиотических и биотических факторов на структурно-функциональную организацию экосистем соленых озер Крыма // Журн. общей биологии. 2009. Т. 70. № 6. С. 504-514.

Ермолаева Н. И. Особенности распределения зоопланктона в озерах различной минерализации Барабинско-Кулундинской озерной провинции (юг Западной Сибири) // Сб. матер. Международн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского / Экология водных беспозвоночных. 2010. С. 90-93.

Ермолаева Н. И. Сезонные изменения сообществ Cladosea в озерах различной минерализации Барабинско-Кулундинской озерной провинции (юг Западной Сибири) // Матер. лекций и докл. Международн. конф. (школы) / Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Борок, 2012. С. 187-189.

Ермолаева Н. И., Двуреченская С. Я. Региональные индексы индикаторной значимости зоопланктонных организмов в водоемах юга Западной Сибири // Экология. 2013. № 6. С. 476-480.

Ермолаева Н. И., Зарубина Е. Ю., Страховенко В. Д., Овдина Е. А., Романов Р. Е., Пузанов А. В. Влияние абиотических факторов на продуктивность малых озер юга Западной Сибири // Матер. I Международн. конф. / Озера Евразии: проблемы и пути их решения. Петрозаводск: Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН, ПГУ, 2017. С. 479-486.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. 395 с.

Поползин А. Г. Озера юга Обь-Иртышского бассейна. Новосибирск: Зап.-Сиб. книжн. изд-во, 1967. 350 с.

Савченко Н. В. Озера южных равнин Западной Сибири. Новосибирск: СО РАН, 1997. 297 с.

Хлебович В. В., Аладин Н. В. Фактор солености в жизни животных // Вестник РАН. 2010. Т. 80, № 5-6. С. 527-532.

УДК 574.583:574.9+574.523

**Е. Н. Имант^{1,2}, А. Г. Завиша¹, М. А. Студёнова¹,
А. П. Новосёлов¹, А. Л. Левицкий¹**

¹Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО», Архангельск, Россия;

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. академика Н. П. Лавёрова РАН, Архангельск, Россия)
ekaterinaimant@yandex.ru

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КОРМОВОЙ БАЗЫ РЫБ РАЗНОТИПНЫХ ОЗЁР СЕВЕРНОГО РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОГО БАССЕЙНА (ПО МАТЕРИАЛАМ ИССЛЕДОВАНИЙ, ПРОВЕДЁННЫХ В АВГУСТЕ 2017 г.)

Исследование видового состава и количественных характеристик зоопланктона и зообентоса пресноводных экосистем является одной из главных задач гидробиологии, поскольку именно они определяют состояние кормовой базы для рыб, а значит, и запасы промысловых биоресурсов. Озёра Лача (юго-западная часть Архангельской области) и Голодная Губа (центральная часть Ненецкого автономного округа) всегда имели серьёзное рыбохозяйственное значение, так как ещё в середине прошлого столетия на них добывалось ежегодно до 100 т рыбы.

Цель настоящего исследования – сравнить состав, численность и биомассу кормовой базы рыб двух крупных пресноводных озёр, расположенных на территории Европейского северо-востока России – Лача и Голодная Губа. Рассматриваемые водоёмы находятся в различных климатических условиях, что и определяет их характерные особенности, в т. ч. уровень развития кормовой базы рыб (рисунок 1).

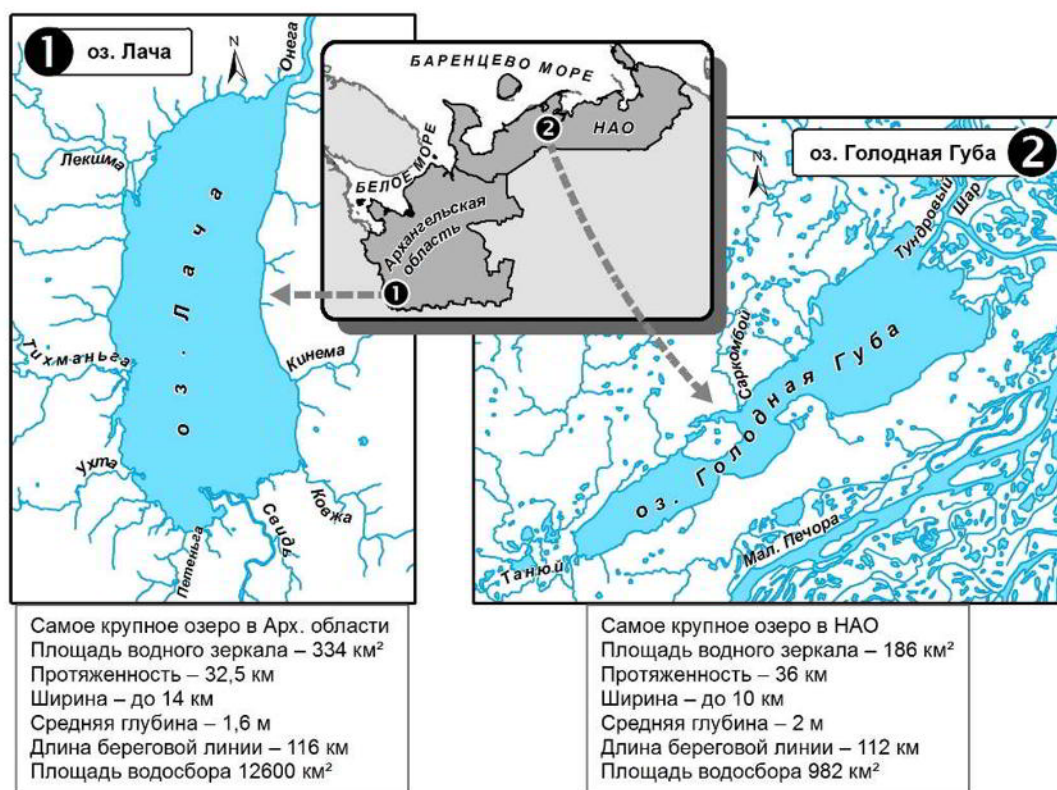


Рисунок 1 – Географическое расположение исследуемых водоёмов и их морфометрические характеристики (озёра Лача и Голодная Губа)

Озеро Лача имеет доледниковое происхождение, возникло на месте обширных приледниковых водоёмов в пределах юго-восточного склона Балтийского щита и претерпело последующие изменения в результате воздействия ледника (см. рисунок 1) [Козьмин, Шатова, 1997]. Озеро проточное, из притоков наиболее крупным является р. Свидь, впадающая в южную часть озера и дающая почти половину поверхностного стока. В северной части из озера вытекает р. Онега – одна из крупнейших рек Европейского северо-востока России [Гидрология озёр ..., 1979; Пекишева, Онищук, Тучина, 2007].

Озеро Голодная Губа расположено на восточной окраине Малоземельской тундры и имеет ледниковое происхождение. Протянувшись почти на 40 км вдоль Малой Печоры, озеро является одним из немногих водоёмов, где до сих пор ещё сохраняются условия нагула сиговых рыб. В 1989 г. озеро было включено в состав государственного природного заказника регионального значения «Нижнепечорский» [Озеро Голодная Губа ..., 2013]. Протока Большое Горло соединяет оз. Голодная губа с р. Печора (см. рисунок 1).

В августе 2017 г. были проведены гидробиологические исследования рассматриваемых озёр на мониторинговых станциях (рисунки 2, 3). Сбор и обработку зоопланктонных и бентосных проб проводили общепринятыми в практике гидробиологических исследований методами [Методика изучения биогеоценозов ..., 1975; Методические рекомендации ..., 1984; Пидгайко и др., 1968]. Таксономическую принадлежность организмов устанавливали при помощи соответствующих определителей [Определитель зоопланктона и зообентоса, 2010, 2016; Определитель пресноводных беспозвоночных, 1977].

В озере Лача зоопланктонная фауна была представлена 3 группами беспозвоночных, включавшими 44 вида гидробионтов, в т. ч. Rotatoria – 10, Cladocera – 20 и Copepoda – 14. Численность и биомасса зоопланктона составили 35610 экз./м³ и 0,814 г/м³. В летний период основную численность в равной доле создавали веслоногие (49,6 %) и ветвистоусые (48,5 %) ракообразные. Среди ветвистоусых ракообразных доминировали представители двух родов *Bosmina* и *Daphnia*, среди веслоногих – ювенальные формы Cyclopoida. Доля коловраток была незначительной и составляла 1,9 %, среди которых доминировали представители родов *Asplanchna* и *Euchlanis* (рисунок 2).

Состав донной фауны был представлен 7 группами гидробионтов, в т. ч. представителями червей (типы Nematoda, Annelida (подкласс Oligochaeta), моллюсков (класс Bivalvia), водных клещей (подкласс Acari) и насекомых (отряды Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera). Численность и биомасса зообентоса оз. Лача в период исследований составили соответственно 295 экз./м² и 0,14 г/м². Значительную численность в озере создавали личинки амфибиотических насекомых – хирономид, составлявшие половину (50,8 %) от её суммарного значения. В меньшем количестве были отмечены черви Nematoda и Annelida (20,3 и 18,7 % соответственно). Основной вклад в формирование биомассы внесли Annelida – 50,6 %, субдоминантной группой выступили личинки хирономид (42,6 % от общей биомассы) (рисунок 2).

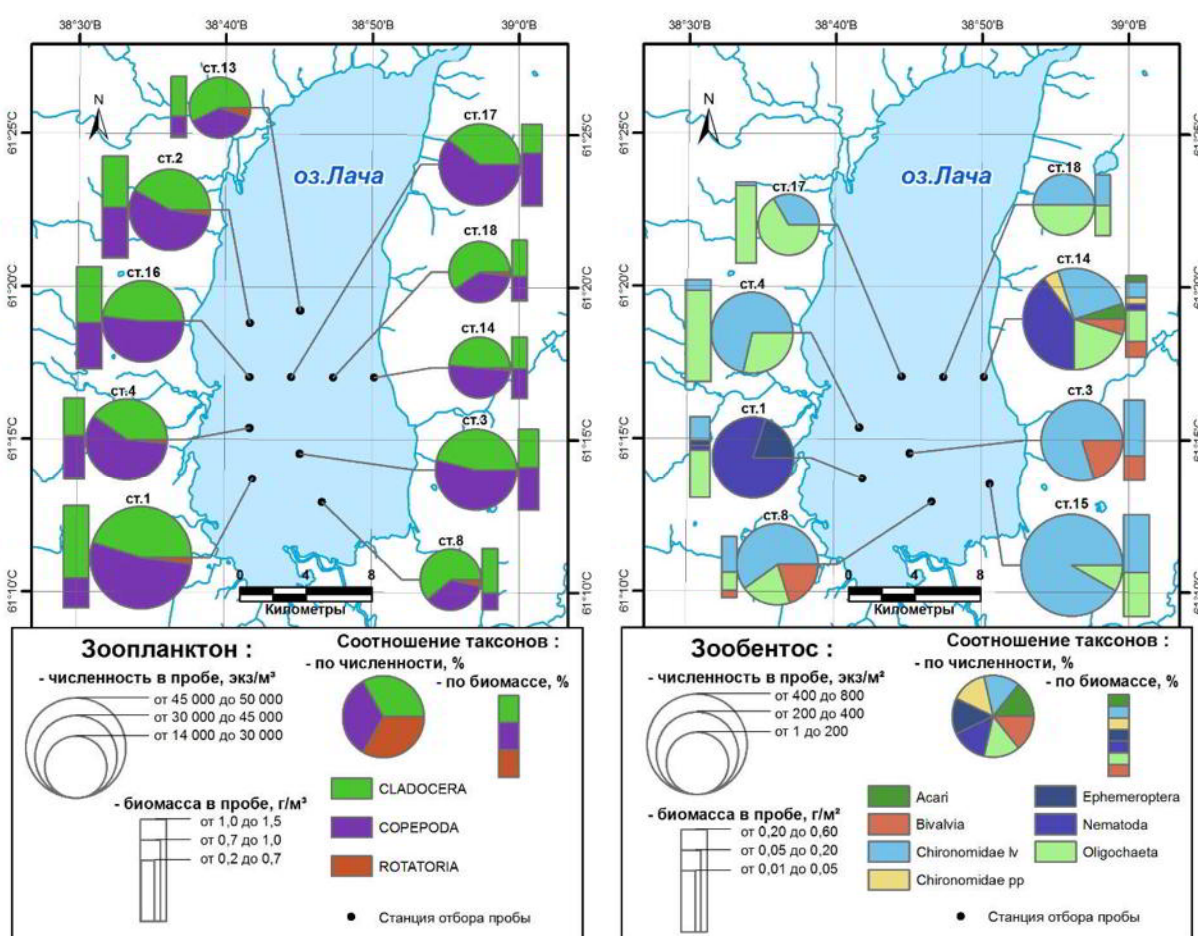


Рисунок 2 – Распределение численности и биомассы зоопланктонной и донной фауны оз. Лача в августе 2017 г.

Вклад различных групп зоопланктона в формирование общей биомассы различен. В пробах преобладали ветвистоусые ракообразные, среди которых представители родов *Daphnia* и *Bosmina* составляли более половины (55,4 %). Субдоминантами выступили веслоногие ракообразные, на их долю приходилось 43,9 % от суммарной биомассы зоопланктона. Роль одной из наиболее чувствительных к эвтрофированию групп зоопланктона в формировании биомассы незначительна и в основном представлена крупной коловраткой рода *Asplanchna*.

В озере Голодная Губа зоопланктонная фауна также была представлена 3 группами беспозвоночных, включавшими 42 вида гидробионтов, в т. ч. Rotatoria – 12, Cladocera – 19 и Copepoda – 11. Численность зоопланктов в августе 2017 г. составляла 18282 экз./м³ при биомассе 0,37 г/м³. Основной вклад в формирование как численности, так и биомассы внесли 2 группы – Copepoda (47,3 % от численности и 51,1 % от биомассы) и Cladocera (по 47,1 % от численности и биомассы). При этом значительные плотности среди ветвистоусых ракообразных создавали представители родов *Bosmina* и *Chydorus*. Среди веслоногих ракообразных наибольшие количественные показатели имели как их молодь (науплиальные и ювенальные стадии), так и взрослые формы – *Acanthocyclops bicuspidatus*. Коловратки были в основном представлены такими видами, как *Conochilus* sp., *Euchlanis* sp. и крупной *Asplanchna* sp. (рисунок 3).

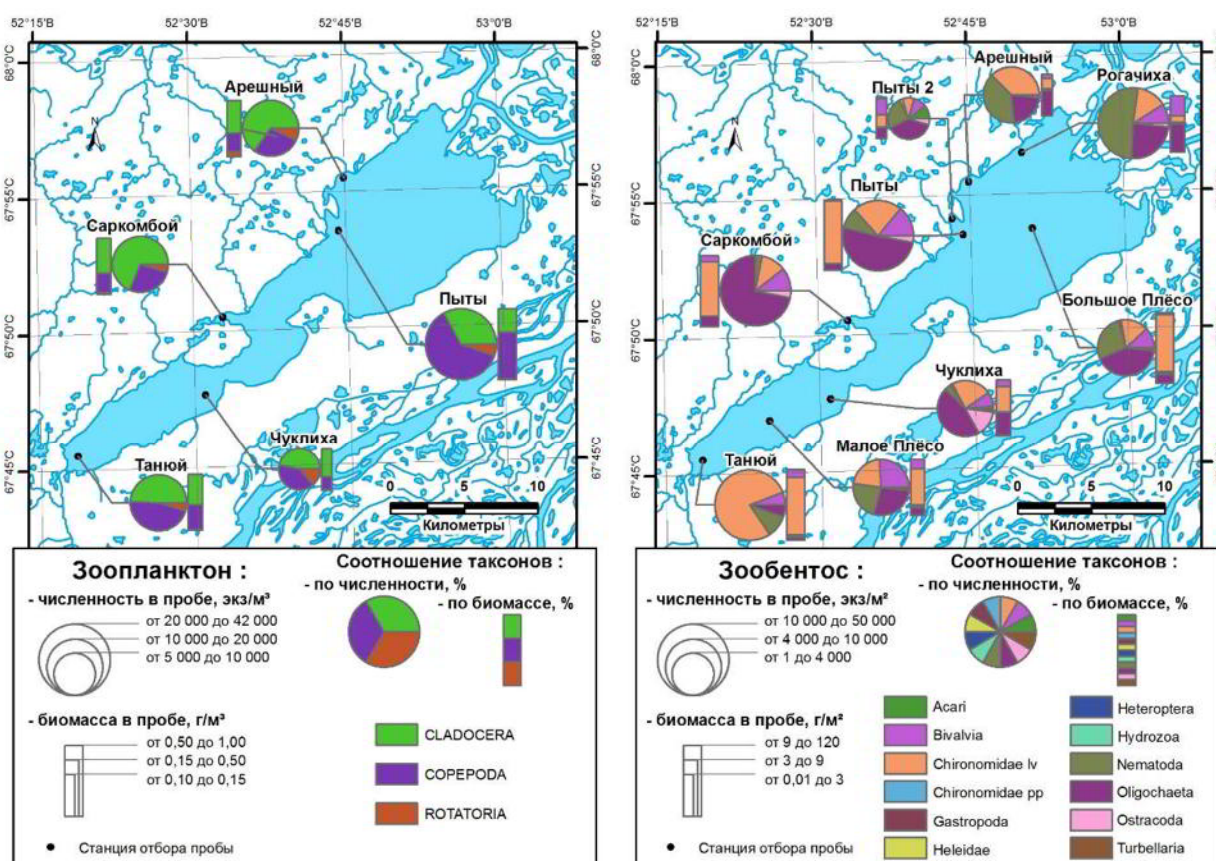


Рисунок 3 – Распределение численности и биомассы зоопланктонной и донной фауны оз. Голодная Губа в августе 2017 г.

Донное сообщество было представлено 12 группами животных: червями (Nematoda, Annelida (подкласс Oligochaeta), Platyhelminthes (класс Turbellaria), ракушковыми рачками, водными клещами, брюхоногими и двустворчатыми моллюсками, водными клопами, гидроидными кишечнополостными, личинками гелеид, а также личинками и куколками хирономид. Численность и биомасса бентофауны оз. Голодная Губа составили 18,1 тыс. экз./м² и 36,64 г/м² соответственно. Как по численности, так и по биомассе преобладали личинки хирономид, составлявшие 38,6 и 80,1 % соответственно (см. рисунок 3). В меньшем количестве были отмечены олигохеты (34,0 % от общей численности и 13,1 % от суммарной биомассы).

Исследования показали, что по видовому разнообразию зоопланктона, общему числу составляющих его таксономических групп и видов озёра Лача и Голодная Губа не имеют больших различий и характеризуются как кладоцерные. Зоопланктонные сообщества представлены типичными для водоёмов Северо-Запада видами и сходны по качественному составу с другими озёрами Архангельской области и Ненецкого автономного округа. Количест-

венную основу планктона обоих озёр составляют ветвистоусые и веслоногие ракообразные, формирующие наибольшие значения численности и биомассы. Эти показатели в оз. Лача вдвое выше по сравнению с оз. Голодная Губа, что определяется существенными различиями в их географическом положении.

Состав бентосных сообществ в исследованных пресноводных объектах сформирован схожими олигохетно-хирономидными комплексами. Основу бентофауны обоих водоёмов составляли беспозвоночные с амфибиотическим жизненным циклом, главным образом личинки хирономид, а также малощетинковые черви, нематоды и моллюски рода *Pisidium*. По количеству выявленных групп (таксономическое разнообразие) оз. Голодная Губа (12 групп) почти вдвое превосходит оз. Лача (7 групп). Еще большие различия выявлены при сравнении их количественных показателей – по численности в 60 раз, по биомассе – более чем в 250 раз.

По рыбохозяйственной оценке кормовой базы водоёмов, предложенной М. Л. Пидгайко с соавторами [Пидгайко и др., 1968], оз. Лача в августе 2017 г. по уровню развития зоопланктона для рыб-планктофагов характеризовалось как средnekормный водоём, оз. Голодная Губа – как малокормный. В то же время, бентофауна оз. Голодная Губа имела высокие количественные показатели и по рыбохозяйственной оценке водоём относился к весьма высококормным для рыб-бентофагов. Низкие количественные показатели донной фауны оз. Лача и снижение разнообразия в период проведения исследования, могут быть связаны с неблагоприятным гидрологическим режимом в 2017 г. в регионе, а также с массовым вылетом амфибионтов. Имеющиеся многолетние данные позволяют оценить оз. Лача как водоём со средним уровнем развития донной фауны, которая характеризуется достаточно высоким видовым разнообразием [Новоселов и др., 2017].

Библиографические ссылки

Гидрология озёр Воже и Лача (в связи с переброской северных вод в бассейн р. Волги). Л., 1979. 288 с.

Козьмин А. К., Шатова В. В. Рыбохозяйственная характеристика озёр Архангельской области. Архангельск, 1997. 80 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л.: Гос. НИИ озёр. и реч. рыб. хоз-ва, 1984. 34 с.

Новоселов А. П., Студёнов И. И., Козьмин А. К., Дворянкин Г. А., Завиша А. Г., Студенова М. А., Левицкий А. Л. Видовое разнообразие и динамика показателей кормовой базы рыб оз. Лача. Ч. 2. Зообентос // Arctic Environmental Research. 2017. Т. 17, № 3. С. 233-244.

Озеро Голодная Губа. Заказник «Нижнепечорский». Нарьян-Мар: ГБУК «Ненецкий краеведческий музей», 2013. 64 с.

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

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2: Зообентос / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 457 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 510 с.

Пекишева В. М., Онищук Р. П., Тучина О. Р. Оз. Лача // Поморская энциклопедия. Т. 2 / Природа Архангельского Севера. Архангельск, 2007. С. 276.

Пидгайко М. Л., Александров Б. М., Иоффе Ц. И., Максимова Л. П., Петров В. В., Саватеева Е. Б., Салазкин А. А. Краткая биолого-продукционная характеристика водоемов Северо-Запада СССР // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 205-225.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В. А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 319 с.

ДИНАМИКА РОСТА *DOLICHOSPERMUM FLOS-AQUAE* В ВОДОЕМАХ БОРЕАЛЬНОЙ ЗОНЫ

Развитие цианобактерии (ЦБ) *Dolichospermum flos-aquae* (Lyngb.) Breb. ex Born. Et Flah. Wackl. Hoffm. (Syn. = *Anabaena flos-aquae* Elenk.), вызывающей «цветение» воды в равнинных водоемах бореальной зоны, происходит в две стадии вегетативного роста: бентической и планктонной. Планктонные стадии развития ЦБ привлекают внимание исследователей в связи с участвовавшими случаями отравления водной среды токсичными метаболитами, выделяемыми после разрушения клеток [Apeldom et al., 2007; Волошко и др., 2008; Paerl, Huisman, 2009; Chorus, 2012; Корнева, Соловьева, 2014].

Анализ наших многолетних наблюдений «цветения» воды в Каньоне Ferry Lake на р. Миссури (штат Монтана, США) показал, что сроки массового развития ЦБ и уровень «цветения» в значительной степени определяются типом погоды. В годы с антициклональным типом погоды «цветение» воды начиналось на 1,5 недели раньше и было более продолжительным и мощным. В такие годы результаты биотестирования свидетельствовали о выраженной токсичности среды для организмов зоопланктона.

Методы наблюдений, отбора и анализа проб по гидробиологическим показателям изложены в нашем Руководстве [Федоров, Капков, 2000].

«Цветению» воды ЦБ обычно предшествует доминирование диатомовых водорослей *Asterionella formosa* Hass., *Fragilaria crotonensis* Ritt. *Navicula digitoradiata* (Greg.) A. S. в планктоне эвфотической зоны. Во время бентической стадии в иловых отложениях споры с конденсированной протоплазмой, покрытые толстыми оболочками, могут сохраняться в состоянии покоя длительное время. В период весенней гомотермии часть проросших спор, состоящих из нескольких клеток длиной 50-100 мк, конвективными потоками поднимается в эвфотическую зону. С прогревом воды в зоне фотосинтеза до 16-18 °С после весеннего пика водорослей, которые существенно исчерпали запасы основных биогенных элементов, особенно азота и фосфора, начинается интенсивный рост *D. flos-aquae*, и биомасса популяции во время «цветения» достигает 80-90 % от биомассы планктона. На фоне дефицита азота и фосфора в воде ЦБ получает преимущество в росте за счет высокой скорости деления трихомов и клеток. Приспособленность к дефициту биогенных элементов у *D. flos-aquae* связана с потребностью в минимальных клеточных квотах нитратного азота и с использованием накопленных клетками фосфатов в период развития в придонных слоях водоема. Во время массового развития *D. flos-aquae* потребляет нитратный азот, а также атмосферный азот в результате N-фиксации [Tilman et al., 1986; Reynolds, 1998; Paerl, 2008].

При анализе проб было установлено, что популяция *D. flos-aquae* во время планктонной стадии развития представляла собой систему гетероцитных трихомов, включающую вегетативные клетки разной степени зрелости, гетероцисты и акинеты, при этом размеры вегетативных клеток в период «вспышки» численности существенно различаются. В период «цветения» в планктоне присутствуют три основных возрастных состояния клеток: молодые – полушаровидные, образующиеся после цитотомии и расположенные в трихомах парами; зрелые – практически шаровидные; клетки в состоянии цитотомии с зачатками перегородок. Если в начале массового развития в пробах доминировали спиралевидные нити преимущественно с молодыми клетками и клетками в состоянии цитотомии, то по мере роста популяции преобладают объемно-спиралевидные трихомы с гетероцистами и акинетами длиной 500-700 мк, которые в конце фазы «цветения» распадаются на фрагменты длиной от 50 до 120 мк. В течение «цветения» в популяции *D. flos-aquae* заметно меняется соотношение молодых и зрелых вегетативных клеток, а также количе-

ство гетероцист и акинет. Акинеты с бесцветной или желтоватой гладкой оболочкой обычно располагаются в трихомах поодиночке. При этом на фоне резкого распада вегетативных клеток к концу фазы «цветения» количество гетероцист в популяции снижается, а число акинет резко возрастает (таблица).

Рост популяции *D. flos-aquae* продолжается в течение трех недель. С увеличением температуры воды в поверхностном слое до 20-22 °С «цветение» воды прекращается и происходит резкое, подобно «цепной» реакции, разрушение вегетативных клеток (рисунок).

Таблица – Соотношение клеток в гетероцитных трихомах популяции *D. flos-aquae* во время «цветения воды», %

Время «цветения»	Молодые клетки	Зрелые клетки	Состояние цитотомии	Гетероцисты	Акинеты
15.06	76,0	9,4	13,6	1,0	0
20.06	69,1	14,5	15,2	1,2	0
25.06	64,8	20,7	11,6	2,4	0,5
30.06	43,9	40,3	8,7	3,1	4,0
05.07	32,6	30,2	2,1	1,9	13,2
10.07	15,2	39,0	2,0	1,7	22,1
15.07	11,3	37,4	0,9	1,8	28,6

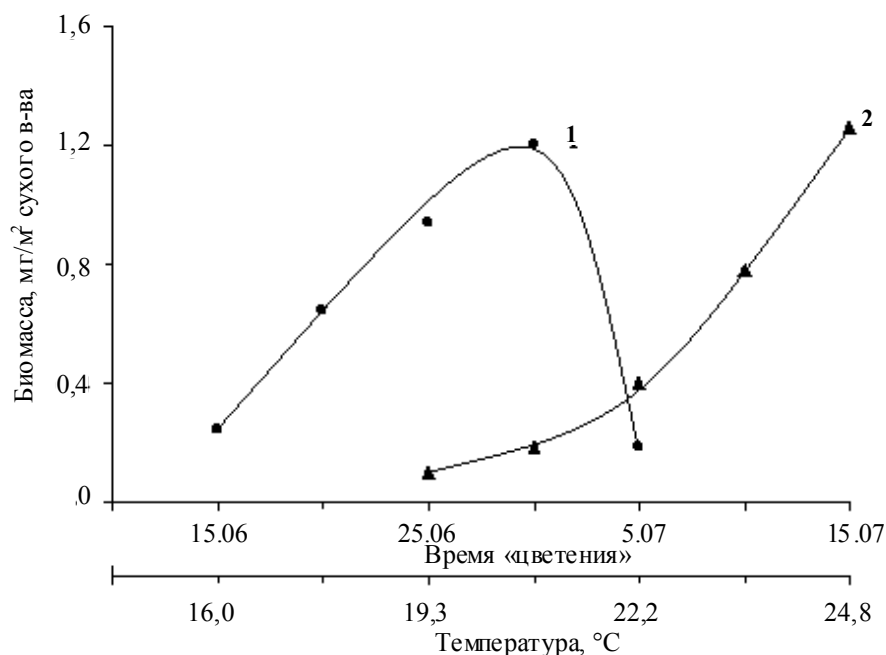


Рисунок – Динамика биомассы цианобактерий, время «цветения» и температура воды в Canyon Ferry Lake

1 – *D. flos-aquae*, 2 – *Aphonizomenon flos-aquae*

Процесс распада клеток начинался с фрагментации длинных нитей трихомов. Во вновь образовавшихся фрагментах оболочки вегетативных клеток разрушались и содержимое клеток активно потребляли подвижные диатомовые водоросли *Navicula* sp., которые окружали поврежденные клетки. Вполне вероятно, что триггером «цепной» реакции разрушения зрелых вегетативных клеток является, наряду с ростом температуры в поверхностном слое, выделяемые после разрушения клеток вторичные метаболиты, способные регулировать рост собственной популяции. Лизис клеток *D. flos-aquae* и последующая смена доминирующего в планктоне вида происходит под воздействием биотических и абиотических факторов [Wiegand, Pflugmacher, 2005].

Ранее было показано, что прижизненно выделяемые метаболиты содержат комплекс ферментов, который регулирует клеточный цикл и развитие собственной популяции особенно на стадии «цветения». У *Anabaena variabilis* максимальное содержание ферментного комплекса способного расщеплять пептидогликан клеточной стенки приходится на фазу экспоненциального роста. Литический комплекс выделяется в среду только при делении или разрушении клеточных оболочек и наиболее активно действует на старые клетки [Ермакова и др., 1977].

На конечной стадии «цветения» одним из процессов автолиза клеток ЦБ может быть фотоокисление, которое сенсibiliзируется хлорофиллом [Погосян, 2003]. Деградация хлорофилла и увеличение доли феофитина может ускорять процесс деградации клеток цианобактерий [Капков и др., 1996].

Резкому прекращению «цветения» *D. flos-aquae* в результате деградации клеток способствуют некоторые гетеротрофные бактерии и цианофаги, которые атакуют поврежденные клетки цианобактерии и клетки с ослабленным иммунитетом [Громов, 1976; Rai et al., 2000].

Доминирование *D. flos-aquae* в летнем комплексе планктонного сообщества, за счет способности осуществлять максимальный рост, обусловлено тем, что в процессе эволюционного формирования жизненных стратегий у нее появились свойства, которые сложились в сложную комбинацию приспособительных признаков, каждый из которых у других видов в сообществе имеется лишь по отдельности. В то же время резкое увеличение численности и биомассы одного вида нарушает функциональное равновесие в планктонном сообществе, упрощая его структуру, что проявляется в обострении конкуренции между партнерами. В водных экосистемах обмен информацией между особями популяции и межпопуляционные взаимоотношения происходят посредством метаболитов, выделяемых в окружающую среду. «Вспышка» численности отдельного вида и последующее резкое отмирание клеток сопровождается выделением в среду высоких концентраций токсичных метаболитов. В результате в биотическом сообществе происходит стрессовая ситуация и нарушение информационного поля, которая приводит к разбалансировке связей между партнерами, изменению структуры сообщества и последующей смене доминирующего вида.

Библиографические ссылки

Волошко Л. Н., Плющ А. В., Титова Н. Н. Токсины цианобактерий (Cyanobacteria, Cyanophyta) // Альгология. 2008. Т. 18, № 1. С. 3-20.

Громов Б. В. Микроорганизмы – паразиты водорослей / Л.: ЛГУ, 1976. 160 с.

Ермакова Л. Р., Никитина К. А., Гусев М. В. Возрастные изменения ультраструктуры клеток *Anabaena variabilis* // Микробиология. 1977. Т. 46. С. 324.

Капков В. И., Александер Г., Александер М. «Цветение» воды синезелеными водорослями в Каньон Ферри Лейк // Эколого-физиологические исследования водорослей и их значение для оценки состояния природных вод. Ярославль, 1996. С. 44-45.

Капков В. И., Лихачева Н. Е., Фёдоров В. Д. Функциональные стратегии синезеленых водорослей и «цветение» воды // Бюллетень МОИП. М., 2009. Т. 114. Вып. 3. С. 411-417.

Корнева Л. Г., Соловьёва В. В. Фитопланктон и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Вода: химия и экология. 2014. № 8, С. 24-29.

Погосян С. И. Состояние растительных организмов в природных условиях и окислительное повреждение фотосинтетического аппарата: дис. ... докт. биол. наук. М., 2003. 53 с.

Федоров В. Д., Капков В. И. Руководство по гидробиологическому контролю качества природных вод. М.: МГУ, 2000. 120 с.

Apeldoorn M. E., Egmond H. P., Speifers G. J., Bakker G. J. Toxin of Cyanobacteria // Mol. Nutr. Food Res. 2007. Vol. 51. P. 7-60.

Chorus I. Current approaches to cyanotoxin risk assessment, risk management and regulations in different countries. Dessau: Federal Environmental Agency, 2012. 147 p.

- Paerl H. W. Nutrient and other environmental controls of harmful cyanobacterial blooms along freshwater-marine continuum // Adv. Exp. Ved. Biol. 2008. № 619. P. 216-241.
- Paerl H. W., Huisman J. Climat-Blooms like is hot // Science. 2008. № 320. P. 57-58.
- Rai A., Bergman B., Rasmussen U. Cyanobacteria in Symbiose / Boca Raton. FL USA: Rluwer Publication, 2000. 458 p.
- Reynolds C. S. What factors influence the species composition of phytoplankton in lakes of different trophic status // Hydrobiologia. 1998. № 369/370. P. 11-26.
- Tilman D., Kiesling D., Sterner R., Keham S., Johnson F. Green, bluegreen and diatom algae: taxonomic difference in competitive ability for phosphorus, selicon and nitrogen / Arch. Hydrobiol. Bd 106 h4. 1986. P. 473-485.
- Wiegand C., Pflugmacher S. Ecotoxicological effects of selected cyanobacterial secondary metabolites a short review // Toxicol. and Applied Pharmacol. 2005. № 203. P. 201-218.

УДК 597:591.524.12(261.24)

Е. М. Карасева

(Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия)
karasiova@rambler.ru

СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ИХТИОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ

Видовое разнообразие ихтиопланктона прибрежной зоны Юго-Восточной Балтики заметно выше, чем в глубоководной части моря, что во многом определяется более высокой изменчивостью условий среды и относительно большим количеством различных местообитаний. За 1992-2017 гг. в составе ихтиопланктонного комплекса прибрежного мелководья в Калининградском секторе ИЭЗ РФ обнаружено 17 видов личинок рыб [Karasiova, Ivanovich, 2008; Karasiova, 2016], в то время как в ихтиопланктон глубоководных балтийских впадин входят 4-6 видов икринок и личинок рыб от нереста в этой части моря [Грауман, 1980; Карасева, 2008].

К наиболее значимым факторам среды, влияющим на размножение рыб в этом районе моря, следует отнести следующие: 1) сезонная изменчивость термического режима; 2) разнообразие донных субстратов (песок, гравий, галька, булыжник, ил, морские водоросли; 3) градиент глубин от 0,5 до 60 м, сопровождающийся изменениями окружающих условий; 4) чередование прибрежного апвеллинга и даунвеллинга.

В зависимости от сроков размножения виды рыб, нерестящиеся в районе прибрежного мелководья, могут быть отнесены к следующим группам: 1) зимненерестующие (люмпенус *Lumpenus lampretaeformis*, маслюк *Pholis gunnellus*); 2) весенненерестующие (весенняя раса сельди *Clupea harengus membras*, большая песчанка *Hyperoplus lanceolatus*); 3) летненерестующие (камбала-тюрбо *Psetta maxima*, бычок черный *Gobius niger*); 4) осенненерестующие (осенняя раса сельди). Некоторые виды имеют очень длинный нерест, охватывающий несколько сезонов. В частности размножение бычка малого *Pomatoschistus minutus* в современный период может начинаться в конце мая, достигать пика в июле и заканчиваться в конце октября.

По типу субстрата, на который откладывается донная икра, выделяют следующие экологические группы: фитофилы (весенненерестующая сельдь, липарис *Liparis liparis*, сарган *Belone belone*); литофилы (маслюк, бычок черный; бычок-буйвол *Taurulis bubalis*); псаммофилы (песчанки большая и малопозвонковая *Ammodytes tobianus*).

Нерестовые участки бычков рода *Pomatoschistus*, использующих пустые раковины моллюсков [Калинина, 1976], могут быть сопряжены как с биоценозом мидий *Mytilus edulis* на каменистых грунтах, так и с биоценозом моллюска *Macoma baltica* на песчаном субстрате. Это служит предпосылкой для их широкого распространения, особенно бычка малого, в зоне прибрежного мелководья. В особую группу входят представители семейства Syngnathidae, вынашивающие икру на теле самца: либо в выводковой сумке (длиннорылая морская игла *Syngnathus typhle*), либо в специальном желобке (змеевидная игла *Nerophis ophidian*).

Личинки рыб, откладывающих донную икру, проходят через ранние стадии онтогенеза в мелководной прибрежной зоне (от 0,5-1 м до 40-50 м). Изредка они могут быть встречены в глубоководных районах в результате их выноса сгонными течениями при развитии апвеллинга, возникавшего у побережья Юго-Восточной Балтики под воздействием ветров восточных румбов.

Из числа видов, размножающихся в глубоководных впадинах, только личинки речной камбалы *Plathichthys flesus* весной и икра и личинки шпрота *Sprattus sprattus balticus* летом могли иногда в довольно большом количестве присутствовать в прибрежной зоне. При доминировании нагонных явлений, возникающих при развитии даунвеллинга, личинки камбалы, как и икра, а в особенности личинки и личинко-мальки шпрота, транспортировались в зону прибрежного мелководья.

Пространственная динамика видового разнообразия в прибрежной зоне зависела главным образом от мозаичного расположения различных типов донных субстратов.

Сезонная динамика видового богатства характеризовалась июльским пиком (8-9 видов из семейств Gobiidae, Ammoditidae, Syngnathidae, Belonidae, Scopthalmidae и др.) и минимумом в феврале-марте и октябре-ноябре (1-3 вида личинок рыб). Летом наиболее многочисленными в прибрежной зоне были личинки бычков семейства Gobiidae, в первую очередь бычок малый, а также бычок обыкновенный *P. microps*. Осенью в ихтиопланктоне, как правило, присутствовал только бычок малый, изредка личинки осенне-нерестующей сельди. Численность бычка малого в прибрежной зоне увеличивалась при преобладании нагонных явлений (даунвеллинг), блокирующих проникновение вод из холодного промежуточного слоя. За период июльских наблюдений с 1994 по 2017 г. наиболее высокая численность бычка малого была отмечена в 2000г.: в среднем 29.4 экз./м² в зоне глубин от 1 до 50 м, максимум 166 экз./м².

Сопоставление оценок видового разнообразия по индексу Шеннона за июль 80-х годов прошлого века и за 1992-2007 гг. показало значительное снижение этого индекса: с 1,66 в начале 80-х годов до 1,2 в современный период. Это снижение определялось тем, что в 80-е годы два вида личинок рыб в летний сезон имели примерно равную численность: бычок малый и малопозвонковая песчанка [Грауман, Лишева, 1990]. В современный период только бычок малый имел статус доминанта.

Анализ литературных данных по сезонной встречаемости и максимальной численности личинок рыб указывает на присутствие долговременных трендов в динамике этих показателей. В настоящее время уменьшилась численность личинок рыб от зимнего нереста при росте количества личинок бычков семейства Gobiidae с летним пиком размножения. В частности, отсутствовали личинки люмпенуса, встречавшиеся в 1946-1955 гг. в декабре и марте [Mankowski, 1955, 1959]. Сократилась численность и продолжительность встречаемости личинок маслюка: соответственно январь-апрель, июнь в 1946-1955 гг. и март в современный период. По сравнению с 1946-1955 гг. заметно увеличилась численность личинок бычка малого, а сроки их первого появления в ихтиопланктоне сместились с июня на май. В современный период отмечено также сокращение количества личинок весенне-нерестующей сельди на морских нерестилищах вдоль побережья, а также личинок малопозвонковой песчанки, что, возможно, связано наряду с уменьшением прозрачности воды также и с усилением штормовой активности. В число факторов, определивших доминирование личинок gobiид в конце 90-х – начале 2000-х годов, по-видимому, можно включить способность этих видов использовать для размножения различные типы нерестовых субстратов, а также рост эвтрофикации в условиях повышения температуры воды в прибрежных водах Юго-Восточной Балтики в рассматриваемый период.

Библиографические ссылки

Грауман Г. Б. Экологические особенности воспроизводства пелагофильных рыб в Балтийском море // *Fischerei-Forschung*, 1980. Т. 18, № 2. С. 77-88.

Грауман Г. Б., Лишева К. М. Характеристика нереста рыб в прибрежной зоне литовского побережья Балтийского моря // *Fischerei-Forschung*, 1990. Т. 28, № 2. Р. 44-46.

Калинина Е. М. Размножение и развитие гобиид Азовского и Черного морей. Киев: Наукова думка, 1976. 120 с.

Карасева Е. М. Многолетняя динамика разнообразия ихтиопланктона в открытой части Юго-Восточной Балтики // *Зоологический журн.* 2009. Т. 88, № 10. С. 1222-1229.

Karasiova E. M. Ichthyoplankton biodiversity in the deep-water and coastal parts of the South-eastern Baltic. Consequences of environment changes // *Baltic and Black Sea / Ecological perspectives, biodiversity and management*. New York: Nova publishers, 2016. P. 23-45.

Karasiova E. M., Ivanovich V. M. Seasonal and year-to-year variability of ichthyoplankton assemblage diversity indices in the coastal zone of the South-Eastern Baltic under influence of spatial – temporal environment dynamics// *ICES CM*, 2007. E:08. 20 p.

Mankowski W. Badania planktonowe na poludniowym Baltyku w roku 1951 // *Prace MIR*. 1955. № 8. Р. 197-234.

Mankowski W. Badania makroplanktona poludniowego Baltyku w latach 1952-1955. // *Prace MIR*. 1959. № 10/A. Р. 69-130.

УДК 597.591. 524.12(261.24)+551.46

Е. М. Карасева¹, Е. Е. Ежова²

(¹Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия;

²Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия)

karasiova@rambler.ru

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОКАЗАТЕЛЕЙ РАЗНООБРАЗИЯ ИХТИОПЛАНКТОНА В ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ БАЛТИКИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ УСЛОВИЙ СРЕДЫ

Видовое разнообразие биоты в природных экосистемах во многом определяется условиями обитания [Алимов, 2001]. Специфической особенностью Балтийского моря является чередование спорадического обновления глубинных вод под влиянием адвекций соленых и насыщенных кислородом североморских вод с развитием стагнационных условий с истощением кислорода, а нередко также и понижением солености [Zhurbas, Paка, 1997].

Сообщество пелагофильных рыб, размножающихся в глубоководной Гданьской впадине, включает только 4 вида: треска (*Gadus morhua callarias*), речная камбала (*Platichthys flesus*), морской налим (*Enchelyopus cimbrius*) и балтийский шпрот (*Sprattus sprattus balticus*) [Грауман, 1980].

В начале сезона размножения (март-апрель) нерест и развитие ранних онтогенетических стадий этих видов (икра, личинки) происходит в пределах или ниже перманентного галоклина. По данным за вторую половину XX века была документирована значительная межгодовая изменчивость показателей общего разнообразия Шеннона в ихтиопланктонном комплексе в связи с различием трендов в многолетней динамике численности этих видов [Карасева, 2009]. Современные исследования за март-апрель 1994, 1998, 1999, 2016 и 2017 гг. позволяют проследить, как изменялись показатели разнообразия ихтиопланктона в зависимости от состояния окружающей среды после перестройки балтийской экосистемы в начале 90-х годов. Весной 1998 г. и 1999 г. в условиях преобладания стагнации были отмече-

ны наиболее низкие показатели общего разнообразия. Гидрографический режим Гданьской впадины в эти годы характеризовался развитием придонной гипоксии, неблагоприятной для размножения пелагофильных демерсальных рыб. Значения показателя разнообразия Шеннона в эти годы составляли соответственно 0,134 и 0,083 для икры рыб и 0,031 и 0,087 для личинок рыб. Нерест весной 1994, 2016 и 2017 гг. проходил после того, как в придонные слои Гданьской впадины проникли воды так называемых больших балтийских затоков (MBIs). Это событие создало в целом благоприятную абиотическую среду для выживания икры и личинок рыб. В апреле 1994 г., после предшествующего большого затока, индекс Шеннона был заметно выше, чем в годы стагнации, в первую очередь для икринок рыб (0,844), но с более низким значением для их личинок (0,328). Довольно высокие значения были отмечены также в 2017 г. соответственно 0,446 и 0,504 для икры и личинок рыб. Самый высокий уровень общего разнообразия ихтиопланктона был выявлен в марте-апреле 2016 г.: 1,422 и 1,053 для икры личинок рыб соответственно. Кроме того, весной этого года ихтиопланктонный комплекс характеризовался самым низким показателем доминирования по Симпсону. Этот индекс составил только 0,522 для икринок и 0,546 для личинок рыб, в то время как его максимальные значения в 1998 г. достигали 0,969 и 0,994. В течение всех рассматриваемых лет наиболее высокую численность весной имели икра и личинки шпрота, который был видом – доминантом в ихтиопланктонном комплексе. Низкий показатель общего разнообразия и высокий индекс доминирования по Симпсону в 1998 г. и 1999 г. был вызван крайне низким уровнем численности икры и личинок всех видов, кроме шпрота. Увеличение показателя разнообразия и падение индекса доминирования в годы адвекций были следствием успешного нереста и довольно высокой численности всех видов, входящих в ихтиопланктонный комплекс. Особенно заметный рост численности был отмечен для икры и личинок речной камбалы, что наблюдалось впервые за многие годы наблюдений. Учитывая, что в апреле 1994 г. второе место по численности занимала икра морского налима, то можно говорить о смене вида-субдоминанта в ихтиопланктонном комплексе в современный период. Улучшение условий размножения пелагофильных рыб в Гданьской впадине в 2016 г. и 2017 г. произошло под влиянием крупных затоковых событий, имевших место в конце 2014 г., а также в 2015 г. и 2016 г. [Дубравин и др., 2017; Кречик и др., 2017]. В конце марта 2016 г. соленость в Гданьской впадине на глубине 100 м достигла 14,2 PSU, заметно превысив среднемноголетний уровень за современный период наблюдений. Более сильное влияние современных затоков североморских вод на успешность размножения рыб по сравнению с затоком 1993 г., видимо, определялось различиями в предшествующем состоянии абиотической среды в придонных слоях Гданьской впадины. Весной 1994 г. адвективные воды поступили в этот район на фоне предшествующего сильного понижения придонной солености [Зезера, 2002]. Начиная с конца 2014 г. в результате возросшей частоты больших затоков высокая соленость и в целом благоприятные условия размножения пелагофильных рыб сохранялись в Гданьской впадине также на протяжении 2016 г. и 2017 г.

Библиографические ссылки

Алимов А. Ф. Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб и в экосистемах пресноводных водоемах разной продуктивности // Известия РАН. Серия Биология. 2001. № 1. С. 87-95.

Грауман Г. Б. Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // *Fischerei-Forschung*. 1980. № 18, 2. Р. 77-81.

Дубравин В. Ф., Капустина М. В., Кречик В. А. Термохалинная структура и циркуляция вод // Система Балтийского моря. М.: Научный мир, 2017. С. 58-80.

Зезера А. С. Многолетние изменения гидрологических характеристик глубинных вод Юго-Восточной Балтики (1980-2000) // Пром.-биол. исслед. АтлантНИРО в 2000-2001 годах. Калининград: АтлантНИРО, 2002. Т. 2. С. 7-12.

Карасева Е. М. Многолетняя динамика разнообразия ихтиопланктона в открытой части Юго-Восточной Балтики // Зоологический журн. 2009. Т. 88, № 10. С. 1222-1229.

Кречик В. А., Капустина М. В., Дубравин В. Ф. Современное состояние придонного слоя Гданьской впадины вследствие влияния больших затоков в 2015-2016 гг. // Матер. V Балтийского морского форума Всерос. конф. / Водные биоресурсы, аквакультура и экология водоемов. Калининград: КГТУ, 2017. С. 188-192.

Zhurbas V. M., Paka V. T. Mesoscale thermohaline variability in the Eastern Gotland Basin following the 1993 major Baltic inflow // J. Geophys. Res. 1997. Vol. 102, № C9. P. 20917-20926.

УДК 574.583:574.623

Е. В. Карпешук
(Челябинский государственный
университет, Челябинск, Россия)
karpeshuk.ekater@mail.ru

СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ ЗООПЛАНКТОНА СТРАТИФИЦИРОВАННЫХ ОЗЁР ЧЕЛЯБИНСКОЙ ОБЛАСТИ РАЗНОГО ТРОФИЧЕСКОГО СТАТУСА

Вода является ценнейшим природным ресурсом. Рост городов, развитие промышленности, сельского хозяйства, усиление рекреационной нагрузки привело к тому, что сегодня проблема обеспечения чистой питьевой водой встаёт наиболее остро. Для своевременного обнаружения негативного воздействия человеческого общества на окружающую среду предусмотрена система экологического мониторинга – комплекса наблюдений, которые позволяют оценить текущие изменения в экосистеме и спрогнозировать её будущее состояние и способность к самоочищению [Семин, 2001]. Представляется, что система экологического мониторинга водных объектов должна быть сориентирована на выявление признаков изменений в сообществе, учитывать особенности его функционирования и при этом быть построена таким образом, чтобы охватывать все основные компоненты водного биоценоза, в частности зоопланктон. Использование зоопланктона для целей экологического мониторинга представляется перспективным, так как данный компонент быстро реагирует на изменения в функционировании экосистемы и именно от него зависит потребительское качество водной среды.

Челябинская область богата глубоководными озерами-объектами питьевого водоснабжения, которые на данном этапе развития человеческой цивилизации испытывают сильное антропогенное воздействие и нуждаются в проведении регулярного грамотного экологического мониторинга. Одной из их особенностей является вертикальная неоднородность, связанная с поступлением света и биогенов, аэрацией, перемещением донных осадков под действием силы тяжести [Речкалов, Голубок, 2011]. Тем не менее, программа гидробиологического контроля предполагает, главным образом, разовое либо сезонное изучение таксономической структуры зоопланктона. Такая система наблюдений не позволяет в полной мере оценить уже существующие изменения и спрогнозировать будущие. Для этих целей на наш взгляд наиболее подходит такой показатель как суточные вертикальные миграции. Механизм суточных вертикальных миграций весьма сложен и отражает воздействие комплекса экологических факторов, таких как, прежде всего, свет и температура, которые являются ключевыми факторами в глубоководных озёрах, в конкретный период времени. Можем сказать, что суточные вертикальные миграции позволяют оценить вертикальное перераспределение и трансформацию веществ в водных экосистемах, соответственно определить направленность потока вещества и энергии и принять меры по ликвидации негативных последствий человеческой деятельности.

По суточным вертикальным миграциям накоплен достаточно обширный фактический материал [Николаев, 1952; Семенченко, Разлуцкий, 2009], однако для нашей области исследований такого рода не выявлено.

Потому было принято решение провести анализ суточных вертикальных миграций зоопланктона некоторых глубоководных водоёмов Челябинской области.

В качестве модельных водоемов были выбраны озера Увильды, Большой Кисегач и Малый Теренкуль. Выбор данных озёр обусловлен тем, что они характеризуются исторически схожими условиями и различаются по трофическому статусу. Оз. Увильды – олиготрофный водоём. Трофический статус озер Большой Кисегач и Малый Теренкуль претерпел изменение в связи с различной степенью антропогенной нагрузки за время функционирования санатория «Большой Кисегач» и на данный момент характеризуется как мезотрофный и гипертрофный соответственно [Захаров, 2010]. Для кислородного режима озёр Увильды и Большой Кисегач характерно перенасыщение, для оз. Малый Теренкуль наблюдается перенасыщение кислородом поверхностного слоя воды и его дефицит вплоть до отсутствия в придонном слое. Для всех изучаемых водоёмов характерно наличие термической стратификации в летнее время.

Исходные материалы на оз. Большой Кисегач были собраны 13-14 августа 2011 г., на оз. Малый Теренкуль – 25-26 августа 2013 г., на оз. Увильды – 26-27 августа 2017 г. Отбор проб проводился в центральной части водоема. Примерное положение станций показано на рисунке. Глубина на станциях составила 30 м на оз. Большой Кисегач, 15 м – на оз. Малый Теренкуль и 32,5 м – на оз. Увильды.

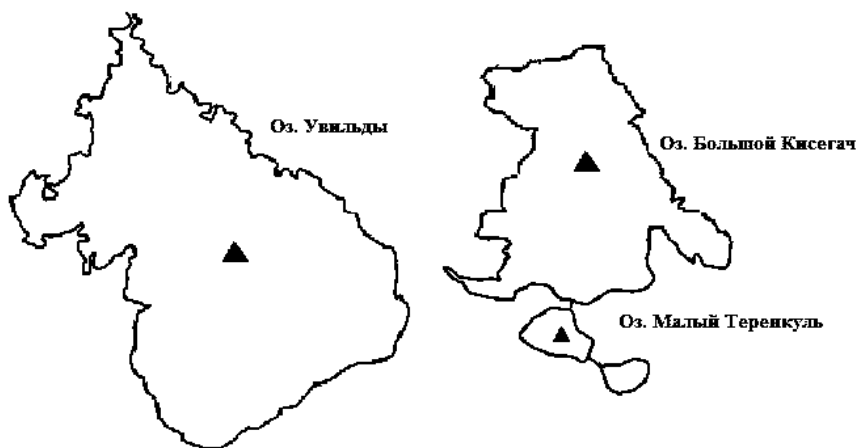


Рисунок – Положение станции отбора проб

Отбор проб проводили послойно стандартной количественной сетью Джеди (диаметр верхнего кольца 18 см, нижнего – 24 см, фильтрующий материал – газ № 64). Горизонты выделяли с учётом температурной стратификации. На оз. Увильды выделили горизонты с интервалом 5 м, на озерах Малый Теренкуль и Большой Кисегач – 3 м. Пробы фиксировались 4 %-ным раствором формалина.

Периодичность отбора проб составляла 4 часа, начиная с 08:00 ч утра. Всего было осуществлено 7 серий отбора на озерах Большой Кисегач и Увильды, 5 серий – на оз. Малый Теренкуль в связи с неблагоприятными погодными условиями.

Всего, в результате проведенных исследований, было отобрано 137 количественных проб.

Видовой состав определялся с использованием соответствующей литературы.

В процессе разбора пробы производили подсчет численности, биомассы и индивидуальной биомассы. Для оценки численности применялся стандартный счетный метод [Методические рекомендации ..., 1984]. Для определения биомассы – таблицы средних весов с учетом размера организмов Ф. Д. Мордухай-Болтовского [Мордухай-Болтовской, 1975]. По полученным данным строили диаграммы, отражающие вертикальное распределение зоопланктона в разное время суток, а также графики вертикального распределения их индивидуальной биомассы. Результат разбора проб представлен в таблице.

Таблица – Количество видов основных таксономических групп исследуемых озёр

Озеро	Надотряд Cladocera	Подкласс Copepoda	Тип Rotifera	Всего видов
Увильды	10	4	7	21
Большой Кисегач	8	5	7	20
Малый Теренкуль	6	2	10	18

В видовом составе оз. Увильды преобладают ветвистоусые рачки (48 %), веслоногие раки и коловратки представлены 19 и 33 % видов соответственно. По численности преобладают ракообразные. В видовом составе оз. Малый Теренкуль однозначно преобладают коловратки (59 %), ветвистоусые рачки представлены 29 % видов, а веслоногие раки – 12 %. Однако по численности преобладают веслоногие рачки (62 %) и коловратки (37 %). Ветвистоусые рачки представлены лишь единичными экземплярами. В зоопланктонном комплексе оз. Большой Кисегач мы наблюдаем иную картину. Все группы представлены в видовом составе поровну (25-30 %). По численности так же, как и в оз. Малый Теренкуль однозначно доминируют веслоногие рачки (74 %). Ветвистоусые рачки составляют значительную долю от общей численности (22 %), в то время как коловратки составляют менее 4 % от общей численности.

Диаграммы суточной динамики вертикального распределения зоопланктеров показали, что организмы зоопланктона исследуемых водоемов подвержены как прямым, так и обратным суточным вертикальным миграциям.

В зоопланктонном комплексе озер присутствуют дневные, сумеречные и ночные мигранты. В основном крупные особи являются активными мигрантами.

Имеются различия в характере суточным вертикальных миграций у разных возрастных стадий, что мы отмечаем, характеризуя суточные миграции циклопид.

Анализируя факторы, оказывающие влияние на поведение зоопланктеров, отмечаем «стандартные» – пресс хищников, конкуренцию, свет. Для исследуемых озёр характерны и специфические факторы. Во-первых, термическая стратификация. Термоклин является нижней границей распространения для *D. brachiurum* и *E. graciloides*.

Во-вторых, трофический статус. Трофический статус водоема, как показало проведенное исследование, является ведущим фактором в водоёмах Челябинской области. Он оказывает воздействие не только на видовой состав, но и на поведение некоторых зоопланктеров. Эталонным водоёмом является оз. Увильды. Для него характерны типичные миграции представителей зоопланктона. С изменением трофического статуса меняется и поведение зоопланктеров. Обогащение вод биогенами приводит к деформации озерной экосистемы, в ней начинают доминировать зеленые и сине-зеленые планктонные водоросли, активно нарастают водоросли перифитона; происходит нарушение кислородного, термического и светового режима, в результате чего организмам зоопланктона приходится приспосабливаться к изменившимся условиям. Гипертрофное оз. Малый Теренкуль с большим количеством взвесей и сине-зеленых водорослей создает условия для выживания детритоядных коловраток, практически полностью теряя фильтраторов и пастбищные пищевые цепи. Учитывая активность суточных вертикальных миграций, можно сказать, что ведущую роль в перераспределении вещества и энергии в оз. Малый Теренкуль играют коловратки-седиментаторы. Однако ввиду их низкой биомассы способность к самоочищению водоема можем оценить как слабую, в то время как у оз. Большой Кисегач этот потенциал ещё высок, так как ведущая роль принадлежит фильтраторам.

Библиографические ссылки

Захаров С. Г. Озера Челябинской области. Челябинск: АБРИС, 2010. 128 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. Г. Г. Винберга. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 34 с.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. С. 171-175.

Николаев И. И. Суточные вертикальные миграции планктона и их защитно-приспособительное значение // Зоологический журн. 1952. Т. XXIX. Вып. 6. С. 137-142.

Речкалов В. В., Голубок О. В. Вертикальное распределение зоопланктона термически стратифицированных озёр Челябинской области // Вестник ЧГУ. 2011. № 5 (220) Экология. Природопользование. Вып. 5. С. 110-124.

Семенченко В. П., Разлуцкий В. И. Факторы, определяющие суточное распределение и перемещения зоопланктона в литоральной зоне пресноводных озер (обзор) // J. of Siberian Federal University. Biology. 2009. Vol. 2. P. 191-225.

Семин В. А. Основы рационального водопользования и охраны водной среды. М.: Высшая школа, 2001. 320 с.

УДК 574.23

Н. Б. Климова
(Уральский филиал ФГБНУ «Госрыбцентр»,
Екатеринбург, Россия)
grc-ural@mail.ru

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ВЫСОКОГО УРОВНЯ ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ ОЗЕРА КЛЮЧИ (СВЕРДЛОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Изучение видового состава, распределения и развития планктонных организмов оз. Ключи проводилось с целью оценки изменений экологического состояния водоема в режиме локальных мелиоративных воздействий и потенциальной возможности восстановления его рыбохозяйственного значения.

Отбор проб, их транспортировку, хранение и обработку проводили в соответствии с общепринятыми методиками [Методические рекомендации ..., 1984]. Литературных данных о зоопланктоне оз. Ключи нет. Для сравнительного анализа использовались материалы собственных (2017 г.) и архивных данных (2009 г. и 2013 г.). Пробы отбирались в мае, июле и октябре на постоянных станциях наблюдений. Морфологические нарушения гидробионтов исследовались с использованием микроскопа Микмед-6 с системой визуализации при $\times 4$ и $\times 10$ увеличении.

Озеро Ключи является искусственным проточным водоемом, появившимся в результате возведения плотины на ручье, вытекающем из Молебского болота. Из озера берет начало р. Пышма. Основная часть расхода воды в водоеме в настоящее время формируется сточными водами предприятий г. Среднеуральска и г. Верхняя Пышма. Другой составляющей водного баланса озера являются сточные воды ОАО «Уралэлектромедь» и шахтные воды рудника. Площадь водосбора составляет 32 км². Максимальная длина озера около 1000 м, ширина – 400 м. Площадь зеркала – 0,19 км², средняя глубина – 1,8 м. Имеются участки с глубиной до 4 м. Объем воды – 337,5 тыс. м³.

Газовый режим оз. Ключи неблагоприятный, дефицит растворенного в воде кислорода наблюдается как в зимнее, так и в летнее время. В отдельные периоды в воде отмечено превышение ПДК р/х для ионов аммония и нитритов (в 7-59 раз), сульфатов, нефтепродуктов, а также по содержанию меди, никеля, цинка и железа общего.

Исследования 2009 г. показали, что в оз. Ключи условия, необходимые для развития гидробионтов, были крайне неблагоприятными. Зоопланктон был представлен единственным видом *Cyclops vicinus*.

К настоящему времени сводный список зоопланктона оз. Ключи насчитывает 16 таксонов, относящихся к 3 отделам, 6 отрядам, 8 семействам и 12 родам. Состав сообщества формируют обычные пресноводные формы, преимущественно виды-индикаторы β-мезосапробных условий, предпочитающие временные мелкие водоемы (таблица 1).

В разные годы структура сообщества и количественные характеристики зоопланктона различны. Данные по численности, биомассе и количестве видов зоопланктона представлены в таблице 2.

Таблица 1 – Видовой состав зоопланктона оз. Ключи

Вид	Год		
	2009	2013	2017
Отдел Rotifera			
<i>Asplanchna girodi</i> (Guerne, 1888)	-	+	+
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1776)	-	+	+
<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	-	+	+
<i>Testudinella incisa</i> (Ternetz, 1892)	-		+
Отдел Cladocera			
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	-	-	+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> (Sars, 1862)	-	-	+
<i>Daphnia cristata</i> (Sars, 1862)	-	-	+
<i>D. pulex</i> (Leydig, 1860)	-	+	+
<i>D. curvirostris</i> (Eylmann, 1887)	-	-	+
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)	-	+	+
<i>C. ovalis</i> (Kurz, 1875)	-	-	+
<i>Bosmina (B) longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)	-	-	+
Отдел Copepoda			
<i>Cyclops vicinus</i> (Uljanin, 1875)	+	+	+
<i>C. scutifer</i> (Sars, 1863)	-	+	
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	-	+	+
<i>Acanthocyclops Robustus</i> (Sars, 1863)	-	-	+

Таблица 2 – Количественные характеристики развития зоопланктона в оз. Ключи

Год	Биомасса (среднее по водоему), г/м ³	Численность (среднее по водоему), экз./м ³	Количество видов
2009	0,036	6404	1
2013	1,10	110851	7
2017	0,38	14041	15

В 2012-2013 гг. климатические характеристики вегетационных сезонов в Уральском регионе отличались повышенными температурами и увеличенной продолжительностью периода вегетации, что способствовало развитию зоопланктона в водоеме.

В 2016-2017 гг. в оз. Ключи проведены гидромелиоративные работы, заключающиеся в удалении иловых отложений и водных макрофитов в северной части водоема. По сравнению с 2013 г. видовое разнообразие зоопланктона значительно увеличилось (см. таблицу 1). Видовой состав доминирующего комплекса не изменился, однако в структуре сообщества снизилась доля коловраток и веслоногих ракообразных, а доля ветвистоусых ракообразных увеличилась на 37 % (рисунок).

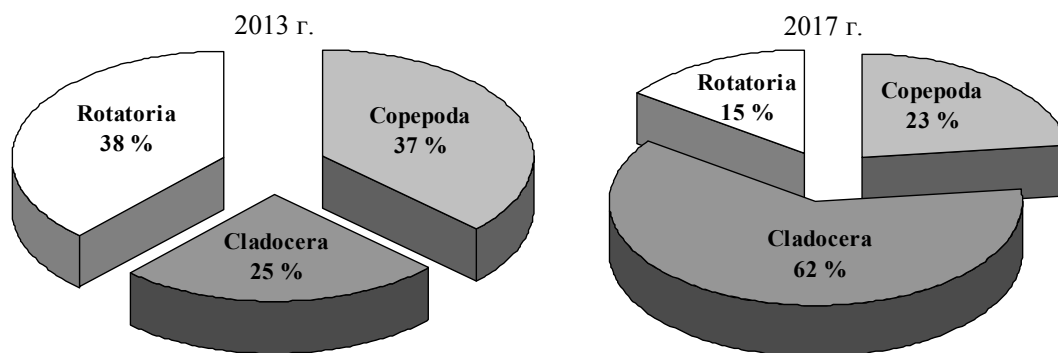


Рисунок – Структура видового разнообразия зоопланктона оз. Ключи в 2013 г. и 2017 г.

В 2017 г. в структуре численности, как и в 2013 г., ведущая роль принадлежала ветвистоусым ракообразным (66 %) рода *Daphnia* – *D. pulex* и *D. curvirostris*. Доля веслоногих была также достаточно значимой (30 %). Структуру биомассы практически полностью (98,6 % от общей биомассы) формировали ветвистоусые ракообразные, роль веслоногих (0,45 %) и коловраток (0,91 %) была незначительной.

При исследовании зоопланктона выявлены массовые морфологические нарушения. У ветвистоусых был забит фильтровальный аппарат, изменена или отсутствовала каудальная игла, ослаблен или частично деформирован карапакс, отсутствовал или деформирован сложный глаз, наблюдались обильные бактериальные обрастания. У коловраток выявлены различные формы деформации тела, отсутствие характерных для вида шипов. В исследуемых пробах отмечено большое количество эфиппиумов дафний – яиц, которые являются формой сохранения вида при неблагоприятных условиях. Кроме того, в сентябре обнаружены самцы рода *Daphnia*, что является признаком смены способа партеногенетического размножения, характерного для нормальных условий развития популяций этого рода, на половое, происходящее при наступлении неблагоприятных условий обитания. Выявленные отклонения от нормального развития гидробионтов, как правило, вызывают вещества с токсическими свойствами [Лесников, 1971].

В западной части водоема доля особей с дефектами развития в сентябре достигала до 90 % от общей численности зоопланктона, на востоке – до 12 %, что свидетельствует о поступлении токсикантов с проточными водами из Молебского болота и за счет вторичного загрязнения вод иловыми отложениями.

Полученные результаты свидетельствуют о сохраняющемся высоком уровне загрязнения оз. Ключи и неблагоприятных условиях для развития зоопланктона и других групп гидробионтов. Снижение численности и биомассы гидробионтов по сравнению с 2013 г., выявленные морфологические нарушения и смена способа размножения могут быть следствием дополнительной диффузии токсикантов в водную толщу при гидромелиоративных работах и являются показателями высокого уровня загрязнения донных отложений [Рыбина, Семенова, 2008]. Данные исследований зоопланктона подтверждаются результатами токсикологических исследований с использованием в качестве тест – объекта синхронной культуры низших ракообразных *Daphnia magna* Straus, проведенных стандартным методом [Методика определения токсичности воды ..., 2007]. В 2013 г. вода оз. Ключи оказывала хроническое токсическое действие на тест-объекты, а в 2017 г. – острое токсическое действие.

Тем не менее, увеличение общего видового разнообразия зоопланктона следует рассматривать как положительный признак некоторого улучшения общего состояния экосистемы озера, стабилизации и интенсификации процессов самоочищения, формирования биологического сообщества, более устойчивого к воздействию неблагоприятных факторов.

Библиографические ссылки

Лесников Л. А. Методика оценки влияния воды из природных водоемов на *Daphnia magna* Straus // Методики биологических исследований по водной токсикологии. М.: Наука, 1971. С. 157-166.

Методика определения токсичности воды и водных вытяжек из почв, осадков сточных вод, отходов по смертности и изменению плодовитости дафний. ФР.1.39.2007.03222. М.: АКВАРОС, 2007. 41 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1984. 34 с.

Рыбина Г. Е., Семенова И. Н. Влияние донных отложений Обской и Тазовской губ на морфофункциональные показатели *Daphnia magna* // Матер. III Всерос. конф. по водной токсикологии, посвящ. памяти Б. А. Флерова. Борок: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 139-143.

УДК 574.583

О. В. Козлов, С. В. Аршевский, О. В. Аршевская, А. В. Павленко
(Курганский государственный университет, Курган, Россия)
hydrobiology@list.ru

ГИПЕРГАЛИННЫЙ ЛИМНОПЛАНКТОН ЮГО-ЗАПАДА ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Для лесостепной зоны Южного Зауралья (юго-запад Западно-Сибирской равнины) характерно наличие небольших по площади (1,0-1,5 км²) и глубине (до 3-4 м) бессточных водоемов с пологими берегами, зарастающими тростником южным (*Phragmites australis*). Для гипергалинных лимноэкосистем региона отмечается только бордюрное зарастание по урезу воды, образующее супераквальные фации с сильно засоленными грунтами. Из-за близости засоленных грунтовых вод, нерегулярности атмосферного питания и формирования в течение долгого геологического времени отрицательных форм рельефа в виде неглубоких бессточных котловин правильной округлой формы (коэффициент изрезанности береговой линии зачастую не превышает 1,05), на равнинной территории сформировалось достаточно большое количество озер с минерализацией воды более 10 ‰.

Исследования, проведенные по донным отложениям соленых озер, показывают большую значимость климатических условий для формирования их современных планктонных фаунистических комплексов [Шнитников, 1957]. Такие озера могут служить модельными водоемами природных сукцессионных процессов, которые происходят в них за значительно более короткие промежутки времени по сравнению с олиго- и мезогалинными водоемами [Егоров, 2001].

На территории только Курганской области, расположенной на юго-западе Западно-Сибирской равнины насчитывается 4202 озера различного генезиса площадью более 0,01 км². Общая площадь озер составляет 2770 км² [Электронный справочник ..., 2015]. Озерность территории приближается к 4 % от общей площади региона. Преимущественно (87,3 % от общего числа) это водоемы с неустойчивым гидрологическим режимом, часто высыхающие совсем или в ходе сукцессии превращающиеся в болота. Большинство из них являются мезотрофными или эвтрофными.

Из всех озер 88,5 % относится к олигогалинным (до 1,0 ‰), 9 % – к мезогалинным (1,0-10,0 ‰), 2,5 % – к гипергалинным (более 10,0 ‰) водоемам. К западу от р. Тобол в Тоболо-Исетском междуречье расположено 47 % озер (от общей озерной площади), в Тоболо-Ишимском междуречье – 53 %. В рыбохозяйственный фонд региона включено 1473 озера общей площадью 1386 км². Около 60 % из этих водоемов используются для целей промышленного рыболовства и рыбоводства.

Основной целью исследований являлось изучение в 2015-2017 гг. лимнопланктона нескольких, различающихся друг от друга по генезису, морфологии и минерализации воды, гипергалинных бессточных озер, типичных для юго-запада Западно-Сибирской равнины. Работы проводились в соответствии со стандартными гидробиологическими методами отбора и анализа планктонных проб [Абакумов и др., 1985]. Количественный анализ полученного биологического материала и таксономическая принадлежность организмов планктона проводился и определялась в лаборатории мониторинга природных сред Центра экологии, природопользования и охраны природной среды ФГБОУ ВО «Курганский государственный университет» на основе цифровой микроскопии с использованием микроскопов ЛОМО Микмед-6 с камерой MC-10 и Celestron LCD Digital Microscope II, а так же определителей [Боруцкий и др., 1991; Белякова и др., 2006; Кутикова и др., 2010; Котов и др., 2010; Фефилова, 2015].

На протяжении трех лет нами было исследовано 12 озер Курганской области (Малое Медвежье, Большое Медвежье, Первое Засечное, Второе Засечное, Сорочье (Вишняково), Горькое (Звериноголовское), Долгое, Соленое (Советское), Горькое (Советское), Своробое, Филатово, Шамеля), которые по генезису можно разделить на два типа – суффозионные в неглубоких понижениях рельефа и остаточные водоемы в руслах древних рек. Первые характеризуются формой, близкой к идеальному кругу или овалу (коэффициент изрезанности берегов не превышает 1,05), вторые имеют неправильную форму за счет (коэффициент изрезанности берегов выше 1,2) горизонтальной работы водных масс в пределах неглубоких (до 2-3 м) озерных котловин.

На протяжении нескольких гидрологических циклов за последние 30 лет в них сформировались фаунистические комплексы, отражающие своеобразные (высокая минерализация (25-300 ‰) и ионный состав озерных вод, глубина до 1,5 м, высокая прозрачность воды в вегетационный период) абиотические условия местообитаний. Обычно это комплексы, характеризующиеся монодоминированием в фитопланктоценозах и зоопланктоценозах, за счет активных процессов осморегуляции и водно-солевого обмена организмов в соленых (от 25 до 50 ‰) и соляных (свыше 50 ‰) озерах при высокой относительной плотности популяций фито- и зоопланктеров.

Фитопланктон, являющийся главным продукционным звеном, за счет которого поддерживается буферность и стабильность существования экосистем гипергалинных озер (обычно в отсутствии макрофитов при минерализации воды выше 40 ‰), отличается незначительным видовым разнообразием. Обычным доминирующим видом является *Dunaliella salina*, отмеченная практически во всех водоемах. Относительная биомасса ее популяций изменялась в пределах 0,131-1,618 мг/дм³. Периодически сопутствующим видом в некоторых озерах (Малое Медвежье, Соленое (Советское)) может быть зеленая водоросль *Asteromonas gracilis* (2015 г. – 0,062-0,071 мг/дм³). В некоторых озерах постоянно (Второе Засечное, Душное); в некоторых периодически, при повышенной минерализации воды (Горькое (Звериноголовское)) отмечены представители архебактерий (*Archaea*, *Halobacteriales*, *Halobacteriaceae*), образующие большие по объему бактериально-водорослевые маты. Площадь, которую они могут занимать при оптимальной для их существования солености среды 20-25 ‰ в водоеме, может достигать на глубине до 2 м до 70 % от всей площади зеркала озера. Наряду с зелеными планктонными водорослями архебактерии составляют дополнительный источник энергии в экосистемах соленых озер в результате процесса фотофосфорилирования.

Для экосистем гипергалинных озер сезонный Р/В-коэффициент фитопланктонного сообщества может составлять 9,3-11,1 [Литвиненко, Черняк, 2001]. Это дает возможность отнести исследованные водоемы к эвтрофному и гиперэвтрофному типам.

В зоопланктоне исследованных озер отмечены типичные галобионты *Brachionus plicatilis* (*Rotifera*, *Brachionidae*) (Горькое (Звериноголовское), Горькое (Советское), Второе Засечное, Долгое, Своробое), *Cletocamptus retrogressus* (*Crustacea*, *Copepoda*, *Harpacticoida*) (Малое и Большое Медвежье) и *Artemia parthenogenetica* (*Crustacea*, *Branchiopoda*, *Artemiidae*) (Соленое (Советское), Малое и Большое Медвежье, Шамеля, Филатово, Первое Засеч-

ное). Наряду с ними присутствовали виды, имеющие высокую экологическую валентность, такие как *Moina macrocopa* (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera) (Горькое (Звериноголовское), *Eudiaptomus gracilis* (Crustacea, Copepoda, Calanoida) (Горькое (Звериноголовское), Горькое (Советское)), *Branchinecta orientalis* (Crustacea, Branchiopoda, Branchinectidae) (Долгое – постоянно; Горькое (Звериноголовское) – одноразово при повышении солености в 1998 г.). Последний по является представителем галофильной степной фауны и по встречаемости в озерах на территории Курганской области может быть отнесен к третьей категории встречаемости и охраны видов животных как температурный палеарктический вид, популяции которого в пределах ареала единичны и редки для отдельных территорий в связи с их специфическими условиями обитания.

По данным других исследователей, верхней границей для развития видов-субдоминантов в зоопланктоне гипергалинных озер можно считать минерализацию 70-80 ‰, выше которой встречается только *A. parthenogenetica* [Литвиненко, 2008]. Данный вид жаброногих раков формирует в озерах такого типа монодоминантные зоопланктоценозы, достигающие максимальной относительной плотности при минерализации среды 160-180 ‰. В гипергалинных озерах Курганской области диапаузирующие яйца данного вида ракообразных представляют собой активно используемый биологический ресурс, максимальный промысел которого во административных границах региона может достигать до 350 т/год, а в 2017 г. составил 167,2 т/год.

При невысокой для гипергалинных озер минерализации среды 25-35 ‰ в отдельных исследованных водоемах в летние сезоны 2015-2017 гг. отмечены *Brachionus plicatilis*, *Arctodiaptomus salinus*, *Simocephalus* sp. (Crustacea, Branchiopoda, Cladocera), личиночные стадии мокрецов (*Insecta, Diptera, Ceratopogonidae*) (Горькое (Советское).

С уменьшением глубины и усилении прогреваемости воды в малых озерах лесостепной зоны юго-запада Западной Сибири повышается минерализация среды, что приводит к снижению биологического разнообразия зоопланктонных организмов в этих экосистемах. Эта тенденция отмечается для большинства гипергалинных водоемов лесостепной зоны Западной Сибири от Урала до Новосибирской области [Ермолаева, 2010]. При минерализации выше 40 ‰ кладоцерный характер зоопланктоценозов сменяется на копеподный. Можно отметить, что благодаря географическим и гидрохимическим особенностям исследованных водоемов, в них формируются особые, характерные для лесостепной зоны Западной Сибири артемиевые и копеподные зоопланктонные фаунистические комплексы с эдификаторной значимостью отдельных видов жаброногих и веслоногих раков.

Библиографические ссылки

Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В. А. Абакумова / В. А. Абакумов, Н. П. Бубнова, Н. И. Холикова, Т. П. Горидченко, Р. А. Лиёпа, Н. Л. Свирская, Л. А. Ганьшина, В. А. Семин, В. М. Хромов, Д. И. Никитин, В. М. Катанская, И. М. Распопов. Л.: Гидрометеиздат, 1983. 240 с.

Белякова Р. Н. Водоросли, вызывающие цветение водоемов Северо-Запада России / Р. Н. Белякова, Л. Н. Волошко, О. В. Гаврилова, Р. М. Гогорев, И. В. Макарова, Ю. Б. Околотков, Л. А. Рундина. М.: КМК, 2006. 367 с.

Боруцкий Е. В. Определитель Calanoida пресных вод СССР // Определитель по фауне СССР, ЗИН АН СССР, вып. 157 / Е. В. Боруцкий, Л. А. Степанова, М. С. Кос. Л.: Наука, 1991. 504 с.

Егоров А. Н. Лимногенез соленых озер: дис. ... докт. геогр. наук: 25.00.36 – Геоэкология. СПб.: Институт озераведения РАН, 2001. 246 с.

Ермолаева Н. И. Особенности распределения зоопланктона в озерах различной минерализации Барабинско-Кулундинской озерной провинции (юг Западной Сибири) // Матер. Международн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского / Экология водных беспозвоночных. Ин-т биол. внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН, Борок (30 октября - 2 ноября 2010 г.). Ярославль: Принтхаус, 2010. С. 90-93.

Котов А. А. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) / А. А. Котов, А. Ю. Синев, С. М. Глаголев, Н. Н. Смирнов // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. Т. 1. Зоопланктон. М.: КМК, 2010. С. 151-277.

Кутикова Л. А. Коловратки (Rotifera) / Л. А. Кутикова, Ю. А. Мазей, Т. Г. Стойко, И. В. Телеш // Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. Т. 1. Зоопланктон. М.: КМК, 2010. С. 16-150.

Литвиненко Л. И. Планктон гипергалинных озер Западной Сибири // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2008. № 12. С. 95-101.

Литвиненко Л. И., Черняк М. А. Фитопланктон и первичная продукция соляных озер Западной Сибири // Тез. докл. VIII Съезда гидробиол. общ-ва РАН (Калининград, 16-23 сентября 2001 г.). Калининград: АтлантНИРО, 2001. Т. 1. С. 187-188.

Фефилова Е. Б. Веслоногие раки (Copepoda) // Фауна европейского Северо-Востока России. Веслоногие раки. Т. XII. М.: КМК, 2015. 319 с.

Шнитников А. В. Озера Западной Сибири и Северного Казахстана и многовековая изменчивость увлаженности степей // Труды лаборатории озераведения АН СССР. Т. 5. М.: АН СССР, 1957. С. 5-63.

URL: <http://www.limno.org.ru/win/ruslake.htm> // Электронный справочник «Озера России» Курганская область. Лимнологическая характеристика. Институт озераведения РАН. 2015 (дата обращения 09.03.2018).

УДК 574.583:574.9+574.523

В. А. Колозин
(Саратовское отделение
ФГБНУ «ГосНИОРХ», Саратов, Россия)
zaolog@mail.ru

ЗООПЛАНКТОН НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ РЕКИ СОК (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Пристальное внимание ученых к проблеме биоразнообразия малых и средних рек связано с тем, что под влиянием усиливающейся антропогенной нагрузки происходит снижение обилия фаун, меняется гидрологический, химический и биологический режим водотока [Крылов, 2005; Романова и др., 2007; Крылов и др., 2010; Выхристюк и др., 2010].

Физический контакт двух экосистем – водохранилища и реки, наличие «краевого эффекта» определяют уникальную по своим свойствам устьевую область реки (зону выклинивания подпора) как экотон (*oikos* – дом и *tonus* – напряжение) [Отюкова, Цветкова, 2017]. Поэтому на современном этапе под экотоном подразумевается не просто явление физического контакта двух экосистем, но обязательное наличие «краевого эффекта», т. е. тенденции к увеличению биоразнообразия, продукции и количества организмов [Гидроэкология устьевых областей ..., 2015].

Река Сок является левобережным притоком Саратовского водохранилища. Свое начало она берет в отрогах Южного Урала и протекает по территории Республики Татарстан, Оренбургской и Самарской областей. Основная часть водосбора, более 90 %, располагается в пределах Самарской области.

Нижнее течение реки характеризуется развитой системой проток, являющихся частью сокского устья. Этот участок реки имеет крупные и мелкие заливы, порой обильно зарастающие высшей водной растительностью. Устье р. Сок находится под влиянием подпора Саратовского водохранилища, а также суточно-недельного регулирования мощности Жигулевского гидроузла [Особенности пресноводных экосистем..., 2011; Рахуба, 2012].

Изучение зоопланктона нижнего течения р. Сок проводилось посезонно в течение вегетационного периода 2016-2017 гг. Пробы отбирались в прибрежье и на небольших глубинах русла (до 1,5 м) у с. Красный Яр, а также в 30 км ниже по течению (устье реки) по стандартным гидробиологическим методикам [Методика изучения ..., 1975; Определитель зоопланктона.... 2010]. Абиотические параметры среды определяли общепринятыми методами [Алекин, Семенов, Скопинцев, 1973; Богословский и др., 1984]. Для видовой идентификации использовали определители [Кутикова, 1970; Боруцкий и др., 1991; Определитель зоопланктона...., 2010]. Состояние зоопланктона оценивали по числу видов в пробе, выравненности обилий видов, индексу Шеннона, рассчитанному по численности, показателям трофности, индексу сапробности Патле и Букка в модификации Сладечека.

Всего в составе зоопланктоценоза исследованных участков реки было обнаружено 38 видов беспозвоночных. На долю Cladocera, от общего числа зарегистрированных видов, приходилось 47,4 %, Rotifera – 26,3 %, Cyclopiformes – 18,4 %, а Calaniformes – 7,9 %.

Основу численности голопланктона 3,33 тыс. экз./м³ (68,6 %) за весь период исследований составляли коловратки. Группа представлена характерными для региона видами. Доминирующее положение по численности и биомассе занимали представители р. Asplanchna. Особи этого вида были самыми распространенными в зоопланктоне и встречены в 55,6 % проб. Анализ сезонной динамики этой группы обнаруживает явный отрицательный тренд от весны к осени. Наряду с редко встреченными видами коловраток, составлявшими 50 % всех обнаруженных видов, зарегистрирован ранее не отмечаемый для р. Сок *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879) [Романова и др., 2007; Особенности пресноводных экосистем ..., 2011], который по мнению А. И. Попова [Роров, 2011] является инвазионным для Саратовского водохранилища.

Роль ветвистоусых ракообразных в образовании общей численности (4,852 тыс. экз./м³) и биомассы (0,042 г/м³) заметно возрастала от весны к лету, когда массового развития достигали представители крупных ветвистоусых. Летом 2017 г. у с. Красный Яр представители Cladocera составили 100 % численности и биомассы голопланктона с доминантом *Ceriodaphnia pulchella* Sars, 1862. О доминирующей роли этого вида в истоке реки было сказано в монографии Г. С. Розенберга с соавторами (2011).

В 2017 г. роль веслоногих ракообразных в образовании общей численности и биомассы была низкой. По сравнению с 2016 г. доля этой группы по численности снизилась на 14,6 %, а по биомассе на 49,7 %. Только осенью 2016 г. обилие этой группы было преобладающим над всеми остальными. В целом за весь период исследований доминантами выступали ювенильные и науплиальные стадии веслоногих ракообразных, а также представители *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857) и *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888).

Основу видового состава свободного течения реки составляли виды, приуроченные к субстрату, а также зарослям высших водных растений. При этом 5 видов *Ilyocryptus* spp., *Sida crystallina* (O. F. Müller, 1776), *Cyclops kolensis* Liljeborg, 1901, *Notholca acuminata* (Ehrenberg, 1832) и *Euchlanis lyra* Hudson, 1886 (составлявшие 40 % от общего числа зарегистрированных видов) не обнаружены нами в устьевом участке. Вместе с тем, за счет большого количества космополитных видов обнаруженных на обоих участках, степень их видового сходства остается довольно высокой на протяжении всего сезона.

Количество видов в пробе варьировало от 3 до 18. Минимальные значения на протяжении всего периода исследований регистрировались в зоне свободного течения реки, тогда как в устье наблюдалось повышение видового разнообразия. Вместе с повышением биоразнообразия устьевое участка происходили и значительные повышения обилия видов.

По результатам проведенного исследования выявлено, что среднесезонные значения индекса Шеннона варьировали в пределах 1,98-2,85, составляя в среднем за весь период исследований 2,83. Максимальные значения индекса были зафиксированы в весенний период в зоне свободного течения реки, когда выравненность обилий видов была максимальной. В летний и осенний период максимальные значения индекса были характерны для устьевое участка реки.

По величине индекса сапробности исследованные участки реки характеризовались переменными условиями и изменялись от олигосапробных до β -мезосапробных. Максимальное значение 1,77 зафиксировано в устьевом участке реки в 2017 г., а минимальное 1,31 в осенний период того же участка в 2016 г. Среднее значение за весь период исследований составило 1,41. Для оценки трофического статуса нижнего течения р. Сок по биомассе зоопланктона воспользовались «шкалой трофности» [Китаев, 2007]. Согласно этим данным нижнее течение р. Сок относится к олиготрофной зоне.

Таким образом, зоопланктон нижнего течения р. Сок сформирован специфическим видовым комплексом. В его состав входят лимнофильные, поступающие с подпорными водами Саратовского водохранилища, и реофильные виды. Некоторое сходство качественного и количественного развития зоопланктона исследованных нами участков реки связано с особенностями гидрологического режима зоны переменного подпора и взаимодействия вод приустьевых участков реки и водохранилища. Зоопланктон устьевых участков отличается от зоопланктоценоза свободного течения реки. Переходная зона река-водохранилище характеризуется экотонными параметрами среды. Выражен «краевой эффект».

Библиографические ссылки

Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л.: Гидрометиздат, 1973. 270 с.

Богословский Б. Б., Самохин А. А., Иванов К. Е., Соколов Д. П. Общая гидрология. Л.: Гидрометиздат, 1984. 422 с.

Боруцкий Е. В., Степанова Л. А., Лос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Л.: Наука, 1991. 504 с.

Выхристюк Л. А., Зинченко Т. Д., Лаптева Е. В. Комплексная оценка экологического состояния равнинной р. Сок (бассейн Нижней Волги) // Известия СамНЦ РАН. 2010. Т. 12, № 1. С. 185-195.

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

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Изд-во Карельского науч. центра РАН, 2007. 395 с.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 263 с.

Крылов А. В., Романенко А. В., Транквилевский Д. В., Чубирко М. И., Степкин Ю. И. Планктон и экологическое состояние водотоков на разных типах территорий (на примере Воронежской области) // Поволжский экологич. журн. 2010. № 1. С. 52-61.

Кутикова Л. А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. Т. 1. 495 с.

Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. Тольятти: Касандра, 2011. 322 с.

Отюкова Н. Г., Цветкова М. В. Гидрохимический режим малых рек бассейна Рыбинского водохранилища в зоне выклинивания подпора // Вода: химия и экология, 2017. № 5. С. 23-30.

Рахуба А. В. Экспериментальные исследования суточного режима водообмена в пограничной зоне слияния р. Сок и Саратовского водохранилища // Известия СамНЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1 (3). С. 784-790.

Романова Е. П., Гошкадеря В. А., Ротарь Ю. М., Кулаков Р. Г. // Самарская Лука. 2007. № 3 (21). С. 547-558.

Popov A. I. Alien species of zooplankton in Saratov reservoir (Russia, Volga river) // Российский журн. биологич. инвазий. 2011. № 1. С. 86-90.

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ И СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ЦИАНОБАКТЕРИЙ ПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

Цианобактерии – древнейшая группа микроорганизмов, неотъемлемый компонент планктонных сообществ пресноводных экосистем. Наряду с тем, что они выполняют важнейшую функцию, как автотрофы, создания органического вещества и выделения кислорода, а отдельные группы фиксации азота, при массовом развитии они могут формировать поля «цветения», которые оказывают негативное воздействие на состояние биоты и качества воды водоемов, и сами изменять условия водной среды. Поэтому одной из важнейших проблем современных исследований – выявление закономерностей формирования пространственно-временной структуры планктонных комплексов цианобактерий в различных водных экосистемах в зависимости от степени трофии их вод, а также различных абиотических факторов как природного, так и антропогенного происхождения.

Задача данного исследования – оценить разнообразие, структуру альгоценозов, их сезонную и многолетнюю динамику и распределение по акваториям крупных водохранилищ волжского бассейна.

Для анализа использованы данные экспедиций по волжским водохранилищам, проведенные в 1989-1992 гг. и 2015-2016 гг., по Шекснинскому водохранилищу в 1976-1977 гг. и 1994-1995 гг., а также сведения по фитопланктону Рыбинского водохранилища, полученные в 1953-2016 гг. К анализу привлечены результаты анализов проб, собранных из всего столба воды. Отбор проб, концентрация, консервация, определение численности и биомассы фитопланктона осуществлялись по одной методике [Методика ..., 1975; Корнева, 2015].

Водохранилища Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское, Волгоградское) и примыкающее к ним Шекснинское расположены в трех разных географических зонах и относятся к разряду крупных, очень крупных и крупнейших водохранилищ мира. Трансформация речного стока превратила р. Волгу в цепочку водоемов, соединенных единым стоком, характеризующихся замедленным водообменом, активным процессом аккумуляции и оседания, дополнительно обогащенных минеральными и органическими веществами и измененным температурным и гидрологическим режимом. Водохранилища различаются по площади акватории (249-6450 км²), степени водообмена (0,8-20,9 раз в год), глубине (средняя глубина 3,4-10,0 м), морфометрии, генезису образующих котловин и характеру регулирования стока. Прозрачность воды и общая сумма ионов в водохранилищах увеличивается от Верхней к Нижней Волге (0,9-1,5 м и 178-260 мг/л соответственно), цветность воды и количество взвешенного вещества снижаются в этом же направлении (73-33 град. и 15,6-3,5 мг/л соответственно), что определяется географической зональностью [Корнева, 2005, 2015]. По биопродукционным характеристикам водохранилища относятся к мезо-эвтрофному типу [Korneva, Solovyova, 1998; Минеева, 2003]. Создание водохранилищ привело к образованию мелководий и зон колеблющегося уровня воды, к снижению содержания кислорода в толще воды, в результате чего усилились ее восстановительные свойства, что способствовало увеличению интенсивности развития в фитопланктоне цианобактерий [Волга и ее жизнь, 1978].

Анализ многочисленных литературных и собственных данных показал, что в составе фитопланктона исследованных водохранилищ за период исследования с 1953 по 2004 г. обнаружено 280 видов и внутривидовых таксонов цианобактерий (таблица). По видовому богатству цианобактерии уступали лишь зеленым (875) и диатомовым водорослям (698) и были близки к эвгленовым (250) [Корнева, 2015]. Из общего числа видов только 27 встречались во всех водохранилищах.

Таблица – Число видов и внутривидовых таксонов цианобактерий в водохранилищах Волжского бассейна

Шекс- нинское	Ивань- ковское	Углич- ское	Рыбин- ское	Горьков- ское	Чебок- сарское	Куйбы- шевское	Саратов- ское	Волго- градское	Всего
Годы наблюдений									
1955- 1995	1967- 2003	1977- 2003	1953- 2004	1956- 2001	1981- 1991	1957- 1992	1968- 1991	1968- 1995	1953- 2004
Число видов									
102	59	37	110	83	73	129	118	69	215
Число видов и внутривидовых таксонов									
141	73	39	151	97	79	151	138	80	280

Таксономический состав цианобактерий водохранилищ представлен в основном космополитными видами, составляющими от 71 до 92 % от общего числа видов, облигатными обитателями планктона (47-72 %), пропорция которых уменьшалась в направлении от Верхней к Нижней Волге (62 и 53 % соответственно), индифферентами по отношению к солёности (42-58 %), алкалифилами по отношению к pH воды (16-26 %) и β-мезосапробами (16-36 %). Число галофилов увеличивалось в Средней и Нижней Волге, а в Верхней (Шекснинское и Рыбинское водохранилища) – число бореальных видов. Наибольшим разнообразием цианобактерий отличался фитопланктон Куйбышевского водохранилища, наименьшим – Угличского (см. таблицу). Получена достоверная положительная связь между видовым богатством цианобактерий и морфометрическим коэффициентом (коэффициент ранговой корреляции Спирмена 0,88), площадью акватории (0,88), объемом воды водохранилищ (0,75), количеством атмосферных осадков (0,82) и отрицательная – с коэффициентом водообмена (-0,70).

К доминирующим в планктонных сообществах водохранилищ можно отнести около двух десятков видов цианобактерий: *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet et Flahault, *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. и *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anag. et Kom., виды из рода *Anabaena* Bory de Saint-Vincent ex Born. et Flah. (*A. flos-aquae* (Lyngb.) Bréb., *A. scheremetievi* Elenk., *A. spiroides* (Woronich.) Elenk., *A. lemmermannii* P. Richter), *Aphanocapsa* Nägeli (*A. hol-satica* (Lemm.) Cronb. et Kom., *A. incerta* (Lemm.) Cronb. et Kom.), *Microcystis* Lemm. (*M. viridis* (A. Braun) Lemm., *M. wesenbergii* (Kom.) Kom., *M. pulvereae* (Wood) Forti emend. Elenk.), *Aphanothece* Nägeli и *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg. [Волга и ее жизнь, 1978; Охапкин, 1994; Охапкин и др., 1997; Корнева, 1999, 2005; Корнева и др., 2000; Паутова, Номоконова, 2001; Попченко, 2001 и др.]. Три первых (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Planktothrix agardhii*) способны вызывать «цветение» воды. *Planktothrix agardhii* наибольшего развития достигает в мелководном высокотрофном Шошинском плесе Иваньковского водохранилища [Корнева, 2015].

В летний период максимальная средняя по водоему биомасса цианобактерий в 1972, 1989, 1991 гг. наблюдалась в Горьковском водохранилище (4,2-4,6 г/м³), а в 2015 г. – в Угличском (1,8 г/м³). В последние годы степень вариабельности средней биомассы между водохранилищами снизилась в 2-2,5 раза. В период экстремально жаркого лета 2010 г. из трех

водохранилищ – Рыбинского, Горьковского и Чебоксарского, в которых температура воды достигала 27 °С, максимального развития цианобактерии достигали в наиболее высокотрофном Чебоксарском (биомасса $1,88 \pm 0,44$ г/м³, численность 35 ± 6 млн кл./л). Во всех водохранилищах лидировали *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa*, а в доминирующих комплексах Чебоксарского водохранилища обнаружен *Planktothrix agardhii* [Корнева и др., 2014].

Изменение численности и биомассы безгетероцистных видов цианобактерий в летний период в 1989-1991 гг. в широтном градиенте положительно коррелировало ($R=0,82$; $F=12$; $p<0,012$ и $R=0,76$; $F=8$; $p<0,03$ соответственно) с концентрацией хлорофилла «а». Распределение цианобактерий по акваториям водохранилищ, имеющих сложную морфометрию, крайне неравномерно. В частности, в Ивановском водохранилище наибольшее развитие цианобактерий прослеживалось в Шошинском плесе, в Рыбинском водохранилище – в центральном озерном (Главном). В Горьковском водохранилище биомасса цианобактерий несколько выше в речном участке (1,2-3,6 раз) или равна таковой в расширенном озерном. Она значительно возрастала в озерном плесе только в августе 1989 г. и 1997 г. – в 2 и 46 раз соответственно и июне 1991 г. – в 5 раз. В русловом Саратовском водохранилище максимальная биомасса цианобактерий наблюдалась в верхнем бьефе Саратовской ГЭС, где она не превышала 2 г/м³.

Установлен достоверный положительный многолетний (1954-2016) тренд абсолютной средней ($R=0,62$; $F=7,56$; $p\leq 0,009$, $n=59$) и пропорции (%) биомассы ($R=0,82$; $F=347,56$; $p\leq 0,000$; $n=59$) цианобактерий в фитопланктоне Рыбинского водохранилища. Начиная с начала 80-х годов прошлого века летний пик биомассы фитопланктона в этом водохранилище, обусловленный развитием цианобактериями, стал стабильно превышать весенний диатомовых [Корнева, 2015]. Многолетние исследования с 1954 по 1981 г. показали достоверное снижение числа диатомовых видов ($R=-0,47$; $F=6,82$; $p<0,02$) и общее увеличение удельного богатства (числа видов в пробе) цианобактерий с 1954 по 2006 г. ($R=0,46$; $F=12,2$; $p<0,001$). Увеличение в фитопланктоне Волги обилия безгетероцистных видов из рода *Microcystis* (Kütz.) Elenk. было отмечено уже в 70-е годы прошлого века [Волга и ее жизнь, 1978].

Таким образом, результаты многолетних исследований фитопланктона крупных водохранилищ волжского бассейна показали, что видовое богатство цианобактерий тесно связано с морфометрией и водным режимом водоемов, а уровень развития (численность и биомасса) и структура их доминирующих комплексов определялись трофическим статусом вод. В ходе многолетней сукцессии пропорция биомассы и разнообразие цианобактерий увеличивались и изменялось соотношение их морфофункциональных групп в сторону увеличения обилия и разнообразия безгетероцистных видов.

Работа выполнена в рамках государственного задания № АААА-А18-118012690096-1 и частично при поддержке гранта РФФИ № 18-04-01069-а.

Библиографические ссылки

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

Корнева Л. Г. Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С. 89-148.

Корнева Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом. 2015. 284 с.

Корнева Л. Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообществ, стратегия развития // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыб. Дом печати», 2005. С. 119-141.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Жаковская З. А., Русских Я. В., Чернова Е. Н. Фитопланктон и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Вода: химия и экология. 2014. № 8. С. 24-29.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Корнева Л. Г., Соловьева В. В., Митропольская И. В., Девяткин В. Г., Гусев Е. С. Сообщества фитопланктона водохранилищ Верхней Волги // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. С. 87-93.

Минеева Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород, 2003. 42 с.

Охапкин А. Г. Фитопланктон Чебоксарского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр РАН, 1994. 275 с.

Охапкин А. Г., Микульчик И. А., Корнева Л. Г., Минеева Н. М. Фитопланктон Горьковского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр РАН, 1997. 224 с.

Паутова В. Н., Номоконова В. И. Динамика фитопланктона Нижней Волги – от реки к каскаду. Тольятти: Самарский науч. центр РАН, 2001. 279 с.

Попченко И. И. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр РАН, 2001. 148 с.

Korneva L. G., Solovyova V. V. Spatial organization of phytoplankton in reservoirs of Volga River // Rev. Hydrobiology. 1998. Vol. 83. P. 163-166.

УДК 574.583.081.3

Н. М. Коровчинский, О. С. Бойкова
(Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
nmkor@yandex.ru, oboikova@yandex.ru

КРИТИЧЕСКИЕ МОМЕНТЫ ЗООПЛАНКТОНОЛОГИИ

Планктонология явилась базовой и бурно развивавшейся частью гидробиологии, во многом определявшей содержание этого научного направления [Киселёв, 1969; Винберг, 1975]. Прошедшее длительное время изучения планктонных сообществ ознаменовалось получением очень многих значимых результатов, но, вместе с тем, и накоплением проблем, разрешение которых становится насущной задачей.

Можно отметить, что в современной планктонологии прослеживается тенденция неоправданно широкого применения термина «зоопланктон», когда к нему относят большое число форм, обитающих в разных биотопах и ведущих разный образ жизни. Тем самым игнорируются более точные определения данного сообщества [Barthelmes, 1957; Киселев, 1969; Dodson, 2005], характеризующие его как совокупность мелких животных организмов обитающих в открытой воде и не имеющих связи с субстратом.

Соответственно, применяемые методы и орудия лова нередко бывают весьма унифицированными и упрощенными, что, безусловно, не позволяет осуществить адекватные сборы материала, особенно в заросшем прибрежье водоемов.

Определение видового состава зоопланктеров на современном этапе усложняется благодаря новым разработкам систематики, с одной стороны вводящих в употребление новые таксоны и формы, а с другой – показывающих ещё совершенно недостаточную разработанность классификации ряда групп [Коровчинский и др., 2012; Kotov, 2015].

В настоящее время крайне не хватает полноценных определителей для разных групп зоопланктона, их создание затруднено нехваткой специалистов-систематиков и сложностями современных таксономических разработок. Во многом это обусловлено историческими фак-

торами, в частности, длительным преобладанием интегрального подхода в гидробиологических исследованиях, когда главенствующее положение занимало изучение продукционно-энергетических процессов [Коровчинский, 2005]. Свою долю неопределенности вносят современные молекулярно-генетические исследования, с одной стороны, безусловно способствующие определению таксономического статуса объектов, а с другой – вносящие путаницу с систематические исследования, в т. ч. благодаря введению в употребление многих новых форм (клад) неопределенного таксономического статуса.

Приходится констатировать, что современные знания зоопланктонных сообществ остаются во многом приблизительными. Это касается, прежде всего, их состава, а также биологии конкретных видов и форм, что, в свою очередь, отрицательно сказывается на широком спектре исследований, в т. ч. изучении межпопуляционных взаимодействий. Недостаточность знаний зависит от объективной невозможности точного определения ряда объектов, а также нередко и от недостаточной квалификации зоопланктологов. Сложности добавляют пространственная и временная изменчивость состава зоопланктоценозов, особенно явная при длительных мониторинговых наблюдениях [Коровчинский и др., 2017], наличие их скрытой составляющей, находящейся в диапаузе [Santangelo et al., 2015; Gerhardt et al., 2017], а также появление нередко неразличаемых или плохо различаемых видов-вселенцев [Leuven et al., 2017].

Для исправления ситуации насущной задачей остается продолжение проведения масштабных систематических ревизий, особенно групп и форм, играющих доминирующую роль в планктоценозах, подготовка большего числа специалистов-систематиков и повышение квалификации планктологов, обучение их адекватным методам сбора, обработки и представления данных, сбору и хранению архивных и коллекционных материалов.

Библиографические ссылки

- Винберг Г. Г. Гидробиология // История биологии (с начала XX века до наших дней). М.: Наука, 1975. С. 231-248.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1 // Вводные и общие вопросы планктологии. Л.: Наука, 1969. 658 с.
- Коровчинский Н. М. Состав зоопланктона озер и некоторые общие проблемы гидробиологии // Труды Гидробиол. ст. на Глубоком озере, 2005. Т. 9. С. 21-29.
- Коровчинский Н. М., Бойкова О. С., Мнацканова Е. А. Долговременные наблюдения пелагического зоопланктона озера Глубокого и некоторые проблемы мониторинговых исследований // Труды Гидробиол. ст. на Глубоком озере, 2017. Т. 11. С. 39-62.
- Коровчинский Н. М., Котов А. А., Синёв А. Ю., Беккер Е. И. Исследования систематического разнообразия Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) Северной Евразии – результаты последних лет // Актуальные проблемы изучения ракообразных континентальных вод. Кострома: Костромской печатный дом, 2012. С. 55-72.
- Barthelmes D. Zur Abgrenzung des Planktons von den Nachbarbiocoenosen // Z. Fischerei. 1957. Bd. 6. H. 1-7. S. 441-452.
- Dodson S. I. Introduction to Limnology. New York: McGraw-Hill Co., 2005. 400 p.
- Gerhardt M., Iglesias C., Clemente J. M. et al. What can resting egg banks tell about cladoceran diversity in a shallow subtropical lake? // Hydrobiologia. 2017. Vol. 798. P. 75-86.
- Kotov A. A. A critical review of the current taxonomy of the genus *Daphnia* O. F. Müller, 1785 (Anomopoda, Cladocera) // Zootaxa. 2015. Vol. 3911. P. 184-200.
- Leuven R. S. E. W., Boggero A. et al. Invasive species in inland waters: from early detection to innovative management approach // Aquat. Invasions. 2017. Vol. 12, № 3. P. 269-273.
- Santangelo J. M., Lopez P. M., Nascimento M. O. et al. Community structure of resting egg banks and concordance patterns between dormant and active zooplankters in tropical lakes // Hydrobiologia. 2015. Vol. 758. P. 183-195.

А. А. Котов, А. А. Жаров, Е. И. Изюмова, А. Н. Неретина

*(Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
alexey-a-kotov@yandex.ru, antzhar.ipee@yandex.ru,
izymova_e@mail.ru, neretina-anna@yandex.ru*

**ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА *DAPHNIA* O. F. MÜLLER
(CLADOCERA: DAPHNIDAE) В ПЛЕЙСТОЦЕНЕ
СЕВЕРО-ВОСТОКА ЕВРАЗИИ**

К настоящему моменту опубликовано множество работ, посвященных наземной фауне Севера-Востока Евразии в позднем плейстоцене, в то время как данные по плейстоценовой фауне континентальных водоемов этого региона достаточно фрагментарны. В ходе предыдущих работ нашего коллектива было найдено, что в шерсти мамонтов и других крупных млекопитающих мамонтовой фауны сохраняется множество остатков пресноводных представителей флоры и фауны. К сожалению, выяснилось, что эти остатки разновозрастны и, по-видимому, попадают в шерсть постмортально, в результате последующей вытайки туши и ее вторичного замерзания [Kirillova et al., 2016]. Такие объекты имеют ограниченную ценность для палеоэкологических реконструкций. Однако подобные находки оказались весьма важными для понимания изменений в фауне региона. В шерсти были найдены остатки ряд групп беспозвоночных, ранее ускользавших от внимания палеоэкологов, в частности, эфиппиумы нескольких таксонов *Daphnia* (*Ctenodaphnia*). К настоящему времени, помимо вычесов шерсти нескольких мамонтов и шерстистых носорогов, в распоряжении коллектива аккумулирована обширная коллекция уникальных образцов, для которых возможно точное радиоуглеродное датирование (поскольку в тех же пробах имеются крупные растительные остатки, явно совозрастные с ракообразными) или для них уже имеются предыдущие датировки, что сильно облегчает понимание времени обитания отдельных таксонов в регионе. К таковым относятся пробы, систематически отобранные из нескольких плейстоценовых и раннеголоценовых разрезов, а также множество отдельных образцов различного возраста из разных регионов Севера-Востока Евразии и выборки интересующих нас объектов из датированных проб различного возраста, полученных от ряда наших коллег. Общее число изученных экземпляров плейстоценовых-раннеголоценовых эфиппиумов измеряется приближается к тысяче. Данное сообщение призвано осветить результаты работы нашего коллектива по изучению морфологии как ископаемых, так и современных дафний, поскольку очевидно, что определение плейстоценовых остатков должно базироваться на изучении современных представителей. Преимущественно для этих целей используется сканирующий электронный микроскоп.

Работы нашего коллектива привели к важному предварительному заключению о изменениях в фаунистическом составе дафний на Северо-Востоке РФ в позднем голоцене-раннем плейстоцене. В частности, мы нашли, что в плейстоцене ктенодафнии были обычны в этом регионе в плейстоцене и констатировали их массовое вымирание в позднем плейстоцене, названное нами «берингийским вымиранием».

Исследования поддержаны грантом РФФИ 18-04-00398 А.

О. В. Кочешкова, Е. Е. Ежова*, Н. В. Родионова
(Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия)
[*igelinez@gmail.com](mailto:igelinez@gmail.com)

ЛИЧИНКИ ПОЛИХЕТ В ЗООПЛАНКТОНЕ ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Вислинский залив – одна из двух крупнейших лагун Балтийского моря, трансграничный водоем, по акватории, которого проходит граница между Республикой Польша и Российской Федерацией. Залив – мелководный, высокоэвтрофный бассейн, по солености характеризующийся как опресненный морской водоем с преобладающим влиянием морских факторов. Характерно пространственное и сезонное изменение солености от 1,0 до 7,7 ‰ [Журавлева, Тшосиньска, 1971; Чубаренко, 2007].

С конца 80-х годов XIX века и на протяжении более 100 лет в заливе обитал один вид полихет – *Hediste diversicolor* Müller, 1776 [Willer, 1925; Riech, 1926; Аристова, 1973; Крылова, Тэн, 1992]. В Вислинском заливе для *H. diversicolor* характерен длительный весенне-летний (март-июнь) период размножения с лецитотрофным демерсальным типом личиночного развития [Кочешкова, 2017]. Развитие без планктонной личинки характерно и для других частей ареала [Dales, 1950; Bogucki, 1953; Беляев, 1952; Smith, 1964]. Таким образом, до конца 80-х годов XX века в заливе планктонных личинок полихет не было, кроме тех, которые в отдельные сезоны года могли быть занесены течениями из сопредельной морской акватории.

В 1988 г. в морской акватории у входа в Калининградский морской канал, а в 1990 г. – в самом Вислинском заливе впервые была обнаружена спионида *Marenzelleria neglecta* [Żmudziński et al., 1996]. До публикации ревизии рода *Marenzelleria* в 2004 г. [Sikorski, Bick, 2004] ее определяли как *Marenzelleria* cf. *viridis* (Verrill, 1973).

С 2008 г. в юго-западной (польской) части лагуны, а с 2013 г. – и в северо-восточной (российской) регистрируется еще одна спионида – *Boccardiella ligerica* [<http://lagoons>, 2011; Кочешкова, Ежова, 2017]. *M. neglecta* обитает на всей акватории залива, для нее характерен осенний период размножения (сентябрь-декабрь) с планктотрофным типом личиночного развития. Планктонная фаза длится до 5-6 месяцев [Кочешкова, 2017]. *B. ligerica* обитает локально, встречается не более, чем на трех станциях с момента первой регистрации [Кочешкова, 2017], для нее также характерен планктотрофный тип личиночного развития. Поскольку *B. ligerica* обитает локально и в других частях своего ареала размножается летом [Rullier, 1960, цит. по <http://invasions.si.edu>], то можно констатировать, что все личинки полихет встречаемые в планктоне осенью и ранней весной (апрель, начало мая) принадлежат *M. neglecta*.

Для анализа использованы фондовые данные лаборатории морской экологии за 1997 г. (обработчик Г. А. Цыбалева) и сборы 2014 г. Пробы для анализа состава меропланктона собраны на протяжении всего вегетационного сезона (май-ноябрь) с периодичностью не менее 1 раза в месяц на 8 станциях в 1997 г. и на 1 станции в 2014 г. Пробы собраны и обработаны в соответствии со стандартными методами.

На данных модельных 1997 г. и 2014 г., показано, что в зоопланктоне личинки *M. neglecta* начинают встречаться с конца сентября. В октябре их обилие максимально (от 5734 до 96336 экз./м³) и составляет до 75 % (в среднем 43 %) общей численности зоопланктона. В декабре обилие личинок значительно снижается (от 441 до 4940 экз./м³) и составляет до 28 % (в среднем 10 %) всего зоопланктона. Личинки в планктоне встречаются до апреля-мая, в этот период не превышая 1-3 % общей численности зоопланктона.

В Вислинском заливе в апреле количество сегментов у личинок изменяется от 15 до 23 (в среднем $18 \pm 1,5$), в мае – от 19 до 22 ($21 \pm 1,23$) ($n=87$ экз.). Известно, что при понижении температуры воды до 5 °С и ниже развитие личинки замедляется [Bochert et al., 1996; Gruszka, 1998]. Вероятно, поэтому личинки маренцеллерий могут встречаться в планктоне до мая. В сентябре-октябре температура в заливе благоприятна для развития личинок до стадии метаморфоза. Личинки, которые появляются в конце октября-начале ноября, вероятно, не успевают набрать необходимую сумму эффективных температур (370 градусо-дней и зимуют в планктоне, проходя метаморфоз весной.

На Атлантическом побережье Северной Америки размножение происходит весной, после размножения наблюдаются высокие температуры, личинки оседают при достижении стадии 10-11 сегментов [Dauer et al., 1980; Bochert, 1997]. В заливах Южной и Юго-Восточной Балтики сезон размножения приходится на осень, поэтому личинки зимуют в планктоне и оседают при достижении стадии 15-19 сегментов, в Вислинском заливе – 18-21 сегмента.

Таким образом, ввиду недавнего появления в российской акватории, крайней малочисленности и локального обитания в заливе второго представителя семейства Spionidae, *B. ligerica*, нам не удалось пока идентифицировать в планктоне ее личинок. Выявить отличия в биологии и возможно, морфологии личинок *B. ligerica* и *M. neglecta* – актуальная предстоящая задача, решение которой позволит с уверенностью идентифицировать этих полихет-вселенцев также и в планктонную фазу жизненного цикла.

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем ИО РАН № 0149-2018-0012 (определение меропланктона в пробах зоопланктона) и № 0149-2018-0035 (анализ данных).

Библиографические ссылки

Аристова Г. И. Бентос Куршского и Вислинского заливов Балтийского моря и его значение в питании рыб: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. Калининград: КТИРПиХ, 1973. 287 с.

Журавлева Л. А. Тшосиньска А. Гидрохимический режим // Гидрометеорологический режим Вислинского залива. Л.: Гидрометеиздат, 1971. С. 219-262.

Кочешкова О. В. Полихеты Вислинского залива (Балтийское море): формирование видового состава и адаптации видов к условиям эвтрофной солоноватой лагуны: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04. Санкт-Петербург, 2017. 26 с.

Крылова О. И., Тэн В. В. Многолетняя динамика и современное состояние зообентоса Вислинского залива // Сб. науч. тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии / Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 1992. С. 52-64.

Чубаренко Б. В. Зонирование Калининградского залива и устьевого участка реки Преголи по показателям гидролого-экологического состояния и в целях оптимизации мониторинга // Комплексные исследования процессов, характеристик и ресурсов российских морей Северо-Европейского бассейна. Вып. 2. Апатиты: Кольский науч. центр РАН, 2007. С. 591-602.

Bochert R., Fritzsche D., Burckhardt R. Influence of salinity and temperature on growth and survival of the planktonic larvae of *Marenzelleria viridis* (Polychaete, Spionidae) // J. of plankton research. 1996a. Vol. 18, № 7. С. 1239-1251.

Bochert R. *Marenzelleria viridis* (Polychaete: Spionidae) a review of its reproduction // Aquatic Ecology. 1997. № 31. P. 163-175.

URL: <http://invasions.si.edu/nemesis/calnemo/SpeciesSummary.jsp?TSN=67012> // California Non-native Estuarine and Marine Organisms (Cal-NEMO) *Boccardiella ligerica*.

Dauer D. M., Maybury C. A., Ewing R. M. Feeding behavior and general ecology of several spionid polychaetes from the Chesapeake bay // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1981. Vol. 54(1). P. 21-38.

Gruszka P. Ecologiczne aspekty rozwoju *Marenzelleria viridis* (Verrill, 1973) na tle ekspansji gatunku w Baltyku: autoreferat pracy doktorskiej wykonanej // Szczecin, 1998. 26 с.

URL: http://lagoons.biologiaatua.net/wpcontent/uploads/downloads/2013/07/5_LAGOONS_D3.2_Vistula.pdf // Integrated water resources and coastal zone management in European lagoons in the context of climate change (LAGOONS), 2011.

Riech F. Beiträge zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesohalinen Region des Frischen Haffes // Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zur Königsberg, 1926. Bd. 65.- Hf. 1. S. 32-47.

Sikorski A. V., Bick A. Revision of *Marenzelleria* Mesnil, 1896 (Spionidae, Polychaeta) // Sarsia: North Atlantic Marine Sci. 2004. Vol. 89, № 4. P. 253-275.

Willer A. Studien Über das Frische Haff // Zeitschr. für Fischerei. 1925. Vol. 23. P. 317-349.

Žmudziński L., Chubarova-Solovjeva S., Dobrowolski Z. et. al. Expansion of the Spionid Polychaete *Marenzelleria viridis* in the southern part of the Baltic Sea // Proc. 13th Symposium of BMB, Jurmala, Latvia, September, 1993. Latvia, 1996. P. 127-129.

УДК 574.583:574.9+574.523

А. В. Крылов¹, Б. Мэндсайхан², Ч. Аюушсүрэн³, А. И. Цветков¹

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

²Институт географии и геоэкологии АНМ, Улан-Батор, Монголия;

³Институт общей и экспериментальной биологии АНМ, Улан-Батор, Монголия)
krylov@ibiw.yaroslavl.ru

ВЛИЯНИЕ УРОВНЯ И МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА ЗООПЛАНКТОН РУСЛОВЫХ И ПРИБРЕЖНЫХ ЗОН ТАЙШИРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (ЗАПАДНАЯ МОНГОЛИЯ)

Для создания водохранилища в верховьях крупнейшего водотока Западной Монголии – р. Дзабхан – построена плотина высотой 50 м, длиной 190 м (46°41'39" с.ш., 96°39'57" в.д.). Заполнение водоема началось в 2007 г., его длина ~35 км, максимальная ширина ~6 км. Отличительный признак водохранилищ – значительный внутригодовой и межгодовой размах колебаний уровня воды, в результате чего в них формируется периодически затопляемая и осушаемая зона, водный режим которой изменяет биогенную нагрузку на водоем [Рыбинское ..., 1972]. При этом уровенный режим водохранилищ и биогенная нагрузка зависят не только от режима ГЭС и антропогенного воздействия, но также от речного и склонового стока.

Цель работы – описание летнего зоопланктона прибрежных и русловых зон Тайширского водохранилища при изменениях уровня воды, количества осадков и температуры.

В августе 2010-2017 гг. изучали зоопланктон прибрежных и русловых зон в верхнем, среднем и приплотинном участках водохранилища. На глубинах <1 м пробы собирали ведром, на остальных – сетью Джеди (размер ячеек 64 мкм).

Выявлено, что уровень воды связан с количеством осадков ($r=0,60$). В прибрежье с уровнем воды коррелировала ее электропроводность ($r=-0,52$), причем, в среднем и нижнем участках получены отрицательные коэффициенты ($r=-0,82$), в верхнем – положительный ($r=0,74$). В русловых зонах между уровнем воды и электропроводностью корреляция обнаружена лишь в верховье ($r=0,89$). Мы полагаем, что в верховье, которое первым принимает речные воды, характеризуется меньшими глубинами, большей площадью суши, затопляемой при повышении уровня воды, при увеличении стока аккумулируются неорганические электролиты (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Cl^- , SO_4^{2-} , HCO_3^-), способствующие повышению минерализации. В прибрежье среднего и нижнего участков, отличающихся более высокой электропроводностью, при повышении уровня воды наблюдался эффект разбавления, а в русловых зонах с большими объемами воды, до которых не доходят не трансформированные воды реки, повышение уровня не изменяло минерализацию.

Зоопланктон прибрежья характеризовался заметными межгодовыми вариациями количественных показателей. При повышении уровня возрастали его численность и биомасса ($r=0,42$; $0,54$), Copepoda ($r=0,43$; $0,49$) и Cladocera ($r=0,57$; $0,46$), удельное общее число видов ($r=0,54$) и Cladocera ($r=0,64$). В русловых зонах численность и биомасса коловраток ($r=0,53$; $0,60$), численность зоопланктона ($r=0,54$), удельное число видов ($r=0,59$) и Rotifera ($r=0,48$) коррелировали с количеством осадков. Результаты работ на Можайском водохранилище показали положительную связь осадков и биомассы фитопланктона [Даценко и др., 2017]. Это позволяет предположить, что повышение количества фильтраторов в зоопланктоне может быть связано с обогащением их кормовой базы. Кроме того, в русловой зоне удельное число видов, Rotifera, Cladocera были связаны с уровнем воды ($r=0,58$; $0,49$; $0,48$). Очевидно, что при увеличении поступления воды и повышении уровня, в русловую часть попадают виды, приносимые рекой из пойменных водоемов, усиливается влияние сообществ прибрежья, как это наблюдалось в Рыбинском водохранилище [Лазарева, 2010]. При увеличении поверхностного стока изменяется минерализация воды до более оптимальных для гидробионтов величин. Это объясняет корреляцию численности и биомассы Copepoda ($r=0,51$; $0,53$), биомассы Cladocera и общей биомассы ($r=0,49$; $0,54$) с электропроводностью.

Водохранилища – сложно организованные мозаичные системы, в которых выделяются мелководная (речная), промежуточная (озерно-речная) и глубоководная (озерная) зоны [Беркович, 2012]. В связи с этим особый интерес представляет анализ реакции сообществ разных зон на влияние одних и тех же факторов.

В прибрежье верховья при увеличении уровня воды возрастали численность и биомасса зоопланктона ($r=0,83$; $0,86$), Rotifera ($r=0,83$; $0,74$), Copepoda ($r=0,93$; $0,90$), Cladocera ($r=0,89$; $0,79$), сокращалась доля Rotifera в общей численности и биомассе ($r=-0,86$; $-0,76$), повышалась доля Copepoda в численности ($r=0,86$), Cladocera в численности и биомассе ($r=0,89$; $0,79$). Монголия – страна с резко континентальным климатом, для которого характерны значительные межсезонные и суточные перепады температуры. В связи с этим учет температуры воды в моменты взятия проб не несет необходимой информации об условиях среды, больший смысл имеет анализ температуры воздуха. При повышении среднемесячной (апрель-август) температуры в верховье увеличивались численность и биомасса зоопланктона ($r=0,74$; $0,71$), коловраток ($r=0,74$; $0,95$). В среднем участке при повышении уровня увеличивались численность и биомасса Copepoda ($r=0,79$; $0,82$), Cladocera ($r=0,81$; $0,77$), общая биомасса ($r=0,79$), при увеличении средней температуры воздуха – численность ($r=0,76$). В нижнем участке при повышении уровня воды снижались численность и биомасса беспозвоночных ($r=-0,85$; $-0,84$), Copepoda ($r=-0,91$; $-0,86$), численность Rotifera ($r=-0,82$), биомасса Cladocera ($r=-0,76$).

Разнонаправленные изменения зоопланктона в прибрежье разных участков при повышении уровня воды вследствие увеличения осадков мы связываем с минерализацией воды, количеством веществ, накопленных в водоеме и приносимых с водосбора. Так, в верховье изменения зоопланктона были связаны не только с уровнем, но и электропроводностью воды (биомасса ($r=0,76$), плотность и биомасса Copepoda ($r=0,81$; $0,83$), Cladocera ($r=0,85$; $0,73$), доля Rotifera и Cladocera в общей численности ($r=-0,88$; $0,80$) и биомассе ($r=-0,83$; $0,73$), доля Copepoda в общей численности ($r=0,74$)), однако в среднем и нижнем участках корреляций с этой характеристикой среды не обнаружено. По всей видимости, в верховье, где преобладали маломинерализованные воды р. Дзабхан, при увеличении уровня воды и площади затопляемых участков суши, минерализация повышалась до более оптимальных для зоопланктеров величин. Это наряду с аккумуляцией веществ, приносимых рекой с водосбора, стимулировало количественную представленность беспозвоночных. В среднем и нижнем участках осадки, напротив, вызывали уменьшение минерализации, но ее величины не опускались ниже значений в верховье. Однако изменения количественных показателей зоопланктона в среднем и нижнем участках различались: в первом они возрастали, во втором – сокращались. Очевидно, значительную роль здесь играли иные факторы, в частности, приносимые и накопленные органические и биогенные вещества, глубина и ширина, выра-

женность литоральной зоны и расстояние от питающей реки. При изучении фитопланктона Можайского водохранилища было показано, что внутренняя нагрузка в результате диффузии биогенов из донных отложений значима только в верхней части, отличающейся мелководностью и более частыми перемешиваниями придонных слоев [Даценко и др., 2017]. В Тайширском водохранилище верхний и средний участки также отличаются мелководностью, более выраженной литоральной зоной, и, по всей видимости, накоплением органических и биогенных веществ, приносимых р. Дзабхан. Одновременно, в нижнем участке, который характеризуется максимальной глубиной и шириной, узкой полосой литоральной зоны, в которой в меньшей степени накапливаются органические и биогенные вещества, в т. ч. и потому, что воды р. Дзабхан даже в период половодья не проникают до него, при повышении уровня воды стимуляции количественного развития зоопланктона не наблюдалось. Таким образом, в прибрежье верховья суммировались эффекты от увеличения минерализации воды, поступления органических и биогенных веществ с водами реки и окружающего ландшафта, а также диффузии биогенов из донных отложений, в среднем участке – от двух последних, а в нижнем участке поступление атмосферных осадков приводило лишь к разбавлению и без того более бедных вод.

В русловой зоне верховья с количеством осадков связано число видов *Cladocera* ($r=0,85$), доля *Rotifera* в общей численности ($r=-0,86$), *Copepoda* в общей численности и биомассе ($r=0,88$ и $0,89$). В средней части при увеличении уровня повышались численность *Cladocera* ($r=0,88$), биомасса общая ($r=0,87$), *Copepoda* ($r=0,90$), *Cladocera* ($r=0,86$). При увеличении среднемесячной температуры воздуха возрастали численность и биомасса коловраток ($r=0,98$ и $0,97$), численность зоопланктона ($r=0,88$). В нижнем участке увеличение уровня воды способствовало сокращению численности и биомассы *Copepoda* ($r=-0,79$; $-0,70$), *Cladocera* ($r=-0,69$; $-0,70$).

Следовательно, увеличение количества осадков и уровня воды вызывали разнонаправленные изменения количественных характеристик зоопланктона русловой зоны по продольному профилю водохранилища. В наибольшей степени зависимости проявлялись в среднем участке, где дополнительное поступление веществ с водосбора оказывало стимулирующий эффект на количество ракообразных. По всей видимости, связано это с улучшением кормовой базы зоопланктеров вследствие аккумуляции и диффузии из донных отложений биогенных веществ, которые способствовали развитию фитопланктона. Однако наиболее выражен стимулирующий эффект поверхностного притока на планктонные водоросли в верховье водоема [Даценко и др., 2017]. Но в нашем случае в верхнем участке изменялось лишь количество видов, а также соотношение таксономических групп, что мы связываем с его высокой проточностью из-за увеличения расходов реки. В результате зона стимуляции смещалась к среднему участку, где в наибольшей степени аккумуляровались приносимые рекой вещества. В нижнем участке, отличающемся большими объемом водной массы, глубиной и узкой полосой мелководья, количество зоопланктона при увеличении осадков и уровня воды сокращались вследствие меньшего накопления здесь органических и биогенных веществ с водосбора, невозможности их интенсивной диффузии из донных отложений. Эффект «разбавления» зоопланктона большими объемами воды ранее наблюдалось в водохранилищах Волги [Монаков, 1958; Дзюбан, 1959].

Библиографические ссылки

Беркович К. М. Русловые процессы на реках в сфере влияния водохранилищ. М.: Географический факультет МГУ, 2012. 163 с.

Даценко Ю. С. Эвтрофирование водохранилищ. Гидроло-гидрохимические аспекты. М.: ГЕОС, 2007. 252 с.

Даценко Ю. С., Пуклаков В. В., Эдельштейн К. К. Анализ влияния абиотических факторов на развитие фитопланктона в малопроточном стратифицированном водохранилище // Труды Карельского научного центра РАН, 2017. № 10. С. 73-85.

Дзюбан Н. А. О формировании зоопланктона водохранилищ // Труды VI совещания по проблемам биологии внутренних вод. М.-Л.: АН СССР, 1959. С. 597-602.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. 183 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Монаков А. В. Зоопланктон волжского устьевое участка Рыбинского водохранилища за период 1947-1954 гг. // Труды Биологической станции «Борок». Вып. 3. М.-Л.: АН СССР, 1958. С. 214-225.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.

УДК 574

Л. И. Кузьмина
(Якутский филиал ФГБНУ «Госрыбцентр», Якутск, Россия)
Kuzmina lena_in@inbox.ru

ДАННЫЕ О ЗООПЛАНКТОНЕ РЕКИ ЧУКОЧЬЯ

Река Чукочья (р. Рэвум-Рэву) находится в арктической зоне Якутии. Берет начало из озера Усун-Кюель, протекает по Колымской низменности, впадает в Восточно-Сибирское море. Протяженность реки составляет 758 км, а площадь бассейна – 19800 км². Имеет 227 притоков с общей длиной 485 км, из которых наиболее крупные Савва-Юрях, Олёр, Семен-Юрях [Ресурсы поверхностных вод СССР, 1966] (рисунок).



Рисунок – Карта-схема р. Чукочья

Ранее зоопланктон р. Чукочья не изучался, что определило цель нашего исследования.

Исследования проводили в июле 2014 г. в период максимального прогрева воды, пробы были отобраны с верхнего течения до устья реки. Пробы отбирали путем процеживания 100-200 л воды через сеть Апштейна (мельничный газ № 72), фиксировали 75 %-ным раствором спирта, далее обрабатывали по общепринятой методике [Абакумов, 1983; Киселев, 1956]. Видовой состав зоопланктона устанавливали с помощью широко используемых определителей [Коловратки фауны СССР, 1970; Определитель зоопланктона и зообентоса, 2010].

По результатам исследований видовой состав зоопланктона р. Чукочьа был представлен 34 видами, из которых коловратки (Rotifera) – 15, ветвистоусые (Cladocera) – 9 и веслоногие ракообразные (Copepoda) – 10 видов, в т. ч. неполовозрелые копепоидитные и науплиальные стадии Cyclopoida и Calanoida (таблица 1).

Таблица 1 – Видовой состав зоопланктона р. Чукочьа, июль 2014 г.

Rotifera	Cladocera	Copepoda
<i>Asplanchna</i> sp.	<i>Acroporus harpae</i>	Копепоидит и науплиус Cyclopoida
<i>Epiphanes</i> sp.	<i>Camptocercus uncinatus</i>	<i>Cyclops stenuus</i>
<i>Euchlanis deflexa</i>	<i>Chydorus sphaericus</i>	<i>Cyclops kolensis</i>
<i>Euchlanis dilatata</i>	<i>Bosmina (E) cf longispina</i>	<i>Acanthocyclops venustus</i>
<i>Brachionus calyciflorus</i>	<i>Bosmina (B) longirostris</i>	<i>Diacyclops crassicaudatus</i>
<i>Kellicottia longispina</i>	<i>Ceriodaphnia</i> sp.	Копепоидит Calanoida
<i>Keratella quadrata</i>	<i>Daphnia</i> sp.	<i>Eurytemora</i> sp.
<i>Keratella cochlearis</i>	<i>Daphnia (D) longiremis</i>	<i>Eurytemora bilobata</i>
<i>Notholca caudata</i>	<i>Holopedium gibberum</i>	<i>Acanthodiaptomus denticornis</i>
<i>Notholca acuminata</i>		Копепоидит Harpacticoida
<i>Platyias</i> sp.		
<i>Filinia terminalis</i>		
<i>Filinia longiseta</i>		
<i>Synchaeta</i> sp.		
<i>Polyarthra</i> sp.		

Примечание – sp. – вид, используется после родового названия и обозначает, что таксон определен с точностью до рода

Подавляющее большинство форм зоопланктона р. Чукочьа относится к хорошо известным, широко распространенным и даже космополитным видам. На всем протяжении реки характерно присутствие как типично северных обитателей (*Bosmina (E) cf longispina*, голоарктических – *Kellicottia longispina*), так и видов, имеющих широкое географическое распространение (*Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis* и *Chydorus sphaericus*).

Среди коловраток доминируют холодноводные планктонные коловратки *Asplanchna* sp., *Kellicottia longispina* и *Keratella quadrata*, из рачкового планктона – копепоидиты Cyclopoida, науплиусы Copepoda, т. е. виды, широко распространенные в пресных водах северных широт.

Показатели развития зоопланктона района исследований значительно варьируют и постепенно увеличиваются от верхнего течения к устью. Наблюдается значительный размах плотности населения организмов зоопланктона на отдельных участках (от 16 до 26747 экз./м³) (таблица 2).

Таблица 2 – Горизонтальное распределение зоопланктона р. Чукочьа, июль 2014 г.

Участок	Rotifera	Cladocera	Copepoda	Общее
Верхнее течение	5 / 0,02	8 / 0,01	3 / 0,08	16 / 0,12
Среднее течение	113 / 0,001	136 / 0,01	79 / 0,01	328 / 0,02
Нижнее течение	1759 / 0,02	163 / 0,02	1504 / 0,08	3426 / 0,12
Устье	15374 / 0,02	30 / 0,03	11343 / 0,11	26747 / 0,16
Среднее				7629 / 0,105

Таким образом, состав зоопланктона р. Чукочьа представлен типичными представителями севера и широко распространенными видами. Численность варьирует в широких пределах, где от 16 экз./м³ в верховьях реки идет увеличение в сторону устья до 26747 экз./м³. Численность от общего количества планктона обеспечивают коловратки, а биомассу – веслоногие ракообразные. Средние показатели по всему обследованному району характеризуются высокой плотностью организмов в период исследований, что обусловлено максимальным прогревом воды и минимальным течением на участках отбора проб.

Библиографические ссылки

Абакумов В. А. Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод, донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1983.

Киселев И. А. Исследования планктона // Жизнь пресных вод. Ч. 1. М.-Л.: АН СССР, 1956. Т. 4.

Коловратки фауны СССР. Подкласс Eurotatoria / Под ред. Л. А. Кутиковой. М.-Л.: АН СССР, 1970. Вып. 104. 744 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон / Под ред. В. Р. Алексеева, С. Я. Цалолихина. М., 2010. Т. 1.

Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 17. Ленско-Индигорский район. Вып. 7. Яна, Индигирка / Под ред. И. В. Осиповой. Л.: Гидрометеиздат, 1966. 328 с.

УДК 574.587(275.2):591

В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, Е. А. Соколова
(Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН, Борок, Россия)
lazareva_v57@mail.ru

ЗООПЛАНКТОН ВОДОХРАНИЛИЩ КАСКАДА ВОЛГИ

Каскад р. Волги образован из восьми водохранилищ (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское, Чебоксарское, Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское), с которыми связаны еще четыре на притоках р. Волги. Это Шекснинское водохранилище на р. Шексна, сток из которого поступает в Шекснинский плес Рыбинского водохранилища, и три (Камское, Воткинское и Нижнекамское) на р. Кама, сток из них поступает в Камский плес Куйбышевского водохранилища. Большинство водохранилищ заполнены в период с конца 30-х до конца 60-х годов прошлого века, последними созданы Нижнекамское (1979 г.) и Чебоксарское (1981 г.), что завершило создание каскада [Эдельштейн, 1998].

В литературе 2000-2010-х годов наиболее полно представлены сведения о зоопланктоне Верхней [Столбунова, 2009; Ривьер, 2007; Лазарева, 2010] и Средней Волги выше Куйбышевского водохранилища [Ривьер, 2007; Шурганова, Черепенников, 2010; Романова, 2010; Лазарева и др., 2012; Шурганова и др., 2014]. Для Нижней Волги известны в основном отрывочные сведения об изменении состава видов [Мухортова, 2011; Роров, 2011], данные об обилии зоопланктона редки [Попов, 2006; Малинина и др., 2016]. Цель работы – анализ распределения летнего зоопланктона волжских водохранилищ по данным коротких (две-три недели) летних маршрутных съемок.

В августе 2015-2017 гг. после большого (>20 лет) перерыва обследован пелагический зоопланктон всех восьми волжских водохранилищ (по 8-20 станций в каждом водоеме), незарегулированный участок р. Волги от плотины Волжской ГЭС до г. Астрахань (14 станций), а также три камских водохранилища (по 6-7 станций в каждом). Установлено, что список летнего зоопланктона р. Волги насчитывает более 130 видов, среди которых преобладают (50 % видов) коловратки [Лазарева и др., 2018]. Он включает основную часть массовых форм пелагиали водохранилищ, что составляет ~45 % списка, опубликованного в монографии [Волга и ее жизнь, 1978]. Среднее число видов в пробе (видовая плотность) снижается вниз по р. Волге, наибольшим (36-41 вид) этот показатель был в водоемах Верхней Волги, наименьшим (15-17 видов) – в Куйбышевском водохранилище и Нижней Волге. Обнаружено заметное своеобразие набора доминантов (индекс сходства структуры <20 %) каждого из водохранилищ и четкая замена таежных видов (*Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Bosmina long-*

ispina, *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*) вселенцами из Каспия (*Heterocope caspia*, *Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus*) на границе Волжского и Волго-Камского плесов Куйбышевского водохранилища. По составу зоопланктона большинство водохранилищ р. Волги оценены как эвтрофные, Чебоксарское – как переходное от эвтрофии к гипертрофии, а Саратовское – как мезо-эвтрофное.

Выявлено значительное продвижение на север вверх по р. Волге понто-каспийских вселенцев – кладоцер *Cornigerius maeoticus* (до Волжского плеса Куйбышевского водохранилища, 55°32' с.ш.), *Podonevadne trigona ovum* (до верховьев Волгоградского водохранилища, 52°02' с.ш.) и *Cercopagis pengoi* (до Тетюшинского плеса Куйбышевского водохранилища 54°57' с.ш.). В августе 2016 г. впервые выявлено, что выходцы из Каспия активно продвигаются вверх по р. Каме. *Cornigerius maeoticus* найден в верхней части Камского плеса Куйбышевского водохранилища (55°26' с.ш.), а *Cercopagis pengoi* – в Волго-Камском плесе этого водохранилища (55°12' с.ш.), а также в верховье Воткинского (устье р. Нытва, 57°53' с.ш.) и приплотинном участке Камского от г. Пермь до г. Добрянка, 58°26' с.ш.

В зоопланктоне р. Волги ниже впадения р. Камы многочисленны три солоноватоводных вида каляноидных копепод: *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Calanipeda aquaedulcis*. Средиземноморская копепода *Calanipeda aquaedulcis* впервые обнаружена в Куйбышевском водохранилище (>7 тыс. экз./м³, до 50 % численности зоопланктона), по р. Волге она продвинулась до устья р. Камы (55°12' с.ш.), по р. Каме – до верховьев Камского плеса указанного водохранилища (55°24' с.ш.) [Лазарева и др., 2018]. Ее высокая встречаемость (90 % проб) и численность (до 1,1 тыс. экз./м³) отмечены также в Саратовском водохранилище, где этот вид единично находили в 80-90-х годах прошлого века [Поров, 2011]. В волжских водохранилищах впервые найдена *Eurytemora caspica* – недавно описанный вид [Sukhikh, Alekseev, 2013], который ранее определяли как *E. affinis*. Этот вид в 80-х годах появился в планктоне Куйбышевского водохранилища [Тимохина, 2000], в 60-х годах – в Нижней Волге [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. В августе 2015-2017 гг. *E. caspica* обнаружена в р. Волге ниже слияния с р. Камой (55°12' с.ш.), а также в небольшом количестве (<200 экз./м³) во всех водохранилищах Камского каскада, самая северная находка отмечена у слияния рек Иньва и Косьва в Камском водохранилище (58°52' с.ш.). Численность вида (без науплиусов) варьировала от единичных находок до 300 экз./м³. До зарегулирования *Heterocope caspia* поднималась по р. Волге до г. Саратова [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. С середины 60-х годов это летняя массовая форма в Куйбышевском водохранилище и водоемах Нижней Волги [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976; Тимохина, 2000; Романова, 2010]. В августе 2015-2017 гг. ее численность достигала 7-33 тыс. экз./м³ и была наибольшей в Камском плесе Куйбышевского водохранилища. Летом 2016 г. *H. caspia* впервые отмечена как обычный и весьма многочисленный вид (до 19 тыс. экз./м³) во всех водохранилищах Камского каскада, вверх по р. Каме она встречалась до устьевой области р. Кондас в Камском водохранилище (59°20' с.ш.).

Во второй половине лета распределение обилия зоопланктона по акватории водохранилищ крайне неравномерно и существенно варьирует год от года. В Верхней Волге его средняя численность составила 143±35 тыс. экз./м³, биомасса 690±90 мг/м³, в Средней Волге – 38±16 тыс. экз./м³ и 132±80 мг/м³, а в Нижней Волге – только 8±2 тыс. экз./м³ и 14±3 мг/м³ [Лазарева и др., 2018]. Вниз по течению р. Волги количество зоопланктона снижалось в 25-40 раз, наибольшая численность (>200 тыс. экз./м³) обнаружена в Ивановском водохранилище, а биомасса (0,9 г/м³) – в Рыбинском. В камских водохранилищах численность (196±12 тыс. экз./м³) и состав доминантов зоопланктона сходны с наблюдаемыми в Верхней Волге, а биомасса вдвое выше (1365±200 мг/м³), что связано с массовым развитием крупных дафний (*Daphnia galeata*). Основной вклад в численность сообщества в большинстве водохранилищ вносили коловратки (50-70 %), ракообразные определяли 70-90 % его биомассы. В р. Волге выше ее слияния с р. Камой и в р. Каме основу биомассы формировали кладоце-

ры, ниже устья р. Камы – кладоцеры и каляноидные копеподы. Доля меропланктона (велигеры дрейссены) варьировала от 10-15 % общей численности сообщества в Верхней Волге, до 20-40 % в Средней и Нижней Волге. Их биомасса и численность возрастали вниз по рекам Волге и Каме. В камских водохранилищах вклад меропланктона в общее количество зоопланктона был небольшим 3-6 %.

Таким образом, по результатам исследования зоопланктона рек Волги и Камы летом 2015-2017 гг. обнаружены новые местообитания шести видов южных ракообразных (*Calanipeda aquaedulcis*, *Eurytemora caspica*, *Cornigerius maeoticus*, *Podonevadne trigona* и *Cercopagis pengoi*). Наибольшее видовое богатство сообщества наблюдалось в Верхней Волге, выявлены значительные различия набора доминантов каждого из водохранилищ и четкая смена таежного и понто-каспийского комплекса видов на границе Волжского и Волго-Камского плесов в Куйбышевском водохранилище. Зоопланктон отличался крайне неравномерным распределением обилия по акватории водохранилищ, наибольшее его количество зарегистрировано в Верхней Волге и р. Каме. В Средней и, особенно, Нижней Волге наблюдалось сравнительно мало зоопланктона, значительную часть (до 40 % численности и 60 % биомассы) которого составлял меропланктон.

Библиографические ссылки

Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.

Лазарева В. И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Товарищество научн. изданий КМК, 2010. 181 с.

Лазарева В. И., Минеева Н. М., Жданова С. М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологич. журн. 2012. № 4. С. 394-407.

Лазарева В. И., Сабитова Р. З., Соколова Е. А. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды ИБВВ, 2018. Вып. 81(84).

Малинина Ю. А., Джаяни Е. А., Филинова Е. И. и др. Оценка темпов многолетних изменений качественных и количественных параметров экосистемы Саратовского водохранилища // Матер. Всерос. конф. / Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования. Казань: Гос. ин-т речн. рыб. хоз-ва, 2016. С. 618-625.

Мордухай-Болтовской Ф. Д., Дзюбан Н. А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67-81.

Мухортова О. В. Некоторые особенности распределения видов-вселенцев зоопланктона в прибрежных биотопах (заросли макрофитов, галечное побережье) Саратовского водохранилища // Известия Самарского научн. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1. С. 188-193.

Попов А. И. Зоопланктон Саратовского водохранилища: общие сведения и роль биоинвазийных видов // Известия Самарского научн. центра РАН. 2006. Т. 8, № 1. С. 263-272.

Ривьер И. К. Состав, распределение и динамика зоопланктона как кормового ресурса рыб // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 242-294.

Романова Е. П. Многолетняя динамика видового обилия зоопланктона Куйбышевского водохранилища // Теоретические проблемы экологии и эволюции / Теория ареалов: виды, сообщества, экосистемы (V Любимцевские чтения). Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 2010. С. 159-164.

Столбунова В. Н. Пелагические Cladocera в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2009. № 3. С. 41-46.

Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии Волжского бассейна РАН, 2000. 193 с.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов двух волжских водохранилищ в процессе их формирования и развития // Журн. Сибирского федерального ун-та. Биология. 2010. № 3. С. 267-277.

Шурганова Г. В., Черепенников В. В., Кудрин И. А., Ильин М. Ю. Характеристика современного состояния видовой структуры и пространственного размещения сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища // Поволжский экологич. журн. 2014. № 3. С. 417-421.

Эдельштейн К. К. Водохранилища России: экологические проблемы, пути их решения. М.: ГЕОС, 1998. 277 с.

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.

Popov A. I. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // Российский журн. биологич. инвазий. 2011. № 1. С. 86-90.

Sukhikh N. M., Alekseev V. R. Eurytemora caspica sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Trudy Zoologicheskogo Instituta RAN. 2013. Vol. 317. № 1. P. 85-100.

УДК 574: 581.526.325 (261.24)

Е. К. Ланге

(Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия)
evlange@gmail.com

СТРУКТУРА ОСЕННЕГО ФИТОПЛАНКТОНА ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

В осеннем сезоне цветение фитопланктона в Балтийском море связано с вегетацией диатомовых водорослей, которые наибольшего развития достигают в водах временно стратифицированных по температуре или солености, в зоне турбулентности и высоких концентраций питательных веществ. Осенью отсутствие летней стратификации способствует обогащению верхних слоев биогенными элементами и новой после весеннего цветения волне их вегетации [Gasiūnaitė et al., 2005].

В Юго-Восточной Балтике ведущая роль диатомовых в осеннем планктоне Гданьского бассейна (литовские воды) отмечена в октябре-ноябре 1984-2001 гг., когда указанная группа составила 80 ± 14 % биомассы фитопланктона [Gasiūnaitė et al., 2005]. Аналогичные результаты были получены в глубоководной зоне российской части Гданьского бассейна в октябре 2003-2008 гг. во время производственного экологического мониторинга нефтедобычи на Кравцовском месторождении [Семенова, 2012] и в период нашего исследования в 2015 г. (26-31.10) во время рейса № 64 НИС «АКАДЕМИК МСТИСЛАВ КЕЛДЫШ».

Кроме диатомовых обилие осеннего фитопланктона глубоководной части Гданьского бассейна определялось вегетацией и других групп микроводорослей. Так, в 1991 г. в поверхностном слое исследуемой акватории на фоне доминирования мелкоклеточной центрической диатомовой *Cyclotella choctawhatcheeana* доля цианобактерий, зеленых и динофитовых в общих количественных показателях достигала 12-23 %, за исключением динофитовых, составивших от численности 1 % [Зернова, 1997]. В 2003-2008 гг. половину осредненной численности фитопланктона глубоководного подрайона составляли зеленые и около 20 % – диатомовые, при практически 100 % доминировании последних в общей биомассе водорослей [Семенова, 2012]. В 2015 г. в структуре численности осеннего фитопланктона поверхностного слоя заметную роль играли мелкие криптонады (до 40 %). Преобладали также цианобактерии и зеленые, доля которых была сопоставима с таковой в 1991 г. Диатомовые формировали только 12 % численности фитопланктона.

Осенью (конец сентября-октябрь) в глубоководной части Гданьского бассейна в верхнем перемешанном слое (30-38 м) в 1991 г. [Зернова, 1997] и в толще от поверхности до дна в 2003-2008 гг. [Семенова, 2012] осредненные количественные показатели фитопланктона имели сходную величину – 30-40 тыс. кл./л (численность) и 80-120 мг/м³ (биомасса). В октябре 1973 г. и 2015 г. показатели обилия фитопланктона рассматриваемой акватории были выше (90-130 тыс. кл./л, 500-700 мг/м³). Общим для осеннего сезона 1973 и 2015 гг. была вегетация *C. granii* и, как результат, сравнительно высокая биомасса фитопланктона в оба года.

Особенностью октября 2015 г. было доминирование наряду с *C. granii* (максимум биомассы 1690 мг/м³) диатомовой *Actinocyclus* sp. (770 мг/м³). Оба вида преобладали в осеннем фитопланктоне к западу от Гданьского бассейна, в бассейнах Аркона и Борнхольма. Здесь на ранней стадии диатомового цветения (28.09.2015 г.) доминировал *Actinocyclus* sp., в то время как пик цветения (15.11.2015 г.) был сопряжен с вегетацией *C. granii* (960-1771 мг/м³) [Wasmund et al., 2016]. Таким образом, осенью 2015 г. фитопланктон глубоководного района Гданьского, Арконского и Борнхольмского бассейнов имел сходную структуру доминантного комплекса и сравнимую величину биомассы, что, вероятнее всего, было следствием большого балтийского залива в декабре 2014 г. В целом уровень вегетации фитопланктона в верхнем однородном слое глубоководной части Гданьского бассейна (125±39 тыс. кл./л, 664±143 мг/м³) был выше среднегодовых значений вследствие теплых погодных условий в 2015 г.

Библиографические ссылки

Зернова В. В. Осенний фитопланктон Балтийского моря // Океанология. 1997. Т. 37, № 2. С. 236-244.

Семенова С. Н. Фитопланктон. Биологические сообщества // Нефть и окружающая среда Калининградской области. Т. II: Море / Под ред. В. В. Сивкова и др. Калининград: Терра Балтика, 2012. С. 344-358.

Gasiūnaitė Z. R., Cardoso A. C., Heiskanen A.-S., Henriksen P., Kauppi P., Olenina I., Pilkaitytė R., Purina I., Razinkovas A., Sagert S., Schubert H., Wasmund N. Seasonality of coastal phytoplankton in the Baltic Sea: influence of salinity and eutrophication // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2005. Vol. 65 (1-2). P. 239-252.

Wasmund N., Dutz J., Pollehne F., Siegel H., Zettler M. L. Biological Assessment of the Baltic Sea 2015 // Meereswiss. Ber. Warnemünde, 2016. Vol. 102. 97 s.

УДК: 574: 581.526.325 (282.247.28); 504 (621.311.25)

Е. К. Ланге^{1*}, М. Е. Макушенко²

¹ Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия;

² Институт геоэкологии им. Е. М. Сергеева РАН,
Санкт-Петербург, Россия)
evlange@gmail.com

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ФИТОПЛАНКТОНА

РЕКИ НЕМАН В 2010-е ГОДЫ

Впервые проанализированы сезонные изменения структурных и количественных показателей фитопланктона реки Неман на территории Калининградской области РФ в районе предполагаемого воздействия Балтийской АЭС в рамках комплексного экологического мониторинга в мае-октябре 2014-2017 гг. Фитопланктон был представлен 197 таксонами микроводорослей. Весенне-летние фитоценозы отличались высоким таксономическим разнообразием (около 40 таксонов), в осеннем сезоне число таксонов сокращалось в 2 раза.

Во все сроки по числу таксонов в фитопланктоне исследованного участка р. Неман преобладали диатомовые и зеленые водоросли. Биомассу фитопланктона в основном формировали диатомовые (виды рода *Stephanodiscus*, *Asterionella formosa*, *Cocconeis placentula*, *Diatoma tenuis*, *Cyclotella meneghiniana*, *Surirella* spp.), зеленые (*Pediastrum boryanum*, *Desmodesmus* spp.), криптофитовые (*Komma caudata*, *Cryptomonas* spp.) и цианобактерии (потенциально токсичные *Anabaena* spp., *Planktothrix agardhii*, *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Limnothrix redekei*).

Впервые встреченная в мае 2016 г. среди доминантов фитопланктона *L. redekei* попала в р. Неман из притока – р. Шешупе, где ее биомасса достигала 10 г/м³. В эти же сроки *L. redekei* с меньшей на порядок биомассой превалировала и в фитопланктоне Куршского залива.

Проведенный кластерный анализ сходства структуры биомассы фитоценозов станций за весь период исследований на низком уровне сходства (до 20 %) разделил весь массив станции на 2 кластера, где группирующим фактором стал параметр «Сезон», при сходстве до 40 % получившиеся 8 кластеров объединялись в основном фактором «Сезон-Год». Внутри кластеров сходство фитоценозов станций было сравнительно высоким (более 60 %), что указывало на существование сходных условий среды на исследуемом отрезке р. Неман в соответствующий сезон и год. Исключение составил летне-осенний сезон 2017 г. и период осенней съемки в 2016 г., характеризующиеся дождевыми паводками, приводящими к локальным изменениям условий среды и, как следствие, появлению отличающихся структурой фитоценозов. Наибольшая продуктивность фитопланктона отмечена в весеннем сезоне (медиана 8,85 г/м³), наименьшая – в осенний (0,41 г/м³). В летнем сезоне величина биомассы имела промежуточное значение (2,97 г/м³). Экстремумы общей биомассы в период исследования различались в 80 раз, диапазон составил от 0,20 до 16,03 г/м³.

Наряду с сезонными колебаниями биомассы фитопланктона отмечена и ее межгодовая изменчивость, связанная с различиями погодных условий в сравниваемые годы. В среднем за вегетационный сезон 2014-2017 гг. биомасса фитопланктона исследованного участка р. Неман составила 4,35 г/м³, что соответствовало мезотрофным условиям в водотоке.

Обнаружена положительная связь температуры поверхностного слоя с α -разнообразием фитоценозов (весна, лето), с биомассой зеленых (все сезоны), диатомовых и цианобактерий (лето), а также обратная связь с биомассой криптофитовых (весна, лето) и цианобактерий (осень).

В период эксплуатации Балтийской АЭС предусмотрен рассеивающий сброс сточных вод в акваторию Немана, обеспечивающий эффективное смешение природных и технических вод. При анализе модельных результатов, проведенном Е. М. Каплан с соавторами [Каплан и др., 2015], выяснилось, что превышение температуры фоновых значений, характерных для трех показательных периодов – зимняя межень (февраль), весенний паводок (апрель) и летняя межень (июль), составит не более 0,5 °С. Тот же масштаб теплового воздействия сохранится и в другие месяцы. Указанное увеличение температуры воды можно отнести к незначительному воздействию, которое не окажет существенного влияния на показатели фитопланктона.

Библиографические ссылки

Каплан Е. М., Шварц А. А., Лунева Е. В., Макушенко М. Е., Румынин В. Г. Трансграничный аспект оценки воздействия строящихся АЭС на водные экосистемы (на примере Балтийской АЭС) // Геоэкология. Инженерная геоэкология. Гидрогеология. Геокриология. 2015. № 4. С. 291-303.

Е. В. Лепская, Т. В. Бонк
(Камчатский научно-исследовательский
институт рыбного хозяйства и океанографии,
Петропавловск-Камчатский, Россия)
lepskaya@list.ru

СТРУКТУРНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ ЗООПЛАНКТОНА ТОЛМАЧЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (КАМЧАТКА) КАК АДАПТАЦИЯ К ИЗМЕНЕНИЯМ УСЛОВИЙ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Обследование водоемов Камчатского края в 50-60-е годы прошлого века выявило озера, лишенные ихтиофауны, но с обильным планктоном. В их числе оказались озера Толмачева, Ключевое, Штюбеля, Карымское, Демидовское, а также Державина, обследованное в 1997-1999 гг., Чаша и Открытое, изучавшиеся нами в 2006 г. и 2007 г. [Бонк и др., 2007; Куренков, 2005; Лепская и др., 2007; фондовые материалы КамчатНИРО]. В процессе реализации программы по увеличению рыбохозяйственного потенциала камчатских озер в некоторые из них была вселена жилая/озерная форма нерки – кокани (*Oncorhynchus nerka* Walbaum). Так было положено начало масштабному эксперименту по формированию новых замкнутых популяций кокани с одной стороны и влиянию вселенных рыб на «девственную» кормовую базу – с другой. Мониторинг результатов этого эксперимента в большинстве озер оказался затруднительным из-за труднодоступности последних. И лишь на оз. Толмачева, преобразованном в 1997-1999 гг. в Толмачевское водохранилище, исследования планктона, абиотических характеристик и кокани проводили относительно регулярно, что отражено в ряде публикаций [например, Куренков, 1999; Лепская и др., 2009, 2014; Маркевич, 2009; Погодаев и др., 2010 и др.].

Анализ изменений в структуре зоопланктона Толмачевского водохранилища (ТВ) и некоторых причин этих изменений дан в работах Л. А. Базаркиной [Базаркина, 2001, 2008].

В настоящем сообщении приведены результаты исследований зоопланктона ТВ, включая современные данные, и обсуждается комплекс факторов, которые привели к его структурным перестройкам.

Зоопланктон отбирали сетью Джели (диаметр входного отверстия 18 см, газ № 68) в центральной глубоководной части водоема, облавливая слой от дна до поверхности (0-30 (25) м). Обработку проб проводили стандартным методом [Киселев, 1956]. Одновременно с этим исследовали фитопланктон и биогенный фон, измеряли температуру воды.

До заселения кокани в 1985 г. в планктоне озера (конец сентября 1966 г.) присутствовали копеподы *Leptodiaptomus* (= *Neurodiaptomus*) *angustilobus*, *Cyclops scutifer*, *Heteroscope borealis*, *Bosmina longirostris* (расположены в порядке уменьшения значения в планктоне [Куренков, 2005]). Очевидно, в это время на структуру зоопланктона влияли только температура и концентрация «кормового» фитопланктона, продукция которого зависела от фосфора, регенерируемого внутри водоема зоопланктоном при незначительном, но постоянном притоке этого биогенного элемента с водосбора и из донных отложений. С заселением водоема кокани на зоопланктон озера начал действовать дополнительный фактор – выедание рыбами. Создание водохранилища на месте озера привело к изменению температурного режима в сторону увеличения летнего прогрева из-за образованного обширного мелководья на месте затопленных тундровых участков [Базаркина, 2001; Куренков, 1999] и биогенного фона в сторону доминирования аммонийной формы азота и постепенного снижения концентрации биодоступного фосфатного фосфора [Лепская и др., 2008]. С потеплением в бассейне водохранилища, которое характерно и для бассейнов других камчатских лососевых озер, летний прогрев водной толщи ТВ усилился и продолжает усиливаться. С момента создания водохранилища в 1997-1999 гг. видовая структура фитопланктона, который обеспечивает пищей

копепод и с недавнего времени кладоцер, изменялась бессистемно и с большим размахом. Так, в отдельные годы преобладающими таксонами по численности и биомассе становились микроводоросли *Scenedesmus* sp., *Tetrapedia* sp., *Crucigenia* sp. (Chlorophyta), *Mallomonas* sp. (Chrysophyta), а в диатомовом планктонном комплексе *Aulacoseira subarctica* уступила доминирующее положение *Asterionella formosa*. Последняя остается массовым видом в фитопланктоне в летний период с 2000 г.

На зоопланктон ТВ влияет комплекс абиотических (температура и, вероятно, pH воды) и биотических (качество и количество «кормового» фитопланктона, выедание кокани) факторов. Сила воздействия каждого из этих факторов неравнозначна в разные периоды после заселения кокани в озеро и формирования экосистемы ТВ. Трансформацию видовой и размерной структуры зоопланктона ТВ можно разделить на несколько этапов. Некоторое представление о ее «эталонном» облике дает единственная съемка, проведенная в конце сентября 1966 г. в глубоководной центральной части озера. Тогда зоопланктон формировали (в порядке увеличения размера организма) *C. scutifer*, *L. angustilobus*, *H. borealis* – холодноводные арктобореальные представители копепод и мелкая кладоцера эврибионт *B. longirostris*. Второй этап – вселение кокани в озеро в 1985-1987 гг. и ее адаптация к озерным условиям до 1997 г. Численность кокани росла медленно из-за ограниченной площади нерестилищ и промысла, температурный режим сохранялся на уровне 1966 г. и зоопланктон состоял, как из крупных копепод, так и крупной дафнии (*Daphnia pulex*). На третьем этапе – заполнении водохранилища, во вновь создаваемом водоеме сохранились наиболее устойчивые к стрессам виды *C. scutifer* и *B. longirostris*. Четвертый этап – собственно водохранилище, примечателен вновь образованной обширной мелководной зоной. Благодаря этому усилился летний прогрев, и средняя за летний период температура воды в водоеме стала выше по сравнению с той, которая была в озере с одной стороны, а с другой, значительно увеличилась площадь нерестилищ кокани, что благоприятствовало ее воспроизводству и, соответственно, росту численности рыб – потребителей планктонных ракообразных. В это же время прекратили промысел кокани, который сдерживал увеличение ее запаса. Дополнительный прогрев в результате потепления способствовал появлению в водоеме новых, ранее не встречавшихся видов кладоцер: *Holopedium gibberum* и *Daphnia cristata*. Инициировалось ли развитие этих организмов из яиц, покоившихся много лет в озерных микрорефугиумах, или произошёл их занос водоплавающими птицами достоверно не известно. Но *H. gibberum* в значительном количестве обнаружен в 2003 г., а *D. cristata* – в 2008 г. Оба этих вида наряду с традиционной босминой формируют в настоящее время до 90 % биомассы зоопланктона водохранилища. Из копепод в планктоне сохранился немногочисленный *C. scutifer*. Потепление изменило и структуру фитопланктона. В камчатских лососевых озерах, например, Курильском или Азабачьем, в зоопланктоне доминирует *C. scutifer*, а руководящим видом фитопланктона является диатомея *Aulacoseira subarctica*, которая формирует кормовую базу циклопов [Лепская, Бонк, 2004, 2007]. В водохранилище *A. subarctica* сменилась *A. formosa* и комплексом зеленых и золотистых микроводорослей, которые, вероятно, малодоступны для *C. scutifer*.

Изменения видовой структуры зоопланктона шло параллельно с изменением его размерной структуры в сторону доминирования мелких таксонов: *B. longirostris*, *D. cristata*, что было вызвано усилением пищевого пресса со стороны кокани.

На фоне структурных перестроек биомасса копеподного планктона резко снизилась к началу заполнения водохранилища в 1997 г. и в настоящее время сохраняется на стабильно низком уровне. Межгодовые изменения биомассы кладоцер до 1997 г. проходили также как и биомассы копепод, до 2007 г. сохраняя стабильно низкие значения. Однако в 2007 г. произошёл резкий скачок этого показателя, биомасса кладоцер увеличилась на порядок и в среднем до 2012 г. сохранялась на значении 0,5 г/м³. С 2013 г. биомасса ветвистоусых раков вновь резко снизилась до значений предшествовавшего периода.

Библиографические ссылки

Базаркина Л. А. Изменения в зоопланктоне озера Толмачева в связи со строительством ГЭС // Матер. 2-й науч. конф. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камшат, 2001. С. 149-151.

Базаркина Л. А. Современное состояние планктонного сообщества в Толмачевском водохранилище (Южная Камчатка) // Матер. IX Международн. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф. П. Рябушинского / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2008. С. 24-27.

Бонк Т. В., Лепская Е. В., Маркевич Г. Н. Планктонное сообщество озера Чаша (Камчатка) // Матер. VIII Международн. конф. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилег. морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. 2007. С. 22-24.

Киселев И. А. Методы исследования планктона // Жизнь пресных вод СССР / Под ред. У. Н. Павловского, В. И. Жадиной. Л.: ЗИН АН СССР, 1956. Т. IV. Ч. 1. С. 253-258.

Куренков И. И. Зоопланктон озер Камчатки. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2005. 178 с.

Куренков С. И. Результаты интродукции кокани в озера Камчатки // Докл. обл. науч.-практ. конф. / Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 1999. С. 139-141.

Лепская Е. В., Базаркина Л. А., Уколова Т. К., Шагинян А. Э. Развитие гидробиологических процессов в Толмачевском водохранилище в период становления его экосистемы // Матер. IX Международн. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского географического общества, снаряженной на средства Ф. П. Рябушинского / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2009. С. 22-29.

Лепская Е. В., Бонк Т. В. Влияние качества и количества пищи на рост и размножение *Cyclops scutifer* Sars в озере Курильское (Камчатка) // Матер. Международн. конф. / Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов (6-9 сентября 2004 г., г. Петрозаводск, республика Карелия, Россия). Петрозаводск, 2004. С. 82.

Лепская Е. В., Бонк Т. В. Спектр питания *Cyclops scutifer* Sars (Copepoda) в лососевых нерестово-нагульных озерах Курильское и Паланское (Камчатка) // Биология внутр. вод. 2007. № 1. С. 13-22.

Лепская Е. В., Бонк Т. В., Маркевич Г. Н., Травина Т. Н., Свириденко В. Д. Первые сведения о сообществе беспозвоночных, планктонных водорослях и водорослях-эпибионтах оз. Открытое (Камчатка) // Матер. VIII Международн. конф. / Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилег. морей. Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс, 2007. С. 63-66.

Лепская Е. В., Коваль М. В., Базаркина Л. А., Бонк Т. В., Бочкова Е. В., Бугаев В. Ф., Виноградова Д. С., Лосенкова К. В., Гаврюсева Т. В., Свириденко В. Д., Сергеев Н. В., Устименко Е. А., Городовская С. Б. Становление и современное состояние экосистемы Толмачевского водохранилища (Камчатка) и акклиматизированной в нем популяции кокани (*Oncorhynchus nerka kennerlyi*) // Известия ТИНРО. 2014. Т. 178. С. 95-115.

Лепская Е. В., Маркевич Г. Н., Шубкин С. В. Хлорофилл и первичная продукция Толмачевского водохранилища // Матер. III Международн. науч. конф. / Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды (17-22 сентября 2007 г. Минск-Нарочь). Минск: БГУ, 2007. С. 154-155.

Маркевич Г. Н. Результаты интродукции жилой формы нерки *Oncorhynchus nerka* в Толмачевское озеро (Камчатка) // Вопросы ихтиологии. 2009. Т. 49, № 1. С. 85-92.

Погодаев Е. Г., Куренков С. И., Базаркина Л. А., Шубкин С. В., Воронин Н. Ю. Популяция интродуцированной кокани в условиях преобразования озера Толмачева в водохранилище // Вопросы рыболовства. 2010. Т. 11, № 1(41). С. 65-78.

**СМЕРТНОСТЬ РАЧКОВОГО ПЛАНКТОНА И СКОРОСТЬ
ОСЕДАНИЯ МЁРТВЫХ ОРГАНИЗМОВ ПО ДАННЫМ КРАТКОСРОЧНОЙ
ЭКСПОЗИЦИИ СЕДИМЕНТАЦИОННЫХ ЛОВУШЕК
В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ**

Оценка жизнеспособности массовых видов рачкового планктона Севастопольской бухты и сопредельных вод выявила неожиданную закономерность: среднегодовые величины доли живых организмов (ДЖО) в более загрязненных водах кутовой части бухты были достоверно выше, чем в более чистых водах за пределами бухты [Литвинюк и др., 2011]. Для того, чтобы объяснить возникшее противоречие с уже устоявшимся (и, казалось бы, очевидным) представлением о том, что загрязнение ведёт к гибели организмов и, соответственно, к снижению ДЖО [Павлова, Мельникова, 2011], авторы данного исследования выдвинули и экспериментально подтвердили гипотезу о более интенсивном бактериальном разложении мёртвых организмов в загрязненных и эвтрофированных водах бухты и, как возможное следствие – увеличении ДЖО [Mukhanov, Litvinyuk, 2017]. Действительно, пул мертвых организмов формируется в результате их естественной смертности, а статья «расхода» пула – это изъятие трупов из столба воды в результате процессов седиментации [Коваль, 1984; Hirst, Kiorboe, 2002], а также вследствие процессов их разложения и разрушения [Elliott, Tang, 2011].

В данном исследовании были проведены прямые измерения *in situ* удельной смертности зоопланктона и скорости седиментации мёртвых организмов с помощью седиментационных ловушек. Целью экспериментов было выяснить, как соотносятся между собой скорости двух «конкурирующих» процессов – оседания и разложения трупов, которые и определяют динамику ДЖО в столбе воды.

4-секционные пластиковые седиментационные ловушки (внутр. диаметр – 11 см, длина – 1 м), изготовленные в соответствии с [Лукашин и др., 2011], устанавливали в разные сезоны в кутовой части Севастопольской бухты и на внешнем рейде за её пределами на глубинах, соответственно, 8-10 и 16-36 м. Две из четырёх секций содержали формальдегид для остановки процессов разложения и фиксации живых организмов, заплывающих в ловушку («пловцов»). Продолжительность экспозиции составляла 1-7 суток. Непосредственно перед постановкой и сразу после снятия ловушек проводили тотальные вертикальные ловы зоопланктона сетью Джеди (с глубины постановки ловушки до поверхности) для определения таксономического состава и количественного учёта зоопланктона, включая его живую и мёртвую компоненты. Для идентификации живых организмов использовали флуоресцентный витальный краситель диацетат флуоресцеина (FDA) и оригинальный метод [Литвинюк, Муханов, 2010, 2012]. По окончании экспозиции ловушек, проводили количественный и таксономический анализ содержащегося в них рачкового планктона, а также – определение ДЖО в ловушках без фиксатора.

Даже при высоком обилии некрозоопланктона, суточной экспозиции ловушек было недостаточно – в них находили лишь единицы экземпляров мёртвых копепод. Нередко ловушки оказывались вовсе пусты, что говорило о турбулентном перемешивании, как мощном факторе, противодействующем седиментационным процессам. Увеличение экспозиции до 3-7 суток позволило существенно нарастить «поимку» некрозоопланктона (при массовом развитии *O. davisae* – до сотен экземпляров). При этом, однако, усложнялась картина происходящих в ловушке процессов, а именно, существенно возрастало количество живых организмов, заплывающих в ловушку. Их смертность могла служить источником артефактов, увели-

чивать ошибку метода при определении скорости седиментации некрзоопланктона. В подтверждение этих опасений было обнаружено, что у многих представителей планктона, включая массовые (например, у копеподы-вселенца *Oithona davisae* или науплиальных стадий копепод), количество живых «пловцов» в ловушке после её экспозиции могло существенно превышать число мёртвых организмов. Такой результат, фактически, делал невозможным применение любых существующих методов расчета скоростей оседания и смертности зоопланктона по данным, полученным с помощью седиментационных ловушек.

Чтобы преодолеть эту сложность, была разработана имитационная модель процессов, в которые вовлечены живые и мёртвые организмы планктона, находящиеся в седиментационной ловушке и столбе воды над ней (рисунок 1). Она учитывала численности живых (LN) и мёртвых (DN) копепод в столбе воды и в ловушке (соответственно, LNT и DNT), их размножение (μ) и смертность по естественным причинам (m , mt) и в результате выедания консументами (g), заплывание в ловушку (mov), а также оседание (sed) и разложение трупов (d).

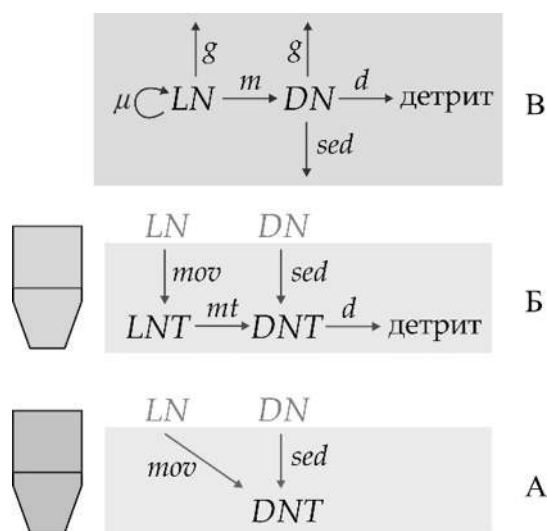


Рисунок 1 – Блок-схема модели процессов, определяющих динамику зоопланктона в ловушке с формальдегидом (А), в ловушке без фиксатора (Б) и в столбе воды над седиментационной ловушкой (В)

Удельные скорости разложения трупов принимались во всех численных экспериментах равными $0,13$ и $0,05 \text{ сут}^{-1}$, соответственно, на станциях в бухте и на внешнем рейде, что отвечало полученным ранее экспериментальным данным [Mukhanov, Litvinyuk, 2017]. Численные эксперименты проводили последовательно с каждым из блоков модели таким образом, чтобы определить и максимально сузить диапазоны изменения параметров, при которых динамика зоопланктона в воде и ловушках соответствовала бы реальной – наблюдаемой в ходе экспозиции ловушек в прибрежных водах.

Эксперименты с ловушками, поставленные в бухте и на внешнем рейде в один и тот же период, позволяли сравнивать эти, столь различные по уровню антропогенного загрязнения, акватории по исследуемым показателям (на рисунках 2, 3 представлены данные, полученные в ноябре 2017 г.). Резкое падение численности копепод на станции в бухте в одном из экспериментов (рисунок 2, А) было обусловлено, в соответствии с моделью, высокой удельной смертностью копепод вследствие их выедания консументами ($g=0,6-0,7 \text{ сут}^{-1}$, рисунок 3, А). На внешнем рейде величины g могли меняться в широком диапазоне (рисунок 3, Б), однако всегда были ниже $0,4 \text{ сут}^{-1}$. Величины естественной смертности копепод на обеих станциях могли достигать максимума ($0,13 \text{ сут}^{-1}$), который известен по литературным данным, но минимальные значения отличались существенно: $0,1 \text{ сут}^{-1}$ – в бухте, и $0,04 \text{ сут}^{-1}$ – на внешнем рейде (рисунок 3). Таким образом, смертность рачкового планктона за пределами бухты была ниже или, во всяком случае, не превышала его смертность в бухте при том, что величины ДЖО в этих акваториях практически не отличались (рисунок 2).

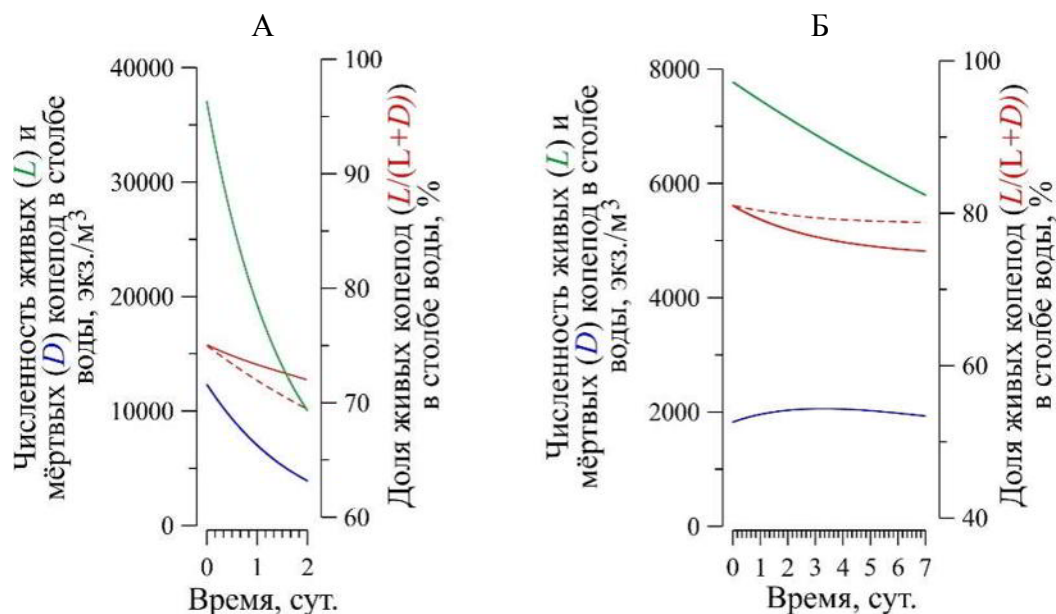


Рисунок 2 – Имитационное моделирование динамики общей численности живых и мёртвых копепоид в столбе воды и в ловушках в ходе осенних экспериментов в Севастопольской бухте (А) и в открытых водах на рейде (Б)

Пунктиром обозначено изменение доли живых организмов – L при снижении (А) или увеличении (Б) удельной скорости разложения трупов – D в 3 раза

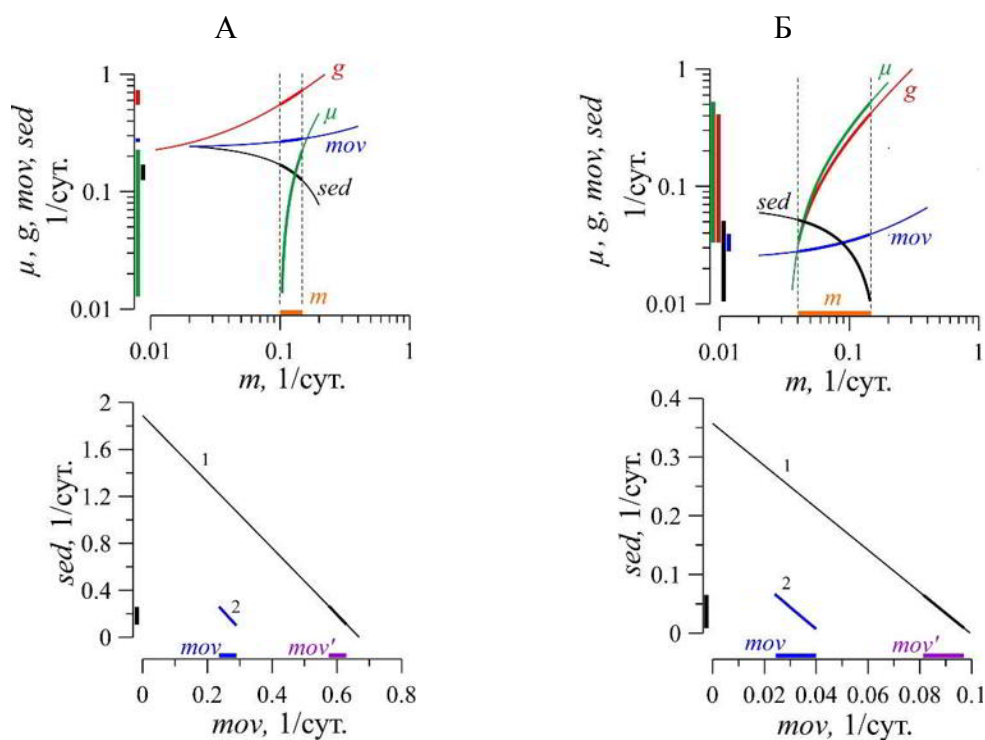


Рисунок 3 – Диапазоны модельных показателей (выделены жирной линией на графиках и представлены, как проекции на шкалы), обеспечивающие хорошее соответствие модели результатам осенних экспериментов с седиментационными ловушками (1 – с фиксатором, 2 – без фиксатора) в Севастопольской бухте (А) и на внешнем рейде (Б)

Вклад седиментационных процессов в динамику зоопланктона был существенно выше в водах бухты ($0,12-0,4 \text{ сут}^{-1}$ против $0,01-0,09 \text{ сут}^{-1}$ в открытых водах), что, по-видимому, было связано с менее интенсивным перемешиванием вод в закрытой акватории. Таким образом, на обеих станциях скорость оседания некрозоопланктона была того же порядка величин, что и удельная скорость его разложения микроорганизмами ($0,13$ и $0,05 \text{ сут}^{-1}$, соответственно, в бухте и на внешнем рейде). Этот результат подтверждает выдвинутую нами гипотезу о значительном влиянии процессов разложения на динамику ДЖО в зоопланктоне прибрежных вод [Mukhanov, Litvinyuk, 2017]. Задание разных значений параметра d в имитационной модели осеннего сообщества в диапазоне от $0,13$ до $0,05 \text{ сут}^{-1}$ приводило к изменению величин ДЖО зоопланктона на станции в бухте на 5 % лишь за двое суток (см. рисунок 2), что составляло около половины срока полного разложения копепод – 3-4 суток в соответствии с [Mukhanov, Litvinyuk, 2017].

Таким образом, полученные для прибрежных районов оценки удельной скорости седиментации некрозоопланктона были сопоставимы по величине со скоростью микробного разложения трупов, что подтверждало гипотезу о микробном разложении как одном из ключевых механизмов контроля ДЖО в сообществе зоопланктона.

В водах бухты оценки удельной скорости седиментации мёртвых копепод и подвижности живых копепод (их заплывания в ловушки) были значительно выше, чем на внешнем рейде за пределами бухты, в соответствии с гидрологическим режимом в каждой из акваторий. Снижение интенсивности турбулентного перемешивания столба воды вело к увеличению роли этих процессов в регулировании величины ДЖО зоопланктона.

Доля живых организмов в морском зоопланктоне – крайне вариабельный и динамичный показатель, который не может служить валидным индикатором антропогенного загрязнения морских вод. Более того, предположения и утверждения о том, что рост смертности планктона в прибрежных, подверженных загрязнению и эвтрофированию акваториях ведет к снижению ДЖО являются ошибочными и не имеют под собой оснований. Наоборот, в некоторых случаях можно ожидать увеличения ДЖО вследствие роста скорости разложения некрозоопланктона в условиях повышенной микробной численности и активности.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7) и при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-34-01020).

Библиографические ссылки

- Коваль Л. Г. Зоо- и некрозоопланктон Черного моря. Киев: Наукова думка, 1984. 127 с.
- Литвинюк Д. А., Муханов В. С. Усовершенствованный метод определения доли живых организмов в морском зоопланктоне после окраски нейтральным красным и диацетатом флуоресцеина // Морской экологич. журн. 2012. Т. 11, № 4. С. 45-54.
- Литвинюк Д. А., Алтухов Д. А., Муханов В. С., Попова Е. В. Динамика доли живых Copepoda в планктоне Севастопольской бухты и открытого побережья в 2010-2011 гг. // Морской экологич. журн. 2011. Отд. вып. № 2. С. 56-65.
- Лукашин В. Н., Клювиткин А. А., Лисицын А. П., Новигатский А. Н. Малая седиментационная ловушка МСЛ-110 // Океанология. 2011. Т. 51, № 4. С. 746-750.
- Павлова Е. В., Мельникова Е. Б. Зоопланктон прибрежных вод юго-западного Крыма (1998-2006 гг.). // Морской экологич. журн. 2011. Т. 10, № 3. С. 33-42.
- Патент № 99008 Украина, МПК G 01 N 33/483, G 01 N 1/30 // Способ идентификации живых и мёртвых организмов мезозоопланктона в морских пробах / В. С. Муханов, Д. А. Литвинюк; заявитель и патентообладатель Ин-т биологии южных морей. № а 201012023; заяв. 11.10.10; опубл. 25.04.12, бюл. № 8.
- Elliott D. T., Tang K. W. Spatial and temporal distributions of live and dead Copepods in the lower Chesapeake Bay (Virginia, USA) // Estuaries and Coasts. 2011. Vol. 34. P. 1039-1048.
- Hirst A. G., Kiørboe T. Mortality of marine planktonic copepods: global rates and patterns // Marine Ecology Progress Series. 2002. Vol. 230. P. 195-209.
- Mukhanov V., Litvinyuk D. Microbial control of live/dead zooplankton ratio in Sevastopol Bay // Ecologica Montenegrina. 2017. № 11. P. 42-48.

ЗООПЛАНКТОН ОСТАТОЧНЫХ МАЛЫХ ОЗЕР ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ

Структура зоопланктона малых водоёмов во многом зависит от их ландшафтных особенностей. Большинство морфологических и многие гидрологические характеристики озёр определяются происхождением водоёма и окружающего его ландшафта [Драбкова, Сорокин, 1979].

На территории Вологодской области малоизученными остаются водоёмы из группы «маленькие» [Захаренков, 1964]. Особый интерес представляют озёра, имеющие остаточное происхождение и образовавшиеся в понижениях озёрно-ледниковых террас после спуска послеледниковых водоёмов. Высокое содержание в коренных и четвертичных породах карбонатов обуславливает значительную роль карстовых процессов в формировании котловины этих водоёмов [Максутова, 2007]. В настоящее время эти озёра находятся в пределах болотных массивов озёрно-ледниковых низин.

В 2007, 2008 (май-октябрь) и 2017 гг. (июль) проведены исследования зоопланктона 5 малых озёр Вожегодского района Вологодской области, расположенных в восточной части Вожеозерской низины (озера Мунское, Данислово, Манылово, Бекетовское, Чунозеро). Сбор осуществлялся количественной планктонной сетью Джеди (ячея 74 мкм). Камеральная обработка проб проводилась в соответствии с общепринятыми в гидробиологии методами с использованием современных определителей [Методические рекомендации ..., 1982; Определитель зоопланктона ..., 2010].

Площадь всех изученных озёр не превышает 0,05 км². При этом водоёмы отличаются значительными глубинами. Средняя глубина варьирует от 2,8 м (оз. Бекетовское) до 11,5 м (оз. Мунское). Максимальная глубина зарегистрирована в оз. Мунское (22,0 м). Сравнительно мелководно оз. Бекетовское, где максимальная глубина составляет 7,5 м [Борисов, Филоненко, 2018].

В составе зоопланктона изученных малых озёр отмечены 89 таксонов видового и подвидового рангов (Rotifera – 32, Cladocera – 38, Copepoda – 19). Видовой состав планктона типичен для водоёмов таёжной зоны. Более 50 % видов во всех озёрах – космополиты, широко представлены также голарктические и палеарктические виды. В структуре сообществ преобладают эврибионтные виды.

Видовое богатство зоопланктона в отдельных изученных озёрах составляет от 23 (оз. Манылово) до 64 видов (оз. Чунозеро). Во всех сообществах по числу видов преобладают ветвистоусые ракообразные. Лишь для планктона оз. Манылово на фоне сравнительно небольшого видового богатства характерно преобладание по числу видов коловраток и веслоногих ракообразных. Во всех озёрах обнаружен комплекс видов, широко распространённых в водных объектах региона. Среди коловраток это *Filinia longiseta*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Asplanchna priodonta*, кладоцер – *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris*, *Acroperus harpae*, *Polyphemus pediculus*, копепоид – *Eudiaptomus gracilis*, *E. graciloides*, *Heterocope appendiculata*, *Diacyclops bicuspidatus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Paracyclops affinis*.

Величины индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности и биомассе зоопланктона, колеблются в пределах 2,1 бит/экз. (оз. Мунское) – 3,4 бит/экз. (оз. Бекетовское), что соответствует показателям в мезо-олиготрофных водоёмах [Андроникова, 1996].

Численность и биомасса зоопланктона остаточных озёр невелики. Общие численность и биомасса зоопланктона в озёрах в летний период изменяется соответственно от 29,2 тыс. экз./м³ и 0,18 г/м³ (оз. Данислово) до 91,6 тыс. экз./м³ и 1,1 г/м³ (оз. Бекетовское). Увеличение численности и биомассы зоопланктона отмечено в менее глубоководных водоёмах (озера Бекетовское и Манылово). Структура доминирующего комплекса в озёрах неоднородна. В разных озёрах основу численности и биомассы составляют различные группы зоопланктеров. Так, в озера Мунское и Манылово наибольшей плотности достигают коловратки за счет представителей семейства Brachionidae. В озерах Данислово и Чунозеро – циклопы благодаря массовому развитию молоди. Лишь в оз. Бекетовское доминантами по величинам численности являются ветвистоусые рачки. В этом водоёме сравнительно высока плотность всех групп зоопланктеров, а среди кладоцер доминируют *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Diaphanosoma brachyurum*.

По величинам биомассы доминантами являются ракообразные. Лишь в оз. Чунозеро было отмечено увеличение относительной биомассы коловраток (36 %) за счет крупной *Asplanchna priodonta*. Почти 45 % общей биомассы зоопланктона в данном водоёме составляют циклопы благодаря *Eudiaptomus graciloides*. Этот циклоп также является доминантом в озерах Бекетовское и Данислово. В других изученных озёрах наибольшая биомасса характерна для кладоцер (43 % – оз. Бекетовское, 71 % – оз. Манылово). В составе этой группы ракообразных доминируют *Daphnia galeata* (озера Мунское и Манылово) и *Diaphanosoma brachyurum* (оз. Бекетовское).

Горизонтальные различия численности и биомассы зоопланктона наиболее выражены в озерах Бекетовское, Манылово и Чунозеро. Зоопланктон оз. Бекетовское характеризуется наибольшими численностью и биомассой в центральной части водоёма, свободной от зарослей макрофитов. Для озера Манылово и Чунозеро свойственна типичная пространственная структура зоопланктона с высоким уровнем развития организмов в прибрежной зарослевой зоне. Это особенно выражено в оз. Манылово. В водоёмах со сравнительно высокими средними глубинами и резким нарастанием глубин (озера Мунское и Данислово) показатели обилия зоопланктона в центральных и прибрежных (зарослевых) участках примерно равны.

На примере оз. Чунозеро в начале августа 2007 г. была изучена вертикальная дифференциация зоопланктона [Лобуничева, 2009]. Зоопланктон озера характеризовался очень высокими величинами численности и биомассы (277,0 тыс. экз./м³ и 3,7 г/м³ соответственно) в слое воды до 1 м за счет представителей рода *Daphnia*. Существенное снижение уровня развития зоопланктона зафиксировано на глубине 3-4 м. Средняя численность в данном слое воды составляла 36,2 тыс. экз./м³ при биомассе 0,3 г/м³. На глубинах 4-6 м численность зоопланктона несколько увеличивались благодаря коловраткам. Глубже 6 м средняя численность зоопланктона составляла 23,3 тыс. экз./м³, а биомасса не превышала 0,3 г/м³. Высокая относительная биомасса кладоцер наблюдалась в слоях воды лишь до глубины 4 м. Глубже доминантами являлись циклопы рода *Eudiaptomus*. В целом, при сравнительно небольшой прозрачности воды в оз. Чунозеро (1,5 м) наиболее благоприятные температурные и фотические условия для зоопланктеров складываются в слоях воды до 3 м.

Сезонные изменения количественных показателей развития зоопланктона остаточных озёр были изучены в 2008 г. в озерах Бекетовское, Мунское и Чунозеро. Динамика численности и биомассы планктона в водоёмах характеризуется одновершинной кривой с максимумом в середине лета. В весенний период (май) уровень развития зоопланктона в озёрах низкий. Средняя численность не превышает 15 тыс. экз./м³, биомасса – 0,1 г/м³. Снижение численности и биомассы зоопланктона отмечается уже в конце лета. В сентябре-октябре в озёрах, где доминируют циклопы (Бекетовское и Чунозеро), отмечается некоторое увеличение биомассы зоопланктона. В течение всего вегетационного сезона в составе зоопланктона изученных озёр доминируют ракообразные, некоторое увеличение плотности коловраток зафиксировано во всех водоёмах лишь в середине лета.

В целом, зоопланктон остаточных малых озёр характеризуется обычным для водных объектов таёжной зоны набором видов. Численность и биомасса зоопланктона в разных водоёмах варьируют. При этом видовой состав и структура доминирующего комплекса зоопланктона изученных водоёмов в значительной степени сходны. Наибольшие величины численности и биомассы отмечены в более мелководных озёрах (Бекетовское, Манылово) с постепенным нарастанием глубин. Для зоопланктона остаточных озёр характерна вертикальная дифференциация. Горизонтальные различия в структуре и уровне развития зоопланктона отмечены лишь в водоёмах с выраженной мелководной зоной (озера Бекетовское, Манылово, Чунозеро). Сезонная динамика численности и биомассы зоопланктона озёр характеризуется одновершинной кривой с максимумом в середине лета.

Библиографические ссылки

Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.

Борисов М. Я., Филоненко И. В. Морфометрические особенности озер восточной части Вожеозерской низины // Матер. Всерос. науч. конф. / Вузовская наука – регионам. Вологда, 2018 (в печати).

Драбкова В. Г., Сорокин И. Н. Озеро и его водосбор – единая природная система. Л.: Наука, 1979. 195 с.

Захаренков И. С. О лимнологической классификации озер Белоруссии // Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964. С. 175-176.

Лобуничева Е. В. Вертикальное распределение зоопланктона в озерах Пертозеро и Чунозеро Вологодской области // Тезисы докл. X Съезда Гидробиологического общества при РАН (г. Владивосток, 28 сентября - 2 октября 2009 г.). Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 238-239.

Максутова Н. К. Ландшафты // Природа Вологодской области / Вологда: Издательский дом Вологжанин, 2007. С. 299-328.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоёмах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.

Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Зоопланктон. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. Т. 1. 495 с.

УДК 574.583:574.623

Ю. А. Малинина
(Саратовское отделение
ФГБНУ «ГосНИОРХ», Саратов, Россия)
MJul@rambler.ru

ТРАНСФОРМАЦИЯ ЗООПЛАНКТОНА РЕКИ СУРЫ В РЕЗУЛЬТАТЕ СОЗДАНИЯ СУРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Река Сура – крупный правобережный приток р. Волги, общая длина реки составляет 841 км. Протекает по территории 6 областей. Протяженность р. Суры в Пензенской области составляет 41 % от общей длины водотока. В 1979 г. при перекрытии р. Суры плотиной на расстоянии 629 км от устья было создано Сурское (Пензенское) водохранилище, предназначенное для обеспечения промышленно-хозяйственных нужд, орошения и питьевого водоснабжения г. Пензы. По своим морфометрическим характеристикам оно относится к группе средних незначительно глубоких водохранилищ [Милованова, 2000]. Водохранилище имеет сложную конфигурацию: выделяются Сурской и Узинский отроги, приплотинный участок и центральная зона (рисунок 1).



Рисунок 1 – Карта-схема отбора гидробиологических проб

Сурское водохранилище: 1 – Узинский разрез; 2 – Сурский разрез; 3 – Приплотинный разрез; 4 – Центральная точка отбора; 5 – р. Сура выше водохранилища; 6 – р. Сура ниже плотины водохранилища

Согласно имеющимся литературным данным в р. Суре и Сурском водохранилище зарегистрировано 105 видов и форм беспозвоночных [Милованова, 2000], характерных для рек исследуемой зоны, в т. ч. Rotifera – 56 видов, Cladocera – 35 видов, Copepoda – 12 видов. Значимой разницы между отдельными исследуемыми участками водохранилища в видовом составе не зарегистрировано. Биомасса колебалась от 1,4 г/м³ на приплотинном участке до 5,1 г/м³ в центральной части водохранилища. Сезонная динамика подчинялась закономерностям, характерным для эвтрофных водоемов.

Нами исследовался зоопланктон р. Суры до впадения в Сурское водохранилище, ниже плотины и состояние зоопланктоценоза Сурского водохранилища.

Согласно результатам исследований, проведенных нами в течение 2016-2017 гг., на выделенных участках всего зарегистрировано 57 видов, 51 вид отмечен в р. Суре.

Зоопланктон Сурского водохранилища включает 32 вида, соотношение видов по группам отражено на рисунке 2. Группа «прочие» представлена олигохетами и остракодами, встреченными единично.

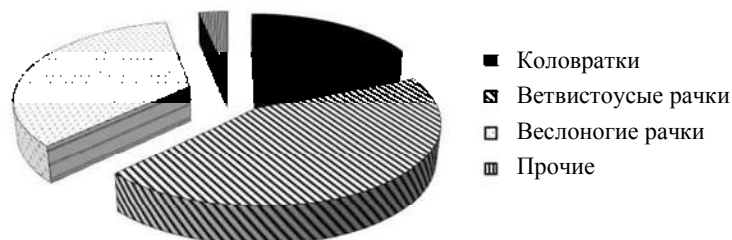


Рисунок 2 – Структура видового богатства зоопланктона Сурского водохранилища по данным 2016-2017 гг.

В течение всего периода наблюдений с высокой частотой встречаемости зарегистрированы *Bosmina* (*Bosmina*) *longirostris*, *B. (Eubosmina)* *coregoni*, *Daphnia* *galeata*, *D. cucullata*, ювенильные стадии Copepoda разных возрастов, *Thermocyclops* *oithonoides*, *Cyclops* *strenuus* и *Eudiaptomus* *graciloides*.

Среднесезонный индекс Шеннона был высоким и составил 3,6 бит/экз.

В поздневесенний период при температуре воды 9,8-13,8 °С планктон водохранилища был представлен всеми таксономическими группами. Количественно на всех участках доминировали веслоногие ракообразные, на долю которых приходилось 73 % численности и 67 % биомассы зоопланктона.

В летний период при температуре воды 17,6-24,5 °С планктон водохранилища был богат представлен во всех таксономических группах. Количественно на всех участках доминировали ветвистоусые ракообразные, на долю которых приходилось 65 % численности и 76 % биомассы зоопланктона.

При снижении температуры воды до 11 °С в осенний период количественные показатели развития зоопланктона закономерно снижались, однако преобладание ветвистоусых ракообразных отмечено и в этот период наблюдений.

Распределение зоопланктона по исследуемым станциям Сурского водохранилища было неравномерным. В 2016 г. максимальные средневегетационные количественные показатели отмечены в центральной части водохранилища. В 2017 г. – на мониторинговом разрезе Узинского отрога.

Значимой разницы показателей развития зоопланктоценозов по поперечному профилю водохранилища не отмечено.

Анализ трансформации зоопланктоценоза р. Суры из-за зарегулирования стока показал, что для участка реки выше водохранилища присущи признаки, характерные для малых рек данного региона – при высоком видовом разнообразии (индекс Шеннона 3,41) низкие количественные показатели (рисунки 3, 4). В планктоне численно преобладали коловратки. На участке р. Сура ниже плотины отмечается увеличение видового разнообразия (рисунок 3), так как на этих биотопах отмечены водохранилищные и речные формы.

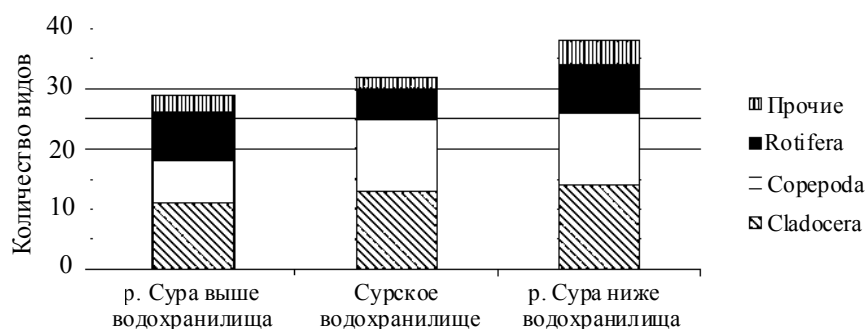


Рисунок 3 – Видовая представленность зоопланктона на исследуемых участках р. Сура и Сурского водохранилища в 2017 г.

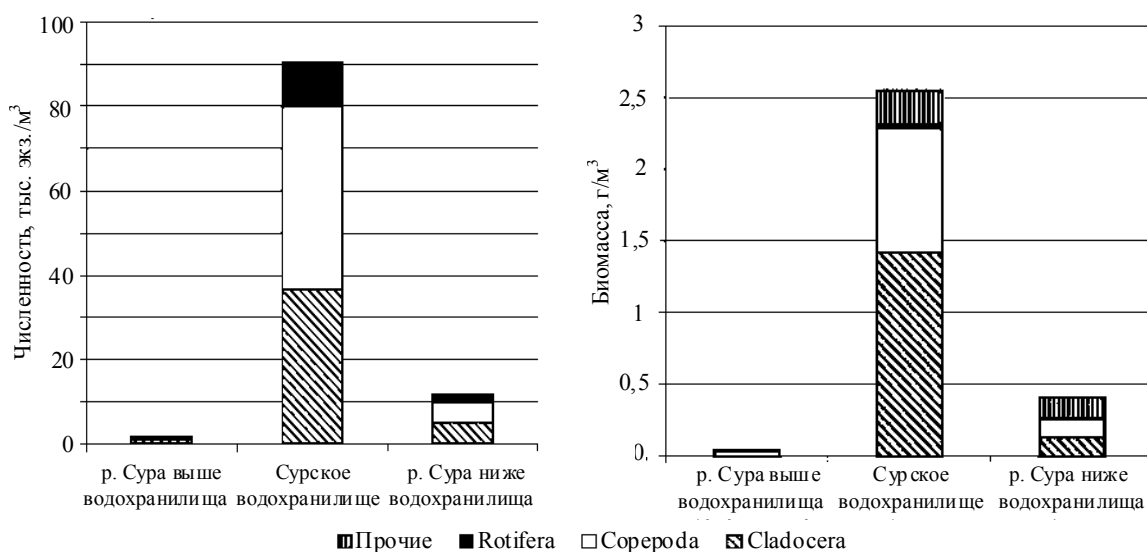


Рисунок 4 – Количественные показатели (численность и биомасса) развития зоопланктона р. Суры и Сурского водохранилища

Сравнительный анализ гидрологического режима не выявил значимых отличий в скоростях течения на исследуемых участках р. Суры (в среднем 0,6 м/с в течение всего сезона), тогда как скорость течения в Сурском водохранилище в течение всего периода работ была менее 0,02 м/с.

Увеличение видового богатства и количественной представленности зоопланктона характерно для водохранилища, благодаря большому объему водной массы, которая снижает колебания абиотических факторов среды.

Участок р. Сура ниже плотины обогащается водохранилищными формами и фитонфильными видами, которые формируются в зарослях высшей водной растительности по берегам реки. В зоопланктоне количественно преобладали ветвистоусые и веслоногие ракообразные.

Для анализа качества воды на исследуемых участках использовали индекс сапробности, который в сезоны 2016-2017 гг. не превышал 1,7, составляя в среднем 1,62, что позволяет отнести качество воды в р. Сура и в Сурском водохранилище к категории олиго-β-мезосапробной.

Библиографические ссылки

Милованова Г. Ф. Экологический мониторинг зоопланктона р. Суры и Сурского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва, 2000. 25 с.

УДК 574.34

О. В. Матанцева

(Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)

matantseva@incras.ru

МИКСОТРОФИЯ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ КАК ФАКТОРЫ, РЕГУЛИРУЮЩИЕ ДИНАМИКУ ПОПУЛЯЦИЙ ПЛАНКТОННЫХ ПРОТИСТОВ

В последние десятилетия глобальные изменения климата, рост населения, промышленности и сельского хозяйства оказывают значительное влияние на морские экосистемы, особенно на экосистемы прибрежных регионов морей, наиболее подверженные воздействию антропогенных факторов [Cloern, 2001; Conley et al., 2009]. В связи с этим исследования, направленные на расширение возможностей по моделированию ответа фитопланктонных организмов на меняющиеся условия среды, становятся особенно актуальными. Знания, имеющиеся на сегодняшний день, часто оказываются недостаточными для успешного моделирования динамики планктонных протистов в современном мире. По-видимому, это может быть связано с расширением спектра и увеличением концентрации питательных субстратов, доступных для фотосинтезирующих организмов в эвтрофированных прибрежных водах, в результате деятельности человека [Heisler et al., 2008].

Известно, что миксотрофные динофлагелляты способны к использованию растворенных органических веществ в качестве источников азота, лимитирующего рост фотосинтезирующих протистов в большинстве морских местообитаний [Anderson et al., 2002; Howarth, Marino, 2006]. По-видимому, именно миксотрофное питание, получившее большое распространение, благодаря повышенному притоку органических веществ в моря, является одним из важнейших процессов, не учитываемых в существующих моделях роста и динамики популяций планктонных организмов и сказывающихся на слабой предсказательной силе таких моделей. Кроме того, эффективность существующих экосистемных моделей ограничена тем, что в них популяции протистов рассматриваются как гомогенные, в то время как появляется все больше данных, свидетельствующих о значительной вариабельности среди индивидуальных клеток микроорганизмов из одной популяции и необходимости разработки новых подходов к моделированию, учитывающих такую вариабельность [Kreft et al., 2013; Menden-Deuer, Rowlett, 2014; Krismer et al., 2016; Schreiber et al., 2016].

В настоящей работе миксотрофное питание и гетерогенность популяций фотосинтезирующих протистов были исследованы на примере конкурентного поглощения неорганического и органического источников азота – ионов нитрата и мочевины – видом-вселенцем Балтийского моря *Prorocentrum minimum* [Telesh et al., 2016] путем измерения скорости поглощения этих субстратов как на уровне популяций, так и на уровне отдельных клеток. В экспериментах использовали клетки динофлагеллят *P. minimum* CCAP1136, культивируемые при солености среды 25 и освещенности 100 мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹ в режиме 12 ч свет : 12 ч темнота. Скорость поглощения питательных субстратов определяли с помощью меченых субстратов стабильными изотопами азота и углерода и последующего анализа изотопного состава клеток с помощью масс-спектрометрии изотопных отношений и масс-спектрометрии вторичных ионов в наномасштабе (NanoSIMS) [Musat et al., 2012; Nuñez et al., 2018]. В культуры, растущие на ионах нитрата в качестве единственного источника азота, добавляли мочевины в равной по азоту концентрации (200 мкмоль N л⁻¹) и измеряли поглощение субстратов поверхностной фракцией клеток в середине светового дня.

Эксперименты показали, что клетки динофлагеллят поглощали азот мочевины со скоростью, превышающей скорость поглощения азота ионов нитрата в два раза. При этом скорость поглощения ионов нитрата в присутствии мочевины снижалась на 30-40 % по сравнению с контролем. Эти результаты были получены с помощью измерений, проводимых на уровне популяций, и подтверждены путем усреднения данных, полученных на уровне отдельных клеток динофлагеллят. При этом анализ поглощения питательных субстратов индивидуальными клетками выявил существенную гетерогенность популяций динофлагеллят в отношении поглощения питательных субстратов, не связанную ни с общей физиологической активностью клеток, ни с их размером и стадией клеточного цикла [Matantseva et al., 2016]. Результаты исследования говорят о том, что популяции динофлагеллят состоят из нескольких субпопуляций (функциональных групп), каждая из которых имеет собственную стратегию питания. Каждая из этих субпопуляций должна обладать своей собственной динамикой роста в ответ на поступление мочевины в среду, а «сумма» ответов субпопуляций может значительно отличаться от ответа гомогенной популяции, демонстрирующей такие же средние скорости поглощения питательных субстратов, как и гетерогенная.

Полученные данные были использованы для построения модели, отражающей значение конкурентного поглощения органических и неорганических источников азота, а также обнаруженной гетерогенности популяций динофлагеллят для их динамики в современных экосистемах, подверженных постоянным изменениям. Для уточнения модели необходимо проведение дополнительных экспериментальных работ, однако уже сейчас не вызывает сомнений целесообразность использования при моделировании как данных о внутривидовой вариативности, так и данных о миксотрофном питании фитопланктонных организмов.

Работа поддержана грантом РНФ, проект 16-14-10116.

Библиографические ссылки

Anderson D. M., Glibert P. M., Burkholder J. M. Harmful algal blooms and eutrophication: nutrient sources, composition, and consequences // *Estuaries*. 2002. № 25(4). P. 704-726.

Cloern J. E. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem // *Marine Ecology Progress Series*. 2001. № 210. P. 223-253.

Conley D. J., Paerl H. W., Howarth R. W., Boesch D. F., Seitzinger S. P., Karl E., ... & Gene E. Controlling eutrophication: nitrogen and phosphorus // *Science*, 2009. № 123. P. 1014-1015.

Heisler J., Glibert P. M., Burkholder J. M., Anderson D. M., Cochlan W., Dennison W. C., ... & Lewitus A. Eutrophication and harmful algal blooms: a scientific consensus // *Harmful Algae*. 2008. № 8(1). P. 3-13.

Howarth R. W., Marino R. Nitrogen as the limiting nutrient for eutrophication in coastal marine ecosystems: evolving views over three decades // *Limnology and Oceanography*. 2006. № 51 (1 part 2). P. 364-376.

Kreft J. U., Plugge C. M., Grimm V., Prats C., Leveau J. H., Banitz T., ... & Topping C. J. Mighty small: Observing and modeling individual microbes becomes big science // *Proceedings of the National Academy of Sci.* 2013. № 110(45). P. 18027-18028.

Krismer J., Tamminen M., Fontana S., Zenobi R., Narwani A. Single-cell mass spectrometry reveals the importance of genetic diversity and plasticity for phenotypic variation in nitrogen-limited *Chlamydomonas* // *The ISME J.* 2017. № 11(4). P. 988.

Menden-Deuer S., Rowlett J. Many ways to stay in the game: individual variability maintains high biodiversity in planktonic microorganisms // *J. of The Royal Society Interface.* 2014. № 11(95). 20140031.

Musat N., Foster R., Vagner T., Adam B., Kuypers M. M. Detecting metabolic activities in single cells, with emphasis on nanoSIMS. // *FEMS Microbiology Reviews.* 2012. № 36(2). P. 486-511.

Nuñez J., Renslow R., Cliff III J. B., Anderton C. R. NanoSIMS for biological applications: Current practices and analyses // *Biointerphases.* 2018. № 13(3). 03B301.

Schreiber F., Littmann S., Lavik G., Escrig S., Meibom A., Kuypers M. M., Ackermann M. Phenotypic heterogeneity driven by nutrient limitation promotes growth in fluctuating environments // *Nature Microbiology.* 2016. № 1(6). P. 16055.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae.* 2016. № 59. P. 100-111.

УДК 574.583:574.9+574.523

И. А. Мельников
(Институт океанологии
им. П. П. Шишова РАН, Москва, Россия)
migor39@yandex.ru

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МЕТОДОВ ДЛЯ ОЦЕНКИ КАЧЕСТВЕННОГО И КОЛИЧЕСТВЕННОГО СОСТАВА КРИОФАУНЫ ПОД МОРСКИМ АРКТИЧЕСКИМ ЛЬДОМ

Морская поверхность арктического ледового покрова представляет собой биотоп, с которым связано постоянное или временное пребывание разнообразной фауны, включая простейших, беспозвоночных и рыб. Для оценки видового состава, численности и биомассы криофауны, в гидробиологической практике используют горизонтальные сборы фауны планктонным сачком при нырянии водолаза под лед. Организация и проведение подледных водолазных работ и, особенно, для проведения долгопериодных наблюдений сопряжено с определенными трудностями, а их отсутствие создает дефицит в получении информации об этом важном компоненте водно-ледовой экосистемы. Учитывая необходимость в таких данных, в период дрейфа ледовой станции «Северный полюс» в апреле-июле 2015 г. был разработан и испытан альтернативный «водолазному» методу отбора проб криофауны *планктонным сачком* – метод отбора проб *планктонным тралом*. Для оценки репрезентативности получаемых проб, предварительно было выполнено сравнение двух методов лова. Сравнительное исследование полученных данных показало, что видовой состав в обоих случаях – идентичен, однако, численность и биомасса животных – значительно различаются: по численности экземпляров уловистость тралом преобладает над ловами сачком за счет численности особей мелкой копеподы *Oithona similis*, в том время как по биомассе лова сачком преобладают над тралом, за счет крупных амфипод, главным образом, *Eusirus holmi*. Видео фиксация выявила специфические особенности моментов лова.

А. С. Михина, А. В. Долгов, В. Н. Нестерова, Е. В. Драганова,
О. В. Канищева, Е. В. Евсеева, К. А. Зайцева
(Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного
хозяйства и океанографии им. Н. М. Книповича, Мурманск, Россия)
annaorlova@pinro.ru

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ОСНОВНЫХ ГРУПП МАКРОПЛАНКТОНА В БАРЕНЦЕВОМ МОРЕ В 2000-е ГОДЫ

В Баренцевом море наиболее массовыми группами макропланктона являются щетинко-челюстные Chaetognatha, эвфаузииды Euphausiacea, гиперииды Hyperiidea и крылоногие моллюски Pteropoda. Данные по распределению и численности макропланктона были собраны с использованием притральной сети в октябре-декабре 2000-2015 гг. в период проведения осенне-зимней съемки донных рыб.

В работе рассмотрены распределение, видовая структура и численность этих таксонов в 2000-е годы, а также влияние на эти характеристики макропланктона двух основных факторов: температуры воды и хищничества. Исследуемый период характеризовался в Баренцевом море как теплый и аномально теплый, что отразилось на распределении и численности макрозоопланктона.

Численность хищных хетогнат (3 вида, доминирующий вид – *Sagitta elegans*) на протяжении исследуемого периода увеличивалась, что негативно отражалось на численности, биомассе и видовой структуре сообществ копепоид. В 2012 г. общая численность щетинко-челюстных составляла 734 экз./1000 м³, а 2013-2014 гг. возросла до 1022-1198 экз./1000 м³. В 2015 г. общая численность хетогнат увеличилась до 1225 экз./1000 м³.

Видовая структура и распределение эвфаузиид (5 видов) была типичной для теплых лет, доминирующим видом являлся *Thysanoessa inermis*, также увеличилась доля, численность и площадь распространения приносных видов *T. longicaudata* и *Meganycitiphanes norvegica*. Кроме того, единично встречался приносной атлантический вид *Nematoscellis megalops*, который заносится в теплые годы при высокой интенсивности поступления атлантических водных масс. В южной части моря средняя общая численность эвфаузиид в этот период изменялась от 462 до 4080 экз./1000 м³ (в среднем за 1959-2015 гг. – 572 экз./1000 м³), на северо-западе моря – от 518 до 3008 экз./1000 м³ (в среднем за 1959-2015 гг. – 1061 экз./1000 м³) (рисунок 1).

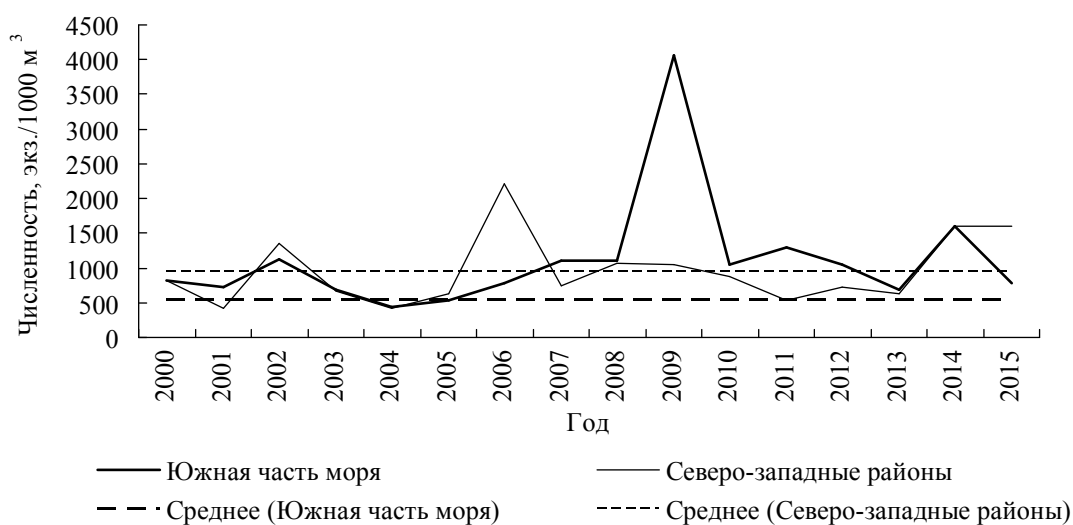


Рисунок 1 – Динамика общей численности эвфаузиид в южной части и в северо-западных районах Баренцева моря в 2000-2015 гг., экз./1000 м³

Численность холодноводных гипериид (2 вида, доминантный вид – арктический *T. abyssorum*) уменьшалась преимущественно за счет снижения численности и сокращения ареала распространения *T. libellula*. Тем не менее, в 2015 г. численность гипериид впервые за несколько последних лет возросла. После низкого уровня в 2012-2014 гг. (12-23 экз./1000 м³) их средняя численность по всему морю возросла в 4,4 раза и составила около 56 экз./1000 м³. Это было обусловлено увеличением численности обоих видов гипериид, из которых доминировал *T. abyssorum*, средняя численность которого составила 36 экз./1000 м³, а численность *T. libellula* составила 21 экз./1000 м³.

Снижение численности было выявлено и у птеропод (3 вида), представленных в основном холодноводным *Clione limacine*.

Распределение основных групп макропланктона в 2014 г. показано на рисунке 2.

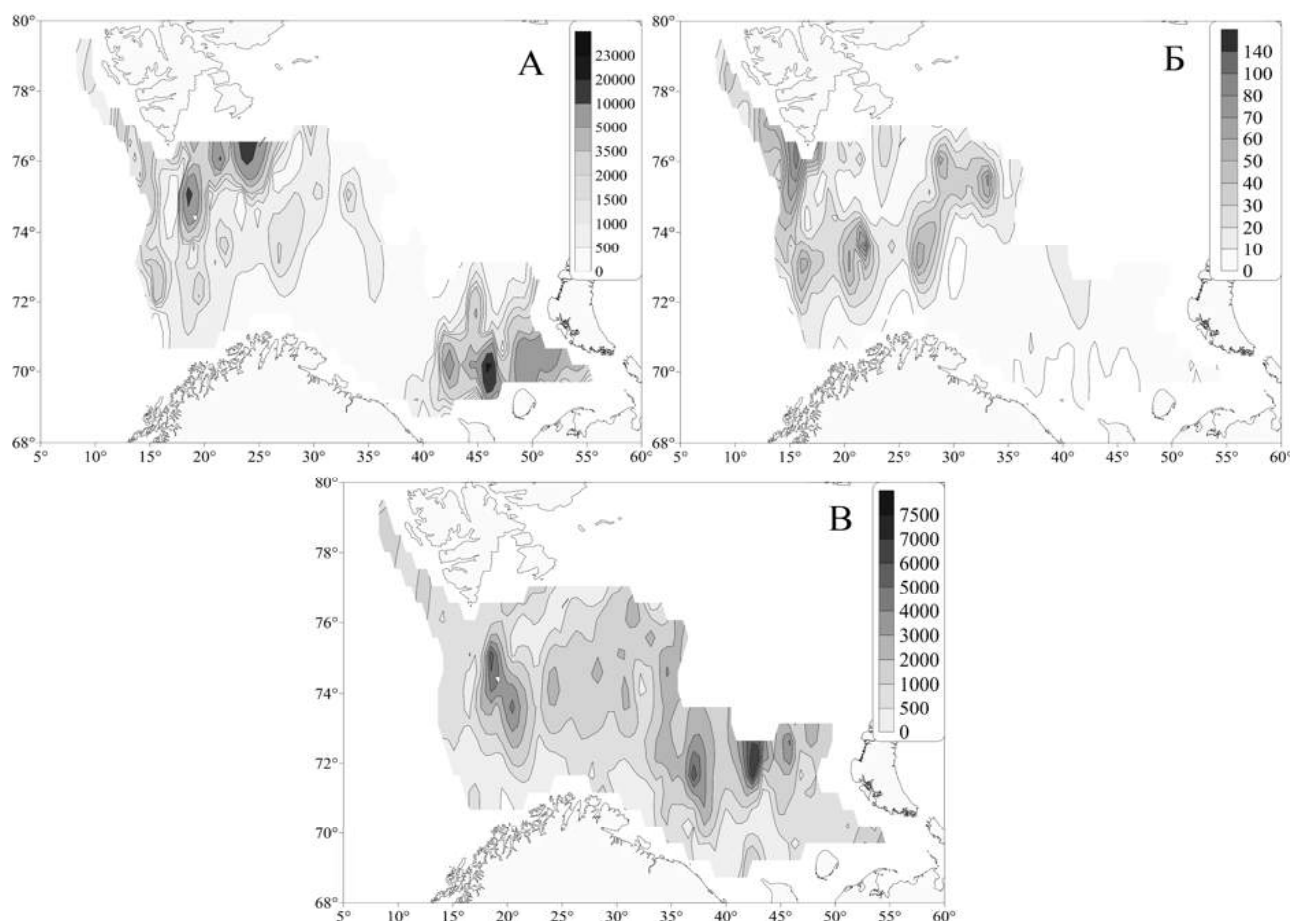


Рисунок 2 – Распределение придонных скоплений эвфаузиид (А), гипериид (Б) и хетогнат (В) в Баренцевом море в ноябре-декабре 2014 г., экз./1000 м³

Эвфаузииды и гиперииды были основой питания или составляли значительную часть рациона многих видов рыб, в т. ч. трески, мойвы, сельди и сайки. В связи с этим выедание рыбами этих групп макропланктона оказывало существенное воздействие на динамику их численности. Хетогнаты и птероподы встречались в питании мойвы и сайки, но их значение было очень небольшим, в связи с чем эти группы могут рассматриваться только как второстепенные пищевые объекты.

Таким образом, в течение современного теплого периода в Баренцевом море отмечались благоприятные условия для тепловодных видов макропланктона, в частности эвфаузиид, общая численность которых в это период находилась выше или близко к среднемуго-летнему уровню с 50-х годов прошлого века. В то же время, площадь распределения и численность холодноводных видов (гиперииды, птероподы) значительно сократились.

ВСЕЛЕНИЕ КОПЕПОДЫ *OITHONA DAVISAE* КАК ВЕРОЯТНАЯ ПРИЧИНА СТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В СООБЩЕСТВЕ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

Инвазия и натурализация копеподы *Oithona davisae* в водах Чёрного моря привела, в первую очередь, к трансформации самого сообщества зоопланктона – существенному росту общей численности, смене доминирующих видов и конкурентному вытеснению, по крайней мере, одного из них – *Acartia tonsa*, более раннего вселенца в Черном море [Губанова и др., 2018]. Столь значительные изменения в видовом составе и обилии черноморского зоопланктона должны были бы иметь серьёзные последствия для низших трофических уровней, в первую очередь – для фитопланктона, в результате прямых (трофических) связей и каскадных эффектов. Цель данного исследования заключалась в том, чтобы выявить подобные трансформации посредством сравнительного анализа количественных показателей и таксономической структуры сообщества фитопланктона прибрежных вод в периоды до и после натурализации *O. davisae*, охватив, таким образом, достаточно продолжительный промежуток времени, с 2001 по 2014 г.

В основу анализа была положена временная серия SBBS (Sevastopol-Bay-Black-Sea), содержащая таксономические и количественные данные по фитопланктону и другим компонентам планктонного сообщества (бактерио-, микрозоо- и мезозоопланктон) Севастопольской бухты и сопредельных вод (2001-2017 гг., 3 станции, 2 отбора проб в месяц). С 2009 г. SBBS-серия пополнялась гидрохимическими данными (рН, кислород, биогены, вертикальные профили солёности и температуры, полученные с помощью CTD-зонда), с 2010 г. – результатами проточной цитометрии (бактерио-, пикофитопланктон).

Тренд-анализ изменения количественных показателей и качественного состава фитопланктона на станции, расположенной на выходе из Севастопольской бухты, выявил заметную трансформацию структуры сообщества. Характер этих изменений и их временные рамки существенно отличались у разных таксономических групп фитопланктона. В частности, общая численность диатомовых водорослей (*Bacillariophyceae*, Haeckel, 1878) в пробах равномерно снижалась с 2001 г. до 2005 г., т. е. до времени вселения *O. davisae* (2006-2008 гг.), на фоне высокой сезонной вариабельности обилия диатомей (4 порядка величин, 10^6 - 10^{10} кл. м^{-3}) (рисунок, А). Диапазон вариабельности существенно уменьшился с 2009 г., т. е. после натурализации *O. davisae* (до 2 порядков величин, 10^7 - 10^9 кл. м^{-3}).

Такие же изменения наблюдали в многолетней динамике динофитовых водорослей (*Dinoflagellata*, Botschli, 1885), демонстрирующих более выраженный сезонный паттерн – в течение всего периода наблюдений диапазон колебаний их общей численности постепенно уменьшался с трёх до почти одного порядка величин (рисунок, Б). При этом, среднегодовые величины общей численности динофлагеллят сохранялись неизменными. Инвазия *O. davisae*, по-видимому, не оказала заметного влияния на общие количественные показатели таксоценоза.

Наоборот, в многолетней динамике примнезиевых водорослей (*Haptophyta*, Hibberd, 1976) наблюдался хорошо выраженный переход от одного устойчивого состояния, с высокими общими численностями (около 10^8 кл. м^{-3}), к другому – с более низкими численностями (около 10^7 кл. м^{-3}) (рисунок, В). Период трансформации таксоценоза совпадал со временем вселения и массового развития *O. davisae* в черноморских прибрежных водах (2006-2008 гг.), что может указывать на возможную связь этих событий.

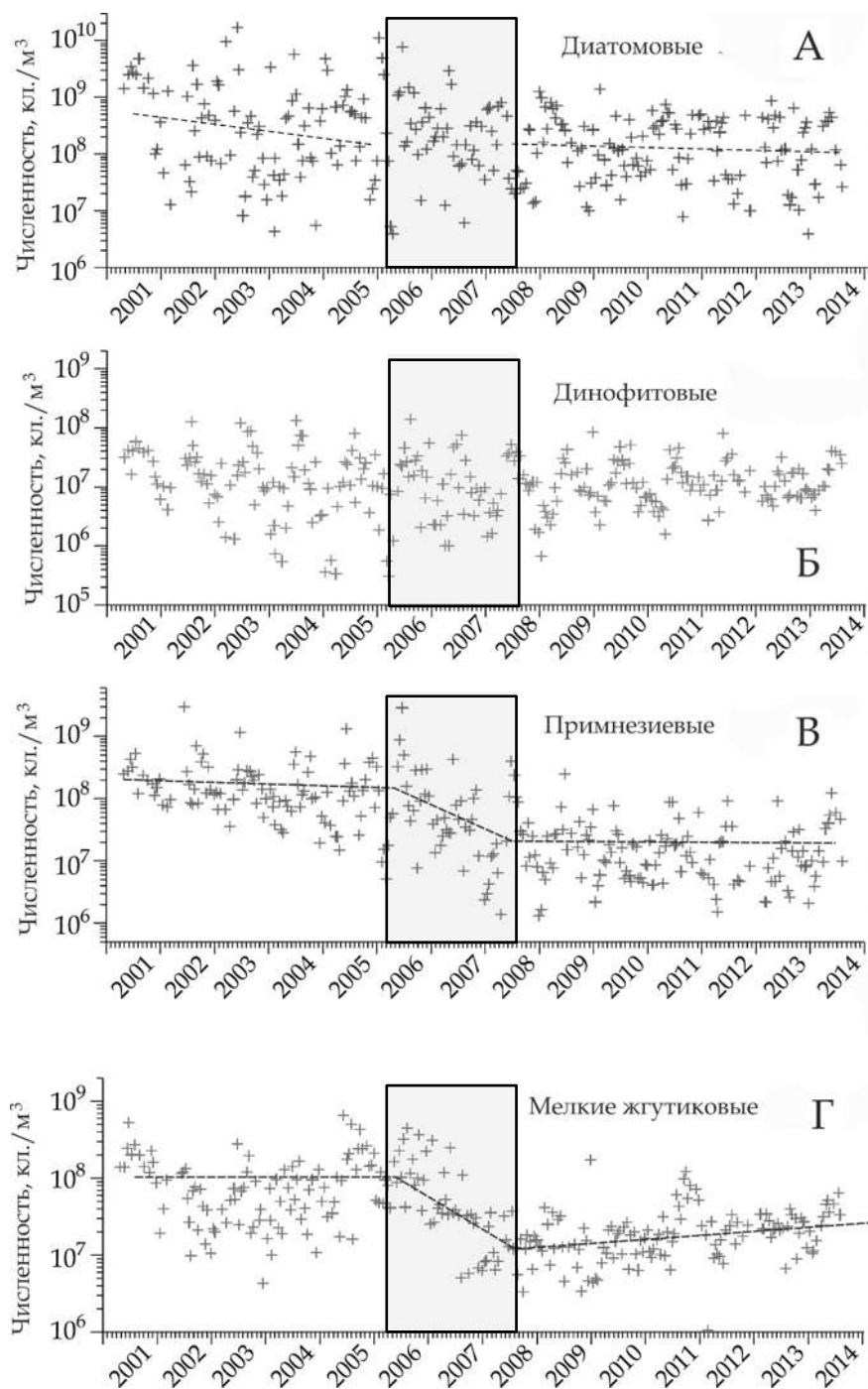


Рисунок – Многолетние (2001-2014) изменения численности основных таксономических групп фитопланктона (А – диатомовые, Б – динофитовые, В – примнезиевые, Г – мелкие жгутиковые) на станции в Севастопольской бухте

Выделен период вселения (возрастания численности) чужеродной копеподы *Oithona davisae*

Аналогичная, и еще более выраженная, трансформация наблюдалась у мелкого жгутикового фитопланктона, который может служить основным пищевым объектом вселенца (рисунок, Г). В 2006-2008 гг. их средняя численность снизилась на порядок на фоне относительно низкой сезонной вариабельности этих микроорганизмов. Таким образом, по крайней мере, две группы фитопланктона, примнезиевые водоросли и мелкие жгутиковые, продемонстрировали существенное снижение обилия в 2006-2008 гг., которое носило скачкообразный характер и могло быть обусловлено инвазией *O. davisae*.

Описанные трансформации отдельных таксоценов отразились и на общих показателях фитопланктона. В частности, снижалась общая численность сообщества, а средний размер клеток увеличивался на фоне относительно неизменной биомассы микроводорослей. В первую очередь, эти изменения были связаны с мелкими жгутиковыми, вклад которых в суммарную численность фитопланктона велик, а в суммарную биомассу – незначителен.

На протяжении полутора десятилетий можно было наблюдать системную трансформацию структуры сообщества фитопланктона прибрежных вод Севастополя, которая выражалась в постепенных или скачкообразных изменениях его количественных показателей (численности и биомассы отдельных таксономических групп и видов, характера их сезонной динамики) и качественного состава (таксономического разнообразия). К наиболее важным трансформациям, которые охватили весь период исследования, необходимо отнести, в первую очередь, значительное снижение сезонной вариабельности численности микроводорослей (особенно – динофитовых и диатомовых). Подобные изменения, которые могут быть отнесены к долгосрочным трендам, свидетельствуют о действии факторов, способствующих стабилизации сообщества, и наличии механизмов, обеспечивающих такую стабилизацию. Кроме того, наблюдается значительное обогащение таксономического разнообразия динофлагеллят и примнезиевых водорослей на фоне неизменности состава доминирующих видов в каждом из таксоценов, что, в целом, может быть охарактеризовано, как позитивный тренд.

Ряд изменений в структуре фитопланктона происходили в относительно короткий промежуток времени (2-3 года) и были приурочены к периоду вселения и развития в прибрежных черноморских водах популяции чужеродной копеподы *O. davisae*, что может указывать на их причинно-следственную связь. В первую очередь, отмечены значительные сокращения численностей относительно мелкоразмерных таксонов – примнезиевых водорослей и мелких жгутиковых, некоторые из которых могут служить пищевыми объектами для ойтоны и её науплиальных стадий. Прямые трофические связи между вселенцем и отдельными компонентами и таксонами фитопланктона могли приводить к каскадным эффектам и опосредовать иные, многочисленные изменения структуры сообщества. В связи с этим, в ближайшие годы следует ожидать дальнейшие, преимущественно качественные, изменения в сообществе фитопланктона на фоне его устойчивых количественных показателей. В отсутствие новых дестабилизирующих и повреждающих факторов скорость структурной трансформации сообщества будет со временем снижаться.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7).

УДК 574.583:574.9+574.523

В. С. Муханов, Е. Г. Сахонь, О. А. Рылькова, Л. А. Манжос
(Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
v.s.mukhanov@gmail.com

МНОГОЛЕТНИЕ (2010-2017 гг.) И СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ПИКОЦИАНОБАКТЕРИЙ РОДА *SYNECHOCOCCUS* В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

Пикофитопланктон вносит решающий вклад в первичную продукцию океанических, олиготрофных вод [Waterbury et al., 1986], однако роль этих микроорганизмов в прибрежных, эвтрофированных и продуктивных, районах моря, хотя и не столь заметна, но может быть значительной. Появляется все больше свидетельств участия пикоцианобактерий рода *Synechococcus* в «цветении» фитопланктона в тропических и субтропических прибрежных экосистемах, а при определенных обстоятельствах – и в умеренных широтах [Phlips et al., 1999; Ning et al., 2000; Perez & Carrillo, 2005], включая Чёрное море [Uysal, 2000; Mukhanov

et al., 2016]. Пикофитопланктон Чёрного моря почти не попадал в поле зрения исследователей, несмотря на уникальность гидролого-гидрохимических условий этого самого большого в мире меромиктического водоёма. Тем не менее, уже проведены первые исследования масштабов продукции и смертности *Synechococcus* в Чёрном море [Mukhanov et al., 2016], которые указывают на высокую скорость оборота биомассы этих микроорганизмов.

В настоящем исследовании впервые приводятся результаты анализа многолетних временных рядов данных по численности *Synechococcus* в черноморской прибрежной экосистеме – Севастопольской бухте (две станции) и сопредельных с ней открытых водах (одна станция). Численность и биомассу микроорганизмов определяли методами проточной цитометрии (Cytomics FC 500, Beckman Coulter inc., США) по размерам клеток и их автофлуоресценции в красной и оранжевой областях спектра. Фикоэритрин-содержащий пикофитопланктон идентифицировали как пикоцианобактерии рода *Synechococcus* [Olson et al., 1993].

В бухте среднемесячные и среднегодовые численности *Synechococcus* были несколько выше, чем в сопредельных, открытых водах, однако статистически достоверных отличий выявлено не было. В период с 2010 по 2017 г. не было также обнаружено каких-либо выраженных трендов в многолетней динамике этих микроорганизмов на всех станциях (рисунок, А, В, Д). В открытых водах было отмечено постепенное уменьшение амплитуды сезонных колебаний численности пикоцианобактерий (рисунок, А).

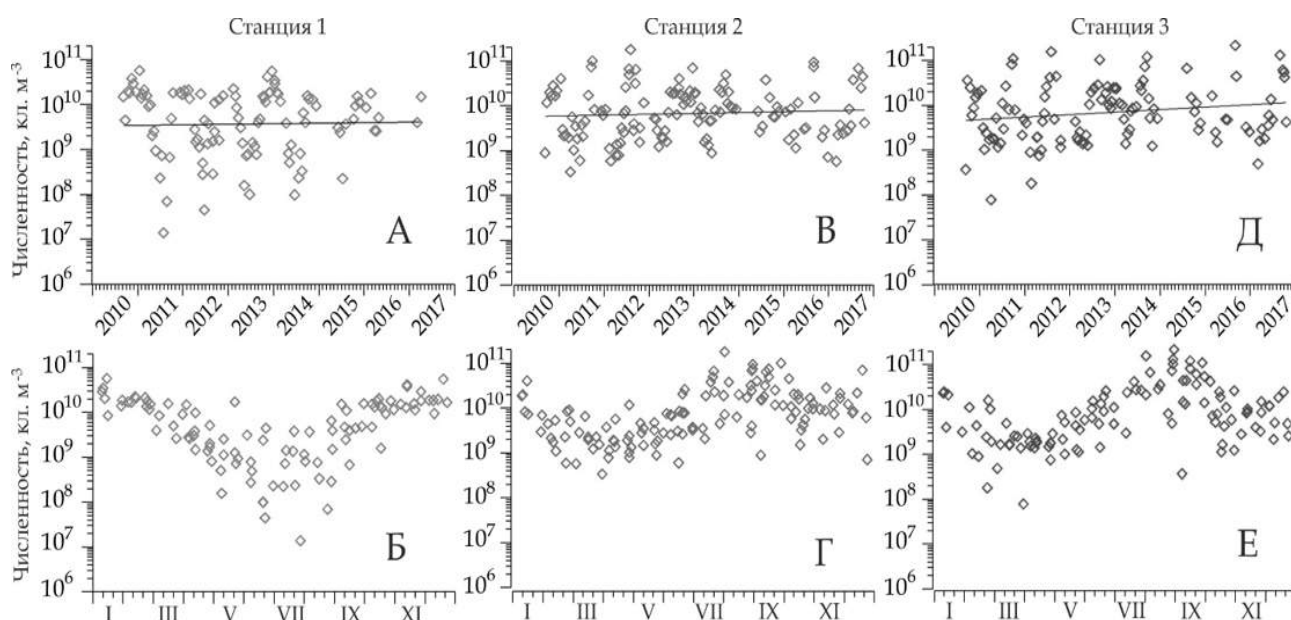


Рисунок – Многолетние (2010-2017) изменения численности (А, В, Д) и сезонной динамики (Б, Г, Е) планктонных пикоцианобактерий рода *Synechococcus* на станциях в Севастопольской бухте (станции 2 и 3) и сопредельных водах (станция 1)

Открытые воды также сильно отличались от бухты по сезонной динамике численности *Synechococcus* – максимумы приходились на позднюю осень и зиму, минимумы – на летние месяцы (рисунок, Б). На обеих станциях в бухте наблюдали иную картину – пик развития пикоцианобактерий приходился на позднее лето-начало осени, минимумы численности – на начало весны (март-апрель) (рисунок, Г, Е). Столь выраженные отличия в сезонной динамике микроорганизмов могли быть связаны с особенностями гидролого-гидрохимических режимов акватории бухты и сопредельных вод, однако проверка этой гипотезы не выявила каких-либо достоверных связей между обилием пикоцианобактерий и набором абиотических показателей (температура, соленость, рН, кислород, биогены). Ни один из этих показателей не демонстрировал столь же выраженные отличия сезонной динамики в бухте и за её пределами, как это наблюдали у пикоцианобактерий.

В основу альтернативной гипотезы, которая могла бы объяснить феномен, были положены трофические связи синекоккуса, а именно – его выедание динофлагеллятами. Ранее было показано, что пикоцианобактерии могут служить пищевым ресурсом для широкого круга миксотрофных динофлагеллят, в т. ч.: *Akashiwo sanguinea*, *Alexandrium catenella*, *A. minutum*, *A. tamarense*, *Cochlodinium polykrikoides*, *Gonyaulax polygramma*, *G. spinifera*, *Gymnodinium catenatum*, *G. impudicum*, *Heterocapsa rotundata*, *H. triquetra*, *Karenia brevis*, *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum donghaiense*, *P. minimum*, *P. micans*, *Scrippsiella trochoidea* [Jeong et al., 2005a, 2005b]. Один из указанных видов, *H. triquetra*, встречается в исследуемой акватории и, в соответствии с нашими многолетними (2001-2014) данными, может достигать достаточно высоких численностей и биомасс (до 10^5 кл/л и 500 мкг/л). На наличие трофических связей между этой динофлагеллятой и пикоцианобактериями указывает закономерность, которая ранее была отмечена у *Synechococcus* – кривые сезонной динамики вида на станциях в бухте и за её пределами сильно отличаются: в открытых водах динофлагелляты многочисленны в тёплый период года, в водах бухты – в зимние месяцы. Соотнесение этих данных с ходом сезонного развития пикоцианобактерий позволяет говорить о существовании связей типа «хищник-жертва» между *H. triquetra* и *Synechococcus* в водах бухты и за её пределами. Тем не менее, причины столь значительного отличия этих, достаточно близко расположенных друг к другу, акваторий по сезонной динамике микроорганизмов пока остаются не выясненными.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФАНО России (тема «Структурно-функциональная организация, продуктивность и устойчивость морских пелагических экосистем») и ФГБУН ИМБИ – № государственной регистрации АААА-А18-118020790229-7 (многолетние временные ряды данные по фитопланктону) и при частичной поддержке проекта РФФИ №15-04-08768 А (сезонная динамика *Synechococcus*).

Библиографические ссылки

- Jeong Hae Jin, Jae Yeon Park, Jae Hoon Nho, Myung Ok Park, Jeong Hyun Ha, Kyeong Ah Seong, Chang Jeng, Chi Nam Seong, Kwang Ya Lee, Won Ho Yih Feeding by red-tide dinoflagellates on the cyanobacterium *Synechococcus* // Aquatic Microbial Ecology 41. 2005a. № 2. P. 131-143.
- Jeong, Hae Jin, Yeong Du Yoo, Jae Yeon Park, Jae Yoon Song, Seong Taek Kim, Seung Hyun Lee, Kwang Young Kim, and Won Ho Yih Feeding by phototrophic red-tide dinoflagellates: five species newly revealed and six species previously known to be mixotrophic // Aquatic microbial ecology 40. 2005b. № 2. P. 133-150.
- Kuosa H. Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing // Marine Ecology Progress Series. 1991. P. 269-276.
- Mukhanov V. S., Rylkova O. A., Churilova T. Ya., Sakhon E. G., Pimenov N. V. Structure and seasonal trophodynamics of picophytoplankton in Sevastopol bay and adjacent waters (the Black Sea) // Microbiology 85. 2016. № 5. P. 553-561.
- Ning X., Cloern J. E., Cole B. E. Spatial and temporal variability of picocyanobacteria *Synechococcus* sp. in San Francisco Bay // Limnology and Oceanography 45. 2000. № 3. P. 695-702.
- Olson R. J., Zettler E. R., DuRand M. D. Phytoplankton analysis using flow cytometry // Handbook of methods in aquatic microbial ecology. 1993. P. 175-186.
- Pérez M-C., Carillo A. Picocyanobacteria distribution in the Ebro estuary (Spain) // Acta Botanica Croatica 64. 2005. № 2. P. 237-246.
- Phlips E. J., Badylak S., Lynch T. C. Blooms of the picoplanktonic cyanobacterium *Synechococcus* in Florida Bay, a subtropical inner-shelf lagoon // Limnology and Oceanography 44. 1999. № 4. P. 1166-1175.
- Uysal Zahit Pigments, size and distribution of *Synechococcus* spp. in the Black Sea / J. of Marine Systems 24. 2000. № 3. P. 313-326.
- Waterbury J. B., Watson S. W., Valois F. W., Franks D. G. Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus* // Can. Bull. Fish Aquat. Sci. 1986. Vol. 214, № 71. P. 120.

Е. Н. Наumenко
(Калининградский государственный
технический университет, Калининград, Россия;
Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия)
elenan.naumenko@gmail.com

**РОЛЬ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *CERCOPAGIS PENGOI*
(OSTROUMOV, 1891) В СООБЩЕСТВЕ ЗООПЛАНКТОНА
ВИСЛИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ**

Одна из важных проблем гидробиологии в настоящее время – неконтролируемое вселение в водоемы чужеродных видов. Не всегда виды-вселенцы оказываются безобидными для аборигенных сообществ и экосистемы-реципиента в целом [Алимов, 2004; Дгебуадзе и др., 2006]. Вислинский залив также подвергся инвазиям водных беспозвоночных. Водоем расположен в юго-восточной части Балтийского моря и представляет собой полузамкнутый эвтрофный эстуарий лагунного типа [Наumenко, 2010]. Это трансграничный водоем, который находится в зоне хозяйственной деятельности двух государств – Российской Федерации и Республики Польша. Соленость воды в заливе колеблется от 1 до 8 ‰. Высокий водообмен с Балтийским морем в значительной степени определяет температурный и соленостный режимы в Вислинском заливе [Сенин и др., 2004].

В Вислинском заливе в настоящее время зарегистрировано 22 чужеродных вида из различных таксономических групп [Наumenко, 2010; Рудинская, Гусев, 2012]. В составе сообщества зоопланктона из чужеродных видов Вислинского залива следует отметить веслоногих ракообразных *Acartia tonsa* Dana и относительно недавнего вселенца – ветвистоусых рачков *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) [Наumenко, 2010].

Цель работы – изучение зависимости динамики численности популяции от факторов среды и воздействия на структуру и функционирование сообщества зоопланктона.

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в режиме мониторинга с 1979 по 2016 г. [Наumenко, 2018]. Далее по тексту указаны среднегодовые значения численности, биомассы и т. д. и среднеквадратическое отклонение (σ).

C. pengoi был впервые обнаружен в Вислинском заливе в пробах зоопланктона, собранных во время экспедиции ФГБНУ «АтлантНИРО» 9 августа 1999 г. Температура воды в заливе в июле-августе составила 20 °С, соленость воды – 4,8 ‰. Вид был занесен в залив с нагонными течениями из Балтийского моря [Chubarenko et al., 1999]. В период вселения численность рачков в заливе была невысокой и изменялась от 30 до 310 экз./м³ (в среднем 2 % от численности и 10 % от биомассы зоопланктона). Пик численности был зафиксирован в конце мая, составив в среднем по акватории 3362,5±4079,9 экз./м³. В дальнейшем наблюдались обычные колебания численности вида. Так продолжалось в Вислинском заливе до 2010 г., после чего численность рачков резко снизилась. Отмечена тенденция снижения численности популяции ($R^2=0,89$) и средней за май-август температуры воды (данные Центрогидромет ГиМОС) ($R^2=0,66$).

Это дало возможность предположить влияние температуры воды на динамику численности популяции *C. pengoi*. Несмотря на невысокий коэффициент детерминации ($R^2=0,19$), можно заключить, что температура воды служит одним из ключевых факторов динамики численности *C. pengoi* в Вислинском заливе.

Вселение такого крупного хищника в планктонное сообщество оказало влияние на структуру и функционирование сообщества зоопланктона. В период натурализации вида (1999-2008 гг.) зафиксировано увеличение относительной биомассы коловраток с 9 до 44 %, в то время как относительная численность коловраток не изменилась (49-54 %). Одновременно произошло снижение относительной численности копепод с 57 до 47 % и относительной биомассы с 70 до 32 %, которые являются основой кормовой базы рыб-планктофагов.

Наблюдалась тенденция увеличения индекса видового разнообразия Шеннона у коловраток и кладоцер ($R^2=0,9$ и $0,8$ соответственно), в то время как индекс Шеннона копепод снизился ($R^2=0,8$). Скорость продукции коловраток и копепод снизились ($R^2=0,4$), уменьшилась средняя масса особи и удельная скорость продукции. В составе зоопланктона увеличилось значение мелких коловраток, таких как *Filinia longiseta*, *Keratella cochlearis*.

Все вышеизложенное позволяет заключить, что в период натурализации *C. pengoi* изменил структуру и функционирование сообщества зоопланктона. В настоящее время численность *C. pengoi* резко снизилась. Причиной, по мнению автора, послужила новая крупномасштабная инвазия двухстворчатых моллюсков из Чесапикского залива *Rangia cuneata* (G. B. Sowerby I, 1831), которые являются мощнейшими фильтраторами [Рудинская, Гусев, 2012]. Результатом этой инвазии и успешной натурализации рангий, численность и биомасса рачкового зоопланктона в летний период резко упала. По литературным данным церкопагисы питаются рачковым зоопланктоном или крупными коловратками [Holliland et al., 2012]. Вероятно, кроме температурного фактора на динамику численности *C. pengoi* оказало влияние ухудшение трофических условий, как это отмечалось и в других водоемах [Telesh, 2017]. Об ухудшении трофических условий в планктоне Вислинского залива свидетельствует также снижение средней и максимальной плодовитости партеногенетических самок [Науменко, 2018].

Библиографические ссылки

Алимов А. Ф. Антропогенное распространение видов животных и растений: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А. Ф. Алимова, Н. Г. Богуцкой. М.-СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. С. 16-43.

Дребуадзе Ю. Ю., Фенева И. Ю., Будаев С. В. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 67-73.

Науменко Е. Н. Сезонная и многолетняя динамика численности популяции вселенца *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) в Вислинском (Калининградском) заливе Балтийского моря // Российский журн. биологич. инвазий. 2018. № 1. С. 68-77.

Науменко Е. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 2010. 198 с.

Рудинская Л. В., Гусев А. А. Вселение североамериканского двустворчатого моллюска *Rangia cuneata* (G. B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) в Вислинский залив Балтийского моря // Российский журн. биологич. инвазий. 2012. № 2. С. 115-127.

Сенин Ю. М., Смыслов В. А., Хлопников М. М. Общая характеристика Вислинского залива // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 17-18.

Chubarenko B. V., Chubarenko I. P., Kuleshov A. F. The results of 1994-1997 field investigations of hydrological structure and transparency of water in Russian part of Vistula Lagoon // Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons: Environment and Fisheries (Proceedings of Symposium), Gdynia, 6-7 May 1998 (Poland) / Gdynia: Sea Fishery Institute, 1999. P. 45-59.

Holliland P. B., Holmborn T., Gorokhova E. Assessing diet of the non-indigenous predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* using stable isotopes // J. of Plankton Research. 2012. № 34. P. 376-387.

Telesh I. V. Small details of big importance: Carbon mass determination in the invasive cladoceran *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) by the high temperature combustion method // NeoBiota. 2017. Vol. 33. P. 19-32 (27 Jan 2017). URL: <https://doi.org/10.3897/neobiota.33.9823>.

**ИССЛЕДОВАНИЯ НЕКОТОРЫХ ЦИРКУМТРОПИЧЕСКИХ ГРУПП
ВИДОВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (CRUSTACEA: CLADOCERA):
ОТ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ РЕВИЗИЙ К БИОГЕОГРАФИЧЕСКОМУ
РАЙОНИРОВАНИЮ**

Исследования закономерностей формирования циркумтропических ареалов животных и растений – важная основа для биогеографических обобщений. Сегодня значительные усилия биологов сосредоточены на исследованиях некоторых модельных групп живых организмов (насекомых, высших растений), имеющих циркумтропическое распространение. Однако ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) крайне редко становятся объектами подобных исследований. Среди тропических ветвистоусых ракообразных по-прежнему велика доля видов с циркумтропическим распространением, нуждающихся в ревизиях в свете последних достижений систематики. Недостаток надежных данных по реальному видовому разнообразию в циркумтропических группах кладоцер в значительной степени обесценивает попытки крупных биогеографических обобщений с привлечением этой группы микроракообразных. В связи с этим цель нашей работы заключалась в проведении ревизий некоторых циркумтропических групп кладоцер и оценке значимости полученных данных о распространении видов для биогеографического районирования.

Материалом для нашей работы послужили коллекционные пробы, отобранные по стандартным методикам в различных водоемах тропических регионов Старого и Нового Света, а также Австралии. Морфология некоторых циркумтропических групп видов (*Ceriodaphnia cornuta*, *Moinodaphnia macleayi*), а также представителей родов *Grimaldina* Richard, 1892; *Leberis* Smirnov, 1989; *Notoalona* Rajapaksa & Fernando, 1987 была изучена нами подробно при помощи светового микроскопа Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония) и растровых электронных микроскопов Jeol JSM-840A (JEOL Ltd., Япония) и Tescan Vega TS5130MM (CamScan MV 2300) (TESCAN, Чехия). Особое внимание было уделено исследованию доступного материала из Африки и Австралии. Обнаруженные морфологические отличия между географически отдаленными популяциями заносили в базу данных в формате Microsoft Access 2007 для последующего пересмотра таксономического статуса каждой популяции и уточнения ареалов выделяемых видов.

В результате проведенных сравнительно-морфологических исследований было переописано несколько несправедливо забытых таксонов (*Grimaldina brazzai* Richard, 1892; *Leberis punctatus* (Daday, 1898); *Moinodaphnia submucronata* (Brady, 1886); *M. alabamensis* Herrick, 1887) и описан один вид, новый для науки (*G. freyi* Neretina & Kotov, 2017). Также были дополнены данные по морфологии нескольких видов. На основе анализа данных по распространению рассматриваемых групп установлено, что внутри каждой группы видов наблюдается четкая биогеографическая приуроченность, соответствующая тропикам Нового Света, Старого Света и Австралии. При этом основная долготная биогеографическая граница в тропиках Старого Света проходит по территории Южной и Юго-Восточной Азии, в водоемах которой близкие виды, известные, соответственно, из водоемов Африки и Австралии, могут встречаться совместно. Данная закономерность, намеченная на примере изучения всего нескольких циркумтропических групп, требует дальнейшей проверки на большей выборке видов, однако, безусловно, представляет большой интерес в контексте биогеографического районирования тропических регионов по данным видового состава пресноводных беспозвоночных животных.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00389 мол_а.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ
***MOINA* CF. *MACROSCOPA* (CLADOCERA: MOINIDAE) ИЗ ОКРЕСТНОСТЕЙ**
ОЗЕРА ТОРЕ-ХОЛЬ (РЕСПУБЛИКА ТЫВА)

В последние годы представители семейства Moinidae (Cladocera: Crustacea) все чаще становятся объектами морфологических и генетических исследований, однако разнообразие видов внутри этой группы по-прежнему недооценено. Мощным инструментом оценки разнообразия моинид стали молекулярно-генетические методы, главным образом, анализ нуклеотидного разнообразия последовательностей ДНК субъединицы I митохондриальной цитохром с оксидазы (COI). Однако этот метод имеет явные ограничения, в частности, он не позволяет отслеживать древние интрогрессии и выявлять гибридов между различными таксонами, а также подобные работы осложнены наличием псевдогенов у некоторых таксонов. В ходе работ по инвентаризации разнообразия представителей семейства Moinidae в Палеарктике методами генетического баркодинга [Bekker et al., 2016], наше внимание привлекла примечательная популяция *Moina* sp. из небольшой лужи, расположенной в окрестностях оз. Торе-Холь (республика Тыва). По данным молекулярного баркодинга она оказалась наиболее близка к группе видов *Moina brachiata*, в то время как по особенностям строения щетинки предпоследнего сегмента торакопода I была отнесена к *M. macroscopa*. В связи с этим цель нашей работы – выполнить детальное описание морфологии популяции *Moina* sp. из Тывы и определить ее статус.

Исследование морфологии партеногенетических самок, гамогенетических самок и самцов проведено по стандартным методикам на световом микроскопе Olympus BX41 (Olympus Corporation, Япония) и растровом электронном микроскопе Tescan Vega TS5130MM (CamScan MV 2300) (TESCAN, Чехия).

По морфологии самок и самцов исследованная нами популяция наиболее близка к *Moina macroscopa* s. l.: (1) щетинка предпоследнего сегмента торакопода I зубчатая; (2) голова, створка и спинной край постабдомена покрыты тонкими волосками; (3) эфиппиум с двумя яйцами; (4) торакопод I самца с длинным экзоподитом. Однако у популяции из Тывы дистальный неоперенный зубец постабдомена трехвершинный, в то время как у *M. macroscopa* – двухвершинный. Значительно отличаются и особенности строения эфиппиумов этих моинид. Эфиппиум *M. macroscopa* покрыт крупными выступающими буграми. Поверхность эфиппиума у популяции из Тывы морщинистая, без четких бугров. При этом каких-либо морфологических признаков, сближающих исследованную популяцию с *M. brachiata* s. l. выявлено не было. Таким образом, на основе уникальных морфологических признаков строения дистального зубца постабдомена и поверхности эфиппиума популяция из Тывы может быть описана как новый для науки вид, однако для более точного определения его положения внутри семейства Moinidae необходимо проведение дополнительных молекулярно-генетических исследований, связанных с анализом последовательностей ядерных генов. Распространение этого вида в азиатской части России требует дальнейших исследований. Не исключено, что ранее его определяли по морфологическим признакам как *M. macroscopa* и в других регионах Азии.

Автор признательна Я. Р. Галимову (Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН) за предоставленные пробы с *M. cf. macroscopa*. Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 18-14-00325.

А. Н. Неретина, А. А. Котов
(Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
neretina-anna2017@yandex.ru, alexey-a-kotov@yandex.ru

ФОРМАЛЬНЫЙ И ТВОРЧЕСКИЙ ПОДХОДЫ К ОПРЕДЕЛЕНИЮ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *MOINA* BAIRD, 1850 (CLADOCERA: MOINIDAE) В ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБАХ

Представители рода *Moina* Baird, 1850 (Cladocera: Moinidae) традиционно считаются одной из самых сложных для определения групп ветвистоусых ракообразных. Несмотря на то, что на данный момент по морфологическим признакам в мировой фауне выделяют чуть более 30 валидных видов, многие из которых приурочены только к тропическим и субтропическим областям и не отмечены в северной Евразии, начинающие гидробиологи нередко сталкиваются с трудностями при формальном определении моинид по существующим определительным ключам.

Определительные ключи для представителей семейства Moinidae практически не претерпели изменений с середины XX века. В них, как правило, акцент сделан на небольшое число наиболее ярких признаков, в то время как мелкие детали особенностей строения часто не учитываются. Результаты последних молекулярно-генетических исследований свидетельствуют о том, что видовое разнообразие внутри семейства Moinidae недооценено [Bekker et al., 2016]. По предварительным данным, по числу видов род *Moina* может быть сопоставим с родом *Daphnia* O. F. Müller. В связи с этим многие таксоны моинид, традиционно рассматриваемые гидробиологами в качестве самостоятельных видов с широкими эколого-географическими предпочтениями, в действительности представляют собой группы видов, нуждающихся в ревизиях. Однако морфологические исследования клад, выделенных на основе молекулярно-генетических данных, начаты совсем недавно. За относительно короткий промежуток времени просто невозможно провести морфологические ревизии и составить более полные определительные ключи даже для видов, отмеченных в водоемах северной Евразии.

В сложившейся ситуации в качестве наиболее результативного подхода к определению моинид в гидробиологических пробах можно предложить формальное определение до группы видов по любому доступному пособию [Определитель ..., 2010; Goulden, 1968; Smirnov, 1976; Hudec, 2010 и др.]. Для определения необходимо обладать навыками вычленения некоторых частей тела (постабдомена, торакопода I и пр.) при помощи препаровальных игл. Поскольку большинство видов имеют относительно крупные (по меркам кладоцер!) размеры, то с препаровкой легко справляются даже начинающие исследователи. При работе с материалом важно учитывать, что моиниды легко деформируются в глицерине. Препаровку особей лучше проводить в воде и лишь затем переносить отдельные отпрепарированные части тела в глицерин. После того, как проведено определение до группы видов, желательно дополнительно исследовать особенности морфологии гамогенетических самок и самцов, если они представлены в пробе. Особое внимание стоит уделить описанию строения эфиппия. Такой несколько избыточный «творческий» подход к определению, при котором анализируются не только те признаки, которые упоминаются в ключах, но и описываются новые, позволяет существенно расширить наши представления о морфологическом разнообразии внутри рода *Moina*. Полученные данные могут быть задействованы как для предварительного разграничения близких таксонов для более точной оценки эколого-географической приуроченности, так и в ревизиях отдельных групп видов. Безусловно, прогресс в изучении семейства Moinidae может быть достигнут только при объединении усилий систематиков и специалистов-гидробиологов, имеющих дело с анализом большого числа проб.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 18-14-00325.

С. М. Никитина¹, И. И. Свиридов¹, Ю. Ю. Полунина²
(¹Балтийский федеральный университет
им. И. Канта, Калининград, Россия;
²Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Шишова РАН, Калининград, Россия)
swetmich@gmail.com

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ СТЕРОИДНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ В ВОДНОЙ СРЕДЕ И ГИДРОБИОНТЫ

Миллиарды лет единственными живыми существами в океане были прокариотические одноклеточные организмы (прокариота и археи). При наличии в среде стероидов – предшественников Биологически Активных Стероидных Соединений (БАСС) и ферментных систем прокариоты синтезируют прогестерон, андростендион, тестостерон, гидрокортизон, кортикостерон, эстрадиол-17 β , эстрон, эстриол. У одноклеточных эукариота эпизодически в их жизненном цикле возникает половое размножение. На уровень многоклеточности вышли только те одноклеточные (колониальные жгутиконосцы), которые имели оогамия, гаметиическую редукцию и три этапа онтогенеза (прогамный, сингамный, метagamный), реализация которых исключает отсутствие БАСС, возможность синтеза которых возникла одновременно с прокариотами.

Комплекс БАСС (гидрокортизон, кортикостерон, прогестерон, тестостерон и эстрогены) присущ бионтам любого таксона и уровня, в т. ч. гидробионтам, размножающимся путем выброса половых продуктов в водную среду («икромечущим»). Участие БАСС в регуляции репродукции гидробионтов разного таксономического и филогенетического уровня позволяет считать выброс половых продуктов в водную среду беспозвоночных (Scyphozoa, Anthozoa, Stenophora, Polychaeta, Bivalvia, Echinodermata) и рыб естественным источником биологически активных соединений, в т. ч. и стероидных гормонов в водной среде. У склерактиниевых кораллов *Montipora verrucosa* пики эстрадиол 17 β (до 25 ng E₂ g⁻¹) в феврале и марте предшествовали пикам эстрона (до 70 ng E₁ g⁻¹) в апреле, что указывает на метаболизм пула эстрогенов и их участие в регуляции нереста в июле [Tarrant et al., 1999]. Склерактиниевый коралл *Euphyllia ancora*, синхронно «мечет икру» во время массового нереста в «лунной» середине марта. Полногодичные исследования эстрадиола (E₂), тестостерона (T), glucuronided E₂, glucuronided T, ароматазы и иммунореактивного гонадотропин релизинг гормона (ir)GnRH показали, что в ткани кораллов пики свободных E₂, глюкуронидированных E₂ и T отмечены только до нереста. Более высокие уровни glucuronided E₂ и glucuronided T и пиковые уровни irGnRH были найдены в морской воде во время нереста, обогащающего водную среду половыми стероидами, их производными и другими Биологически Активными Соединениями (БАС) [Twan Wen-Hung et al., 2005, 2006].

БАСС, содержащиеся в гидробионтах, при их естественном отмирании, переходят в донные осадки, в т. ч. и илы. Стероидные гормоны сохраняют биологическую активность и вне организма. В одноименных тканях перловиц гормоны определяли в день взятия проб и по истечении пяти лет хранения при –20 – –25 °С в замкнутых сосудах, т. е. без свободного доступа кислорода. Половые гормоны определяли радиоиммунологическим методом. Глюкокортикоиды – флюориметрически. Достоверных различий количества гормонов в одноименных тканях перловиц этих двух серий нет, что делает понятным биологическую, в т. ч. гормональную активность «грязей», исцеляющих бесплодие. «Эстрогенные» свойства таких «грязей», образованных оседающими на дно артемиями, экстракт тела которых содержал эстрогены, были выявлены биотестированием [Dancasiu, 1958].

Источником загрязнения лекарствами и БАС, в т. ч. и половыми гормонами, поверхностных вод суши и сточных вод, поступающих в природные водоемы, являются больницы, фармакологические, садоводческие, животноводческие и иные предприятия, производящие или использующие эти вещества и не соблюдающие необходимых мер по очистке сбрасы-

ваемой воды. В США приняты нормативные величины концентраций для некоторых гормонов, аналогичные ПДК (нг/л водной среды), которые практически не соблюдаются. Наиболее часто в водной среде встречаются эстрогены. В популяциях рыб рек Великобритании, в которых обнаружены эстрогены, отмечены нарушения репродуктивной функции и феминизация. Прогестерон в водной среде приводит к увеличению доли самцов у *Daphnia magna* S. В 2009-2011 гг. лекарства, их метаболиты и ксенобиотики обнаружены в водах ряда водохранилищ и рек, являющихся источниками питьевого водоснабжения Москвы [Баренбойм, Чиганова, 2012].

Разработана методика определения стероидов в водной среде, по которой пробоподготовка проходит на месте. Последующим определением методом ВЭЖХ-УФ были получены линейные диапазоны калибровки: для тестостерона 5-500 нг L⁻¹, для прогестерона – 25-750 нг L⁻¹, для эстрадиола – 10-1000 нг L⁻¹, для гидрокортизона – 50-500 нг L⁻¹. Предлагаемый метод был использован для анализа проб воды р. Оккервиль, в черте г. Санкт-Петербурга, в которой гормоны не были обнаружены, что потом подтвердили референтным методом [Шишов и др., 2017].

Метаболизм стероидных соединений, включая холестерин, желчные кислоты и стероидные гормоны, универсален, независимо от структуры и филогенетического «положения» бионтов. Установлено значительное содержание холестерина в культуральной среде одной из динофлагеллят [Ando et al., 1975b] и в наннопланктоне Средиземного моря [Bardon et al., 1963; Kanasawa et al. 1976 (1978)]. В Балтийском море (Киль) обнаружены эстрогены, способные потенциально провоцировать нарушения полового развития и феминизацию некоторых гидробионтов. Был изолирован бактериальный штамм (H5), деградирующий стероид (морская линия штамма принадлежит роду *Vibrio*, семье *Vibrionaceae* и классу *Гамма-Proteobacteria*). Из морского бактериального штамма H5 современными методами геномной инженерии идентифицированы два эстрадиол-индуцибельных гена, вовлеченные в деградацию стероида: 3-ketosteroid-delta-1-dehydrogenase от нескольких линий *Mycobacterium* и carboxylesterase с высоким подобием в *Sebadella termitidis* и *Brachyspira murchisonii*. Это первые ферменты в деградации стероида. Кроме того, идентифицировали линию H5 специфической последовательности ДНК 480 bp, которая повышает чувствительность обнаружения и определение количества линий бактерии штамма H5, преобразующего морские стероиды, в «неизвестных» образцах морской воды [Yingying Sang et al., 2012].

Реакция гидробионтов на экзогенные БАСС определяется не только их структурным и филогенетическим уровнями, но и концентрацией стероидных соединений в культуральной среде в условиях эксперимента. Гидрокортизон, тестостерон, эстрон, в зависимости от концентраций, активируют или ингибируют рост и бесполое деление инфузорий, что приводит к достоверным изменениям численности инфузорий. Заслуживает внимания однонаправленность действия всего ряда окситоциновых препаратов на бесполое размножение инфузорий – угнетение.

Преднизолон (синтетический аналог глюкокортикоидов) или не влияет или затормаживает на 8-24 ч раскрытие геммул, агрегацию диссоциированных клеток в устойчивые конгломераты, клеточную дифференцировку (образование спикул и водоносной системы) и существенно увеличивает продолжительность бластогенеза (на 10-80 ч) относительно контроля пресноводных губок (*Spongia*, *Demospongia*: *Spongilla lacustris* L., *Ephidatia mulleri* Lieberkii). Соединения окситоцинового ряда – «укорачивают» бластогенез на 108-305 ч.

Все пептидные соединения окситоцинового и гипоталамо-гипофизарного ряда и преднизолон с разной степенью достоверности активизируют почкование *Hydra oligactis* Pallas. Степень воздействия в группе с преднизолоном самая высокая.

Эта же группа соединений плюс половые гормоны существенно изменяют двигательную активность (поиск пищи, полового партнера, копуляцию, количество отложенных коконов и эмбрионов в них) у турбелларий *Dendrocoelum lacteum* и *Dugesia lugubris*.

У пресноводной мшанки *Plumatella* sp. в среде с гидрокортизоном до 75-80 % гидрантов имеют полностью раскрытый лофофор, т. е. мшанки получают больше пищи и кислорода.

Мизида *Neomysis integer* в среде с пептидными соединениями окситоциновой и гипоталамо-гипофизарной групп изменяет «глубину» погружения и двигательную активность.

Одновозрастные кладки (± 3 ч), полученные от интактных особей прудовиков помещали в среду с физиологическими дозами водорастворимых гормональных препаратов. К 12 суткам размеры эмбрионов достигали 1,0 мм. Чувствительность эмбрионов к питуитрину, префизону и гифотоцину возрастала после пяти суток развития. Среда с преднизолоном вызывает ускорение роста эмбрионов, начиная с первых суток опыта. Размеры эмбрионов на четвертые сутки составили 1,0 мм, т. е. на 8 сут раньше, чем в контроле.

Движение эмбрионов прудовиков в капсуле заметно уже в первые сутки развития. Скорость движения (количество оборотов на 360°/мин) в ходе эмбриогенеза уменьшается. Хорошо заметно ускорение движения эмбрионов в капсуле в кладках, помещенных в среду с гормональными препаратами, свидетельствует о проницаемости стенок капсул для гормонов и гормоночувствительности эмбрионов. К 8 суткам этот показатель у экспериментальных и контрольных эмбрионов одинаков.

Экзогенные стероидные гормональные соединения вызвали изменения количества яиц в яичнике и отрожденной молоди *Daphnia magna*, а также числа линек, т. е. рост животных. Эстрадиол увеличением частоты линек ускорял рост и увеличивал плодовитость партеногенетических самок. Тестостерон, не изменяя по сравнению с контролем, доли отлинявших особей, снижал число партеногенетических яиц. Преднизолон снижал темпы роста особей, но почти не угнетал плодовитость самок (за исключением первого поколения).

Таким образом, полифункциональность стероидных соединений обеспечивала не только репродукцию, онтогенез, но и адаптации бионтов всех филогенетических уровней к изменяющимся условиям существования в гидросфере на всем протяжении ее существования. БАСС были и продолжают оставаться естественной составляющей экологически стабильной гидросферы.

Антропогенное загрязнение любых водоемов биологически активными соединениями и их производными, безусловно, нарушает экологическую стабильность водоемов и, в конечном итоге, приводит к нарушению репродуктивных и адаптивных возможностей гидробионтов и возникновению «мертвых», т. е. лишенных гидробионтов, зон в водоемах. Эти явления должны послужить стимулом для разработки и принятия ПДК стероидных соединений в водоемах Российской Федерации.

Библиографические ссылки

Баренбойм Г. М., Чиганова М. А. Загрязнение поверхностных и сточных вод лекарственными препаратами // Вода: химия и экология. 2012. № 10. С. 40-46.

Ando T., Terezon J. P., Barbier M. The sterol *Dynamta pumila* // Biochem. Syst. and Ecol. 1975b. Vol. 3. № 4. P. 247-249.

Bardon Ch., Boutry J. L. Contribution a l'etude sterols du plankton mediteraneen // C. R. Acad. Sci. 1963. Vol. 256. № 20. P. 4301-4307.

Dancasiu M., Istrati F. Identification of estrogenic hormone in *Artemia salina* // Studii si cercetari de endocrinology. 1958. Vol. 2. Annl. IX. P. 18-21.

Kanasawa A., Teshima S., Ceccaldi H. I. Chemical composition of some Mediterranean macroplanctonic organisma // 2 sterols. Tethys. 1976 (1978). Vol. 8, № 4. P. 323-326.

Shishov A. et al. An effervescence tablet-assisted switchable solvent-based microextraction: On-site preconcentration of steroid hormones in water samples followed by HPLC-UV determination // J. of Molecular Liquids. 2017. № 247. P. 246-253.

Tarrant A. M., Atkinson S., Atkinson M. J. Estrone and estradiol-17 β concentration in tissue of the scleractinian coral *Montipora verrucosa* // J. of Comp. Bioch. 1999. Vol. 122. № 1. P. 85-92.

Twan W.-H., Hwang J.-S., Lee Y.-H. Hormones and reproduction in scleractinian corals // J. of Comp. bioch. 2006. Vol. 144. P. 247-253.

Twan W.-H., Wu H.-F., Hwang J.-S. et al. Corals have already evolved the vertebrate type hormone system in the sexual reproduction // Fish Physiology and Biochemistry. 2005. Vol. 31, № 2-3. P. 111-115.

Yingying S., Guangming X., Edmund M. Identification of a new steroid degrading bacterial strain H5 from the Baltic Sea and isolation of two estradiol inducible genes // J. St. Bioch. 2012. Vol. 129. P. 22-30.

УДК 574.583:574.9+574.523

Ю. В. Новикова, И. Ю. Македонская, А. Л. Левицкий
(Северный филиал ФГБНУ «ПИНРО», Архангельск, Россия)
novikova@pinro.ru

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ФИТОПЛАНКТОННОГО СООБЩЕСТВА ДВИНСКОГО ЗАЛИВА В 2010-2016 гг.

В работе представлены результаты исследования фитопланктонного сообщества Двинского залива Белого моря. Белое море административно входит в Арктическую зону Российской Федерации (АЗРФ), представляет собой по ряду причин уникальный водоем [Пантюлин, 2015]. В связи с его принадлежностью к полузамкнутым субарктическим эпиконтинентальным водоемам [Ильяш и др., 2003] создаются уникальные условия существования живых организмов. В связи с этим важное значение имеет всестороннее изучение экосистем Белого моря, включая такой важный аспект, как биоразнообразие.

Информативными показателями видового разнообразия сообществ являются индексы разнообразия [Орлова, 2013; Уиттекер, 1980]. Показательным является индекс Шеннона, применяемый для характеристики видового разнообразия. Указанный индекс отражает сложность структуры сообщества [Барина и др., 2006], основываясь на количественной представленности видов, он может изменяться от 0 до 5. При большом видовом разнообразии значения индекса возрастают, при низком видовом разнообразии – уменьшаются.

Исследование фитопланктонного сообщества осуществлялось в рамках программы гидробиологических наблюдений ФГБНУ «ПИНРО» на 2010-2016 гг. в осенний период на 6 станциях. Всего было отобрано, а затем обработано 42 пробы. Отбор и обработка проб фитопланктона осуществлялись согласно стандартным методам [Руководство по методам ..., 1980]. Микроскопирование материала проводили с помощью светового микроскопа «БиОптик С-300». Видовая принадлежность определялась с помощью определителей микроводорослей [Диатомовый анализ, 1949, 1950; Еленкин, 1938; Комаренко, Васильева, 1978; Определитель пресноводных водорослей СССР, 1953, 1954, 1962, 1982; Флора споровых растений СССР, 1966]. Численность (млн кл./м³) фитопланктона в единице объема воды рассчитывалась стандартным методом [Руководство по методам ..., 1980]. Расчет биомассы (мг/м³) проводился с помощью таблиц размеров и весов (масс) фитопланктона [Михеева, 1999]. Видовое разнообразие фитопланктонного сообщества рассчитывалось на основе индекса разнообразия Шеннона по численности фитопланктона [Shannon, 1949].

При изучении фитопланктонного сообщества в Двинском заливе в осенний период всего с 2010 по 2016 г. было обнаружено 199 видов микроводорослей, принадлежащих к 7 систематическим группам: Bacillariophyta (135 видов), Chlorophyta (26 видов), Dinophyta (21 вид), Cyanophyta (7 видов), Chrysophyta (4 вида), Cryptophyta (3 вида), Euglenophyta (3 вида). Количество обнаруженных видов за каждый год исследования указано в таблице 1. Наиболее разнообразными в таксономическом отношении являлись представители родов *Navicula* (17 видов) и *Nitzschia* (16 видов).

Таблица 1 – Таксономический состав (количество видов) фитопланктона
Двинского залива в 2010-2016 гг.

Отдел	Год						
	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016
Bacillariophyta	28	36	34	27	61	36	44
Chlorophyta	-	17	4	11	8	1	6
Dinophyta	4	8	7	8	4	5	6
Cyanophyta	-	6	1	2	-	-	1
Chrysophyta	1	3	2	3	2	2	2
Cryptophyta	-	3	1	1	2	1	1
Euglenophyta	1	2	2	1	1	1	2

Комплекс доминантных и субдоминантных видов, доли которых согласно шкале доминирования [Количественные методы ..., 2005] находились в диапазонах 100-36 % и 35-16 % от общей численности видов соответственно, изменялся на протяжении всего периода наблюдений (таблица 2). Фитопланктонное сообщество в разные годы характеризовалось доминированием диатомовых (*Melosira granulata*, *Nitzschia longissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira* sp.), зеленых (*Tetraselmis* sp.), эвгленовых (*Euglena* sp.) микроводорослей в период исследования. В роли субдоминантов отмечены диатомовые (*Leptocylindrus danicus*, *Melosira distans*, *M. granulata*, *Nitzschia frigida*, *N. longissima*, *Skeletonema costatum*, *Thalassionema nitzschioides*, *Thalassiosira gravida*, *Th. Nordenskiöldii*, *Th. rotula*), зеленые микроводоросли (*Ulotrix subtilissima*, *Ankistrodesmus* sp., *Chlamidomonas* sp., *Pyramimonas* sp.), а также представители золотистых (*Distephanus speculum*), криптофитовых (*Leucocryptos marina*), динофитовых (*Gymnodinium arcticum*) и эвгленовых (*Trachelomonas* sp.).

Таблица 2 – Комплекс доминантных и субдоминантных видов фитопланктона
Двинского залива в 2010-2016 гг.

Год	Доминанты		Субдоминанты	
	Вид	Отдел	Вид	Отдел
2010	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	Bacillariophyta	<i>Leptocylindrus danicus</i> <i>Melosira granulata</i> <i>Nitzschia frigida</i>	Bacillariophyta Bacillariophyta Bacillariophyta
2011	<i>Thalassionema nitzschioides</i> <i>Tetraselmis</i> sp.	Bacillariophyta Chlorophyta	<i>Gymnodinium arcticum</i> <i>Leucocryptos marina</i> <i>Nitzschia longissima</i> <i>Ulotrix subtilissima</i> <i>Chlamidomonas</i> sp. <i>Chlamidomonas</i> sp. <i>Pyramimonas</i> sp.	Dinophyta Cryptophyta Bacillariophyta Chlorophyta Chlorophyta Chlorophyta Chlorophyta
2012	<i>Euglena</i> sp.	Euglenophyta	<i>Gymnodinium arcticum</i> <i>Leucocryptos marina</i> <i>Melosira granulata</i> <i>Trachelomonas</i> sp.	Dinophyta Cryptophyta Bacillariophyta Euglenophyta
2013	<i>Euglena</i> sp. <i>Thalassiosira</i> sp.	Euglenophyta Bacillariophyta	<i>Melosira granulata</i> <i>Ankistrodesmus</i> sp.	Bacillariophyta Chlorophyta
2014	<i>Melosira granulata</i>	Bacillariophyta	<i>Nitzschia longissima</i>	Bacillariophyta
2015	<i>Nitzschia longissima</i>	Bacillariophyta	<i>Thalassiosira Nordenskiöldii</i> <i>Thalassiosira gravida</i> <i>Skeletonema costatum</i>	Bacillariophyta Bacillariophyta Bacillariophyta
2016	<i>Skeletonema costatum</i>	Bacillariophyta	<i>Distephanus speculum</i> <i>Melosira distans</i> <i>Melosira granulata</i> <i>Nitzschia longissima</i> <i>Thalassionema nitzschioides</i> <i>Thalassiosira rotula</i>	Chrysophyta Bacillariophyta Bacillariophyta Bacillariophyta Bacillariophyta Bacillariophyta

Количественные показатели, а также значения индекса Шеннона по численности фитопланктона представлены в таблице 3. Средняя численность в среднем по заливу находилась в диапазоне 3,6-30,5 млн кл./м³. Биомасса фитопланктона изменялась от 13,3 до 151,3 мкг/л.

Таблица 3 – Динамика количественных показателей фитопланктона Двинского залива в 2010-2016 гг.

Год	Средняя численность, млн кл./м ³	Средняя биомасса, мкг/л	Среднее количество видов, шт.	Среднее значение индекса Шеннона по численности
2010	3,7	40,9	16	2,76
2011	26,1	88,1	26	3,47
2012	3,6	13,3	18	3,29
2013	11,5	32,7	20	3,29
2014	9,6	40,4	29	3,27
2015	18,1	141,4	21	2,91
2016	30,5	151,3	23	3,18

Значения индекса Шеннона, отображающие уровень видового разнообразия фитопланктонного сообщества Двинского залива в исследуемый период, колебались в диапазоне от 2,76 до 3,29.

Таким образом, комплекс доминантных и субдоминантных видов Двинского залива изменялся на протяжении всего периода наблюдений. Фитопланктонное сообщество в разные годы характеризовалось доминированием диатомовых, зеленых, эвгленовых микроводорослей. В роли субдоминантов отмечены диатомовые, зеленые микроводоросли, а также представители золотистых, криптофитовых, динофитовых и эвгленовых. Основываясь на значениях индекса Шеннона, фитопланктонное сообщество характеризуется сложностью структуры и высоким видовым разнообразием.

Библиографические ссылки

Баринова С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды // Тель-Авив: PiliesStudio, 2006. 498 с.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядки Centrales и Mediales. Л.: Государственное издательство геологической литературы, 1949. 446 с.

Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Порядок Pennales. Л.: Государственное издательство геологической литературы, 1950. 630 с.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Л.: АН СССР, 1938. 984 с.

Ильяш Л. В., Житина Л. С., Федоров В. Д. Фитопланктон Белого моря. М.: Янус-К, 2003. 168 с.

Количественные методы экологии и гидробиологии // Сб. науч. трудов, посвящ. памяти А. И. Баканова / Отв. ред. чл.-корр. РАН Г. С. Розенберг. Тольятти: СамНЦ РАН, 2005. 404 с.

Комаренко Л. Е., Васильева И. И. Пресноводные зеленые водоросли водоемов Якутии. М.: Наука, 1978. 284 с.

Михеева Т. М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. Минск: БГУ, 1999. 396 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. 11(2). Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые (2) / Г. М. Паламарь-Мордовинцева Л.: Наука, 1982. 620 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. 2. Синезеленые водоросли / М. М. Голлербах, Е. К. Косинская, В. И. Полянский. М.: Советская наука, 1953. 653 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 3. Золотистые водоросли / А. М. Матвиенко. М.: Советская наука, 1954. 188 с.

Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. Желтозеленые водоросли / Н. Т. Дедусенко-Щеголева, М. М. Голлербах. Л.: АН СССР, 1962. 272 с.

Орлова Ю. С. Использование индексов биологического разнообразия для анализа альгофлоры бассейна р. Алатырь // Вестник Мордовского университета. Серия Биологические науки. 2013. № 3-4. С. 53-57.

Пантюлин А. Н. Белое море в контексте Арктики // Матер. XXI Международн. науч. конф. (школы) по морской геологии / Геология морей и океанов. М.: ГЕОС, 2015. Т. 3. С. 249-250.

Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 192 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Флора споровых растений СССР. Т. 3 / Т. Г. Попова. Эвгленовые водоросли. Л.: Наука, 1966. 412 с.

Shannon C. E., Weaver W. The mathematical theory of communication // Urbana: the University of Illinois Press, 1949. 117 p.

УДК 574.583:574.9+574.523

А. А. Новичкова
(Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия)
anna.hydro@gmail.com

ЗООПЛАНКТОН ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

В 2016 г. в период с апреля по сентябрь было продолжено изучение фауны водных беспозвоночных, населяющих основные водоемы и водотоки острова Врангеля. Исследования в данном направлении были впервые в таком масштабе начаты в заповеднике в 2013 г., когда работа выявила 74 таксона зоопланктонных и зообентосных организмов (не включая колероваток), среди которых большая часть организмов была указана для территории впервые. Всего в 2016 г. было обследовано 170 водных объектов, отобрано более 350 качественных и количественных проб водных беспозвоночных.

В настоящем исследовании во внутренних водоемах о. Врангеля отмечено 17 новых видов ракообразных, ранее не указывавшихся для данной территории: 1 представитель Cladocera и 16 Copepoda (4 Calanoida, 5 Cyclopoida, 7 Harpacticoida). Всего было обнаружено 38 таксонов микроракообразных. Таким образом, общий список микроракообразных, известных во внутренних водоемах о. Врангеля был существенно расширен – 47 таксонов (в т. ч. солоноватоводные, а также Ostracoda, определение которых не проводилось).

Среди всех обнаруженных новых видов всего 1 представитель Cladocera, *Eurycercus (Teretifrons) glacialis*, широко распространенный в северном полушарии голарктический вид, обитающий на территории Гренландии, Исландии и некоторых других северных территориях Европы, а также на Сахалине, Курилах, Магаданской области, Камчатке и Чукотке. Ранее на острове Врангеля были обнаружены лишь представители *E. (Eurycercus) longirostris* – берингийского вида, населяющего большую часть неарктических территорий от центральной Мексики до Юкона и Аляски, а также отмеченный на островах Беринга (Камчатка, Командорские острова) и Врангеля [Bekker et al. 2014]. В материале 2016 года были встречены оба этих вида, хорошо различимые по строению головных пор и некоторым другим признакам.

Гораздо больше новых для острова видов отмечено среди группы веслоногих ракообразных. Это закономерная особенность для высокоширотных арктических регионов, где доля видов веслоногих ракообразных заметно превышает число видов ветвистоусых [Novichkova, Azovsky, 2017]. Эти различия в первую очередь обусловлены влиянием климатического фактора. Cladocera более высоко чувствительными к низким температурам, в то время как копеподы действительно более термотолерантны. Помимо физиологических различий этих групп

ракообразных, различия обуславливают и особенности их жизненного цикла. Cladocera – это организмы с коротким жизненным циклом, и зимовка во взрослом состоянии для них не характерна, в то время как многие Copepoda способны даже на стадиях копеподитов впадать в состояние диапаузы. Ветвистоусые ракообразные в холодных условиях могут не успеть набрать достаточной суммы эффективных температур даже для формирования одного поколения. К настоящему моменту, соотношение всех пресноводных видов Cladocera : Copepoda на острове Врангеля составляет 6 : 31, что характеризует его как регион с очень сильным влиянием низких температур на пресноводную биоту.

В большинстве водоемов наиболее многочисленными ракообразными, доминирующими как по численности, так и по биомассе, оказались представители семейства Diaptomidae: впервые обнаруженные *Arctodiaptomus* cf. *laticeps*, *Arctodiaptomus wierzejskii* и *Leptodiaptomus angustilobius*, а также уже ранее отмечавшийся на острове *Eudiaptomus gracilis*. Эти виды всегда очень многочисленны в водоеме, при этом, они не сосуществуют в водоемах, по видимому занимая одинаковую экологическую нишу в сообществе, тем самым они не конкурируют внутри одного водоема, а занимают одинаковую роль в разных водных объектах.

Помимо семейства Diaptomidae в пресных водах о. Врангеля также встречаются и другие каляноиды – семейства Temoridae, представленные крупным рачком *Heteroscope borealis*, довольно редко встречающийся в водоемах, а также несколько видов рода *Eurytemora*. *E. canadensis* был отмечен на острове ранее в литературе [Яшнов, 1935] в солоноватых водоемах острова, однако не был встречен в предыдущий сезон исследований. Считается, что этот вид очень широко распространен в Арктике: охватывает арктические районы американского и евразийского континентов, отмечен на Новой Земле, Новосибирских островах, Северо-Восточной Сибири, на побережье Чукотского моря, в водах Канадской Арктики, Аляски [Боруцкий и др., 1991]. Это солоноватоводный вид, который выдерживает значительное опреснение, однако отмечается его нахождение и в совершенно пресных водоемах. На о. Врангеля же автором он был найден лишь в одном местообитании – исключительно в озере Комсомол, воды которого значительно осолонены (3050 μ S на момент отбора проб), где был единственным доминирующим видом. В других водоемах, подверженных осолонению, отмечался другой эвригалинный вид, широко распространенный в северных регионах, *E. raboti* – стенотермно-холодноводный обитатель арктических водоемов. Однако, наряду с *E. raboti* в некоторых озерах острова встречались экземпляры *Eurytemora*, заметно отличающиеся по морфологическим признакам и более близкий к *E. lacustris*. При этом особи с признаками *raboti* были встречены в водоемах с несколько большей соленостью, расположенных вблизи морских побережий, в то время как второй вид – *Eurytemora* sp. – был обнаружен в более пресных озерах. Обнаруженный материал требует более тщательного и детального исследования, поскольку род *Eurytemora* представлен очень большим количеством видов, требующих значительной ревизии, особенно в дальневосточном секторе.

Среди циклопоидных веслоногих ракообразных также было отмечено несколько новых находок. Это виды *Acanthocyclops* cf. *americanus*, *Diacyclops crassicaudis*, не идентифицированные *Thermocyclops* sp., а также два представителя рода *Eucyclops*: *E. speratus* и вид группы *serrulatus*.

Род *Diacyclops* является самым распространенным на о. Врангеля циклопом. Ранее уже было обнаружено два вида этой группы – *abyssicola* и *bisetosus*, которые также отмечались и в этом году в водоемах. Также как и в случае с диаптомидами, в некоторых озерах и лужах их не удалось различить на стадии копеподита, однако в большинстве водоемов эти три вида хорошо различимы, нередко достигают высокой численности, но также ни разу не были обнаружены в одном сообществе одновременно, а населяли разные водоемы. Пока остается неясным, какие именно характеристики водоема и условия среды играют определяющую роль в том, какой из видов *Diacyclops* будет доминировать в водоеме, поскольку нередко даже в очень близко расположенных лужах встречаются разные виды. Более подробный анализ количественных данных позволит выявить эти закономерности.

Отдельного интереса заслуживают виды подсемейства Eucyclopinae, которое ранее для острова Врангеля указано не было. Наряду с голарктическим видом *E. speratus speratus*, который распространен широко по всей Голарктике и нередко встречается в водоемах и водотоках севера Сибири, Камчатки и Чукотки, в пробах отмечены также и представители группы *serrulatus*, морфологические признаки которых несколько отличаются от типового *E. serrulatus*. Это непростая для идентификации группа видов, в которой сравнительно недавно начали проводить ревизию, поскольку долгое время вид считался космополитичным. В ходе ревизии [Alekseev, Defaye, 2011] было показано, что этот вид населяет лишь часть Палеарктики, в то время как остальные его находки, скорее всего принадлежат к другим, близким с ним, и нередко сосуществующим, видам. При этом подтвержденная самая восточная точка распространения – это дельта р. Лены, а находки на арктических островных территориях – Исландия, Гренландия, Новая Земля – остаются под сомнением и требуют проверки. На территории России восточнее оз. Байкал, по всей видимости, *E. serrulatus* не распространен, напротив в последние годы при тщательном анализе здесь находят множество новых видов этой группы – в бассейне Амура, оз. Ханка, р. Чаун (Чукотка). В бассейне Анадыря его нахождение также не подтверждено, здесь также распространен новый для науки вид *E. sp.* [Стрелецкая, 2010]. Вид с о. Врангеля может оказаться представителем именно этого таксона, или новым для науки видом.

Отдельно следует упомянуть виды рода *Cyclops*. Ранее автором указывалось присутствие 4 видов этого рода – *canadensis*, *kolensis*, *scutifer* и *strenuus*. Однако тщательный анализ нового материала достоверно позволил выделить два таксона – *Cyclops scutifer* и *Cyclops sp.*, идентификация которого очень затруднена из-за схожести морфологических черт многих видов этого рода. Такие экземпляры с большей вероятностью могут быть определены как *canadensis*, который однако часто может быть спутан с *C. strenuus*. Кроме того, по мнению некоторых систематиков, этот вид невалиден и является младшим синонимом *C. sibiricus*, описание которого, в прочем, также не вполне соответствует обнаруживаемым признакам. Для фауны бассейна Колымы и Анадыря также достоверно известно о присутствии *C. alaskensis*, который, однако, некоторыми принимается лишь как подвид *C. kolensis*, *C. kukichii*, который обычно определяется авторами как *C. vicinus*, а также вид *C. neymanay*, обитающий в оз. Эльгыгытгын и некоторых водоемах Камчатки. В силу этих обстоятельств, данные о видовой принадлежности *Cyclops* с о. Врангеля пока остаются открытым вопросом и нуждаются в более тщательном исследовании.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 18-14-00325).

Библиографические ссылки

Боруцкий Е. В., Степанов Л. А., Кос М. С. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб.: Наука, 1991. 503 с.

Стрелецкая Э. А. Обзор фауны коловраток (Rotatoria), ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных (Copepoda) бассейна реки Анадырь // Сибирский экологич. журн. 2010. № 4. Р. 649-662.

Яшнов В. А. Фауна солоноватоводных водоемов острова Врангеля // Труды Гос. океаногр. ин-та. М.: ГОИН. 1935. № 22. Р. 119-134.

Alekseev V., Defaye D. Taxonomic differentiation and world geographical distribution of the Eucyclops serrulatus group (Copepoda, Cyclopidae, Eucyclopinae). Studies on freshwater Copepoda: a volume in honour of Bernard Dussart. Leiden: Koninklijke Brill NV, 2011. P. 41-72.

Bekker E. I., Novichkova A. A., Kotov A. A. New findings of Eurycercus Baird, 1843 (Cladocera: Anomopoda) in the Eastern Palaearctic // Zootaxa. 2014. № 3895(2). P. 297-300.

Novichkova A. A., Azovsky A. I. Factors affecting regional diversity and distribution of freshwater microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) at high latitudes // Polar biology. 2017. № 40. P. 185-198.

С. А. Печковская, О. В. Матанцева, Н. А. Филатова,
И. В. Телеш, С. О. Скарлато
(Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)
juliya_94@inbox.ru

ВЛИЯНИЕ РАЗНЫХ ИСТОЧНИКОВ АЗОТА НА ЭКСПРЕССИЮ ГЕНОВ ТРАНСПОРТЕРОВ МОЧЕВИНЫ И НИТРАТА И МОРФОЛОГИЮ КЛЕТОК ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ *PROROCENTRUM MINIMUM*

Эвтрофикация прибрежных регионов морей является одной из важнейших экологических проблем нашего времени. Повышенное содержание биогенных элементов в воде ведет к нарушению экологического баланса в водных экосистемах и обильным цветениям фитопланктона. Динофлагелляты способны образовывать так называемые «красные приливы», сопровождающиеся интенсивной продукцией токсинов, опасных для животных и человека. В результате антропогенной деятельности прибрежные экосистемы получают интенсивный приток азотсодержащих веществ [Glibert et al., 2005], в то время как низкая концентрация доступного для ассимиляции азота в морской воде оказывает лимитирующее воздействие на рост фотосинтезирующих организмов, в т. ч. динофлагеллят [Falkowski, 1997]. Активная хозяйственная деятельность человека (использование удобрений, развитие животноводческих хозяйств и аквакультуры) приводит к обильному экспорту аммония, мочевины и аминокислот в прибрежные воды [Burkholder et al., 2006]. Повышение общей концентрации доступных для ассимиляции азотсодержащих веществ приводит к интенсивной пролиферации морских микроорганизмов. В последние десятилетия динофлагелляты привлекают особое внимание исследователей, однако некоторые аспекты жизнедеятельности этих организмов до сих пор мало изучены. Известны только некоторые предпочтения в ассимиляции динофлагеллятами различных источников азота в зависимости от их концентрации [Jauzein et al., 2008; Ou et al., 2014; Matantseva et al., 2016]. Сравнительно мало работ посвящено исследованию влияния различных азотсодержащих веществ на морфологию и физиологические процессы фотосинтезирующих микроорганизмов.

В настоящем исследовании мы оценивали влияние нитрата, аммония, мочевины и глицина на экспрессию генов транспортеров мочевины и нитрата и морфологию клеток у динофлагеллят. Модельным объектом служил вид потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller, культивируемый в Лаборатории цитологии одноклеточных организмов ИНЦ РАН. Этот вид динофлагеллят представляет интерес для исследования в связи с тем, что является видом-вселенцем в Балтийское море и образует вредоносные цветения в прибрежных зонах [Telesh et al., 2016]. Клетки *P. minimum* выращивали в условиях как периодического, так и проточного культивирования, что позволяло поддерживать низкие концентрации азотсодержащих веществ в среде. Оценку общего уровня транскрипции у *P. minimum* под влиянием различных соединений азота проводили методом включения меченого ^3H -уридина в РНК.

Анализ проведенных измерений показал, что добавление аммония, мочевины, глицина и их сочетаний в различных концентрациях в качестве дополнительных источников азота к культивируемым клеткам, растущим на нитрате, приводит к изменению уровня синтеза РНК по сравнению с контролем. На уровень синтеза РНК оказывали влияние как тип, так и концентрация азотсодержащих веществ в среде. Интенсивность синтеза РНК увеличивалась в 1,1-2,87 раз при добавлении нитрата, аммония, мочевины или глицина в концентрации 100 мкМ и в 1,45-4,89 раз при добавлении этих веществ в концентрации 200 мкМ. При этом добавление мочевины и аммония в концентрации 100 мкМ приводило к увеличению уровня синтеза РНК в 2,73 и 2,46 раз соответственно, в то время как при повышении концентрации этих субстратов до 200 мкМ уровень синтеза РНК увеличивался только в 1,85 и 1,57 раз соответственно. Самые высокие уровни синтеза РНК (в 4,89 раза) были отмечены в экспери-

менте с добавлением комбинации аммония и мочевины в концентрации 200 мкМ (по азоту). Поскольку добавление различных источников азота и их смесей к культуре динофлагеллят приводило к изменению уровня синтеза РНК, мы предположили, что это увеличение может быть связано с активизацией экспрессии генов, вовлеченных в азотный метаболизм. Культуры, растущие на мочеvine или нитрате, представляли наибольший интерес для исследования экспрессии генов транспортеров мочевины *dur3* и нитрата *nrt2.1*. Транскрипты интересующих нас генов были идентифицированы в неаннотированной транскриптомной базе MMETSP [<http://marinemicroeukaryotes.org/resources>]. При конструировании праймеров учитывали возможную экзон-интронную структуру генов динофлагеллят и расположение последовательностей, маркирующих сайты сплайсинга [Mendez et al., 2015]. Последующая амплификация и секвенирование продуктов ПЦР показали, что полученные фрагменты генов идентичны последовательностям, представленным в транскриптоме, поэтому мы использовали эти праймеры для проведения дальнейшего анализа экспрессии генов методом РТ-ПЦР. Анализ методом РТ-ПЦР выявил отличия в экспрессии генов транспортеров *dur3* и *nrt2.1* в зависимости от используемых источников азота (нитрат, аммоний, мочевина и смесь мочевины и аммония). Значимость различий оценивали при помощи двустороннего t-теста ($p < 0,05$). У клеток, растущих на среде с добавлением аммония, уровни экспрессии *nrt2.1* и *dur3* были, соответственно, в 2,0 и 2,7 раз меньше по сравнению с контролем. Для транспортера мочевины *dur3* мы показали низкий уровень экспрессии при добавлении мочевины или смеси мочевины и аммония (в 1,6 и 1,9 раз, соответственно, ниже по сравнению с контролем). Уровень экспрессии гена транспортера нитрата *nrt2.1* у клеток, культивируемых с добавлением мочевины или смеси мочевины и аммония, не изменялся по сравнению с контролем.

Мы также показали, что изменение уровня синтеза РНК и экспрессии генов транспортеров сопровождалось изменением морфологических параметров клеток, выращенных в среде с низкой концентрацией азота при добавлении различных азотсодержащих веществ. Статистический анализ морфологии клеток, проведенный при помощи метода главных компонент, выявил взаимосвязь между изменениями формы и размеров исследуемых клеток и используемого азотсодержащего субстрата. Всего было проанализировано 1197 клеток по 10 переменным признакам. Анализ связей различных переменных позволил выделить 3 главные компоненты, объясняющие 85,8 % общей вариабельности клеток. В ходе анализа удалось выявить различные кластеры клеточных популяций. С помощью теста Уилкса было показано, что распределение клеток по кластерам коррелировало только с типом используемого азотсодержащего субстрата. В проведенном нами исследовании показано, что различные типы азотсодержащих веществ по-разному влияют на общий уровень синтеза РНК, экспрессию генов транспортеров нитрата *nrt2.1* и мочевины *dur3* и морфологию клеток. Мы считаем, что эти параметры могут служить биомаркерами эвтрофикации в морской экосистеме. Изучение механизмов регуляции азотного метаболизма динофлагеллят позволяет расширить понимание влияния содержания азота в морской воде на динамику и распространение морского фитопланктона.

Работа частично поддержана грантом РНФ, проект 16-14-10116.

Библиографические ссылки

Burkholder J. M., Dickey D. A., Kinder C. A., Reed R. E., Mallin M. A., McIver M. R., Cahoon L. B., Melia G., Brownie C., Smith J., Deamer N., Springer J., Glasgow Jr. H., Toms D. Comprehensive trend analysis of nutrients and related variables in a large eutrophic estuary: a decadal study of anthropogenic and climatic influences // *Limnol. Oceanogr.* 2006. Vol. 51. P. 463-487.

Falkowski P. G. Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean // *Nature*. 1997. Vol. 387. P. 272-275.

Glibert P. M., Seitzinger S., Heil C. A., Burkholder J. M., Parrow M. W., Codispoti L. A., Kelly V. The role of eutrophication in the global proliferation of harmful algal blooms // *Oceanography*. 2005. Vol. 18. P. 198-209.

Jauzein C., Loureiro S., Garces E., Collos Y. Interactions between ammonium and urea uptake by five strains of *Alexandrium catenella* (Dinophyceae) in culture // *Aquat. Microb. Ecol.* 2008. Vol. 53. P. 271-280.

Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I., Schubert H., Voss M. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // *Front. Microbiol.* 2016. Vol. 7. P. 1-14.

Mendez G. S., Delwiche C. F., Apt K. B., Lippmeier J. C. Dinoflagellate Gene Structure and Intron Splice Sites in a Genomic Tandem Array // *J. Eukar. Microbiol.* 2015. Vol. 62. P. 679-687.

Ou L., Lundgren V., Lu S., Granéli E. The effect of riverine dissolved organic matter and other nitrogen forms on the growth and physiology of the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller // *J. Sea Res.* 2014. Vol. 85. P. 499-507.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // *Harmful Algae.* 2016. Vol. 59. P. 100-111.

УДК 57.041

И. А. Поздняков

(Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)

pozdneyakov@incras.ru

РОЛЬ ИОННЫХ КАНАЛОВ В ЭКСЦИСТИРОВАНИИ ПЛАНКТОННЫХ ДИНОФЛАГЕЛЛЯТ

Проблема все учащающихся вредоносных цветений [Glibert et al., 2006] и инвазий [Telesh et al., 2016] планктонных динофлагеллят хорошо известна. Образование покоящихся стадий (цист) – важный механизм адаптации этих организмов к неблагоприятным условиям среды. Считается, что выход динофлагеллят из состояния покоящихся цист может являться одной из стадий развития цветения. Для многих видов динофлагеллят показана способность формировать не только покоящиеся, но и временные цисты. В этом случае клетки пребывают в неактивном состоянии несколько часов [Околотков, 2011]. В обоих случаях выход клетки из инцистированного состояния сопряжен со своеобразной линькой – экдизисом, в результате которой происходит сбрасывание старых клеточных покровов, включая плазматическую мембрану, и преобразование внутренних мембран кортексальных везикул (альвеол) в новую плазмалемму [Pozdnyakov, Skarlato, 2012]. Показано, что этот процесс может быть ответом на различные стрессовые факторы: как химические [Pozdnyakov et al., 2014], так и механические [Бердиева и др., 2016]. В свете общности процессов, в настоящей работе стресс-индуцированный экдизис рассматривается как модель эксцистирования клеток динофлагеллят.

На сегодняшний день молекулярные механизмы, лежащие в основе экдизиса динофлагеллят, практически не изучены. Экдизис является довольно активным процессом, сопряженным с подвижностью эксцистирующей клетки. В связи с этим можно предположить, что в данном процессе принимают участие ионные каналы, играющие важную роль в подвижности всех эукариотных клеток.

Ранее в ходе анализа транскриптомных баз данных динофлагеллят нами было показано, что эти организмы обладают всеми основными группами ионных каналов из суперсумейства потенциал-управляемых катионных каналов. Среди них: 1) потенциал-управляемые калиевые каналы (K_v); 2) калиевые каналы входящего выпрямления (K_{ir}); 3) двухпоровые калиевые каналы (K_{2p}); 4) кальций-активируемые калиевые каналы (K_{Ca}); 5) калиевые каналы, активируемые циклическими нуклеотидами (EAG); 6) катионные каналы, активируемые циклическими нуклеотидами (HCN/CNG); 7) каналы TRP; 8) двухпоровые кальциевые каналы (TRP); 9) потенциал-управляемые протонные каналы (H_v) и 10) четырехдоменные катионные каналы [Поздняков, Скарлато, 2015; Поздняков, 2016]. Особенно пристально с помощью методов

биоинформатики было исследовано филогенетическое и структурно-функциональное разнообразие четырехдоменных катионных каналов [Поздняков, Скарлато, 2016; Pozdnyakov et al., 2018]. Таким образом, в ходе предыдущих исследований нам удалось показать, что динофлагеллы обладают высоким разнообразием катионных каналов, включая каналы, предположительно способные проводить ионы Na^+ , K^+ , Ca^{2+} и H^+ .

В данной работе была исследована роль ионов Na^+ , K^+ , и Ca^{2+} в экдизисе динофлагеллят *Prorocentrum minimum*. Показано, что замена наружной среды на среду без Na^+ и K^+ не имело статистически значимого эффекта на уровень стресс-индуцированного экдизиса в культуре. В то же время, замена наружной среды на среду без Ca^{2+} приводила к существенному снижению уровня экдизиса в культуре (3 % по сравнению с 30 % в контроле). Таким образом, что в процесс экдизиса могут быть вовлечены кальциевые каналы. Это могут быть как каналы плазматической мембраны, такие как TRP, TPC и четырехдоменные каналы, так и кальциевые каналы внутриклеточных депо кальция. Для проверки участия в этом процессе каналов кальциевых депо были проведены эксперименты с аппликацией блокатора кальцевой АТФазы эндоплазматического ретикулума (SERCA) – тапсигаргина. Показано, что добавление тапсигаргина может быть фактором, способствующим экдизису.

Кроме того, нами было продемонстрировано, что воздействие актин-деполимеризующих агентов, таких как латрункулин, также практически полностью подавляет экдизис *P. minimum* [Berdieva et al., 2018], и была выдвинута гипотеза о том, что нарушение полимеризации актина супрессирует выход кальция из внутриклеточных депо у этих организмов.

Работа проведена при финансовой поддержке РНФ, проект № 16-14-10116.

Библиографические ссылки

Бердиева М. А., Скарлато С. О., Матанцева О. В., Поздняков И. А. Влияние механического воздействия на ультраструктуру клеточных покровов динофлагеллят *Prorocentrum minimum* // Цитология. 2016. Т. 58, № 10. С. 792-798.

Околюков Ю. Б. Dinoflagellata // Протисты: Руководство по зоологии. СПб.-М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. Ч. 3. С. 7-94.

Поздняков И. А. Катионные каналы динофлагеллят: выявление разнообразия и разработка экспериментального подхода для исследования функциональной активности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 2016. 24 с.

Поздняков И. А., Скарлато С. О. Анализ транскриптома динофлагеллят *Prorocentrum minimum*: идентификация представителей суперсемейства потенциал-управляемых катионных каналов // Цитология. 2015. Т. 57. № 7. С. 533-543.

Поздняков И. А., Скарлато С. О. Структурно-функциональные детерминанты четырехдоменных потенциалуправляемых катионных каналов динофлагеллят. Биоинформатический анализ // Цитология. 2016. Т. 58, № 11. С. 883-890.

Berdieva M., Pozdnyakov I., Matantseva O., Knyazev N., Skarlato S. Actin as a cytoskeletal basis for cell architecture and a protein essential for ecdysis in *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae, Prorocentrales) // Phycological Research. 2018. DOI: 10.1111/pre.12214.

Glibert P. M., Burkholder J. M. The complex relationships between increases in fertilization of the earth, coastal eutrophication and proliferation of harmful algal blooms // Ecology of Harmful Algae. Springer, Berlin, Heidelberg, 2006. P. 341-354.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Negulyaev Y., Skarlato S. Obtaining spheroplasts of armored dinoflagellates and first single-channel recordings of their ion channels using patch-clamping // Marine Drugs. 2014. № 12. P. 4743-4755.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Skarlato S. Diversity and evolution of four-domain voltage-gated cation channels of eukaryotes and their ancestral functional determinants // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. P. 3539. DOI: 10.1038/s41598-018-21897-7.

Pozdnyakov I., Skarlato S. Dinoflagellate amphiesma at different stages of the life cycle // Protistology. 2012. Vol. 7, № 2. P. 108-115.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. Vol. 59. P. 100-111.

Ю. Ю. Полунина¹, В. А. Кречик², В. Т. Пака³
(Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия)
jul_polunina@mail.ru, myemail.gav@gmail.com, vpaka@mail.ru

ЗООПЛАНКТОН В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЧИВОСТИ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОД ЮЖНОЙ И ЦЕНТРАЛЬНОЙ БАЛТИКИ В 2016 г.

Балтийское море, испытывающее постоянную антропогенную нагрузку, характеризуется изменчивыми гидрологическими показателями, нерегулярными затоками североморских вод, что существенно сказывается на биоте. Сведения о зоопланктоне даже одного года оказываются полезными и для оценки современного состояния, и для анализа долговременных изменений зоопланктонных сообществ и всей экосистемы. Цель работы – выявить особенности структуры и распределения зоопланктона с учетом гидрологических показателей 2016 г.

Материалы по гидрофизике и мезозоопланктону отобраны в рейсе № 32 НИС «АКАДЕМИК НИКОЛАЙ СТРАХОВ» в период 02.08-16.09.2016 г. в Южной и Центральной Балтике, включая Борнхольмский, Гданьский и Готландский бассейны на глубинах от 55 до 208 м. Горизонты отбора проб зоопланктона на каждой станции выбирали после зондирования STD-зондами с привязкой к положению сезонного термоклина и перманентного галоклина. Планктонной сетью WP-2 (Ø=56 см, ячея 100 мкм) облавливали весь столб воды от поверхности до дна (тотальный лов), и слои воды: от сезонного термоклина до поверхности; от галоклина до поверхности. Камеральную и статистическую обработку проб проводили по общепринятым методикам [Методические рекомендации ..., 1984], расчет биомасс – по зависимости массы от длины тела организмов [Recommendations on methods ..., 1985; Виноградов, Шушкина, 1987]. Зоопланктон отобран на 15 станциях. Для оценки гидрологической ситуации в районе работ по натурным данным был выполнен расчет характеристик основных элементов стратификации по методике [Белкин, 1991].

В исследуемых акваториях наблюдался верхний квазиоднородный слой (ВКС). В условиях изменяющейся погоды толщина ВКС изменялась в сравнительно широких пределах – от 12 до 22 м, а температура – от 17,1 до 19,7 °С. Ниже располагался слой с большим градиентом температуры (термоклин), толщиной, приблизительно равной слою ВКС, под ним – слабо стратифицированный холодный промежуточный слой (ХПС) мощностью от 19 до 34 м. Его температура варьировала от бассейна к бассейну в пределах 4,9-6,3 °С. Во всех этих трех слоях, отличающихся температурной стратификацией, соленость варьировала незначительно. Естественной нижней границей ХПС, формирующегося в условиях осенне-зимнего выхолаживания и конвективного перемешивания, является галоклин, или слой соленостного скачка, создающего скачок плотности, который и определяет предельную глубину конвективного перемешивания, а вместе с ним и аэрации. Повсеместно, кроме Бонхольмской впадины, галоклин наблюдался на глубинах 57-62 м, а в Борнхольмской впадине он располагался значительно выше, на глубине около 38 м, что объясняется более или менее постоянной поступлением во впадину умеренных и слабых затоков соленой воды. Отток соленой воды из впадины лимитируется Слупским порогом. Слой соленой воды под галоклином имел границы, меняющиеся в зависимости от рельефа дна и глубины галоклина в каждом бассейне в пределах от 8 до 21 м, а соленость в нем изменялась от 13,2 епс (единицы практической солености, PSU) до максимального значения 18,5 епс. Температура в слое соленой воды, имеющем адвективную природу, определялась перемешиванием старых и вновь поступающих вод затоков и не зависела ни от сезонных, ни от погодных изменений на поверхности. В период наблюдений она менялась в пределах 5,9-7,2 °С.

Зоопланктон был представлен 18 видами и таксономическими группами более высокого ранга, из которых Rotifera – 2, Cladocera – 6, Copepoda – 10, оболочник *Fritillaria borealis*. В меропланктоне были многочисленны личинки Bivalvia, в незначительном количестве на некоторых станциях отмечены личинки Polychaeta, Gastropoda, Cirripedia, Decapoda и икра рыб.

Число видов зоопланктона на разных участках акватории изменялось от 10 до 20. Наиболее разнообразна была группа веслоногих ракообразных (5-10 видов на станции). Кладоцеры были представлены 6 видами. Четыре вида, типичные обитатели Балтики, отмечены на всех станциях, а два вида понто-каспийских кладоцер – *Cercopagis pengoi* и *Evadne anonyx* встречены только в Готландском бассейне. Популяции кладоцер-вселенцев активно размножались партеногенетически, у церкопагиса было отмечено половое поколение (самцы и гамогенетические самки с яйцами).

Вид, маркер североморских вод *Oithona similis* и его копеподиты был отмечен в придонных водах Борнхольмского и Гданьского бассейна, в Готландском бассейне присутствовал только на одной станции, где глубина превышала 200 м.

Наиболее разнообразен зоопланктон в Готландском бассейне – здесь отмечено максимальное число видов 17-20. В эту впадину соленая вода идет самым длинным путем, непрерывно теряя свою соленость вследствие гидродинамического взаимодействия с вышерасположенным распресненным ХПС, а на больших глубинах – с проникающими туда изопикническими интрузиями воды с меньшей, чем в придонном слое, соленостью. Только в Готландском бассейне был отмечен самый крупный вид калянид Балтики – *Limnocalanus grimaldii grimaldii* (Guerne, 1886).

Основу зоопланктона по численности во всех слоях составляли мелкоразмерные организмы – кладоцера *Eubosmina maritima* (29-60 %), науплиальные и копеподитные стадии (22-38 %).

Доля *Eubosmina maritima* была максимальной в поверхностном слое до термоклина (до 60 %). Доля *Temora longicornis* в общей численности зоопланктона изменялась в разных слоях незначительно (7,2-13,0 %). Среди видов акарций наиболее многочисленной была *Acartia longiremis*, однако доля всех видов *Acartia* spp. в общей численности зоопланктона составляла от 3,4 % в поверхностном слое до 10,4 % в столбе воды. Доля *Centropages hamatus* в столбе воды составила 5 %, а в поверхностном слое всего 3 %. Доля *Pseudocalanus elongatus* была крайне низка и не превышала в среднем 1,5 % от общей численности в столбе воды.

В Готландском бассейне существенно возросла доля *Eurytemora affinis* в общей численности зоопланктона – до 5,2 %, в то время как в других районах Балтики доля этого вида была менее 0,2 %.

Количественное развитие массовых видов копепод в зоопланктоне Балтики (*T. longicornis*, *Ac. longiremis*, *C. hamatus*) в разных горизонтах отличалось. Наиболее высокие численности этих видов отмечены в слоях между ВКС и галоклином, где температура воды в среднем ниже, чем в теплом ВКС. *P. elongatus* был, в основном, отмечен под галоклином. Выше галоклина вид встречался редко, преимущественно его копеподитные стадии, и в целом, доля этого вида составляла 0,3 % от общей численности.

В целом, вертикальное распределение отдельных видов зоопланктона зависело от температуры и солености воды. Так, теплолюбивые эвригалинные виды *A. tonsa*, *E. maritima* более многочисленны в ВКС. Холодноводный, обитающий в соленых водах *P. elongatus* здесь отсутствует, его численность возрастает под галоклином.

Общая численность и биомасса зоопланктона в столбе воды изменялась в широких пределах: от 7 до 72 тыс. экз./м³ и от 96 до 808 мг/м³, соответственно. В Южной Балтике численность и биомасса зоопланктона в среднем была выше почти в два раза, чем в Центральной Балтике.

Таким образом, встречаемость и распределение отдельных видов зоопланктона в разных районах Балтики обусловлено соленостными и температурными условиями. В более опресненной Центральной Балтике (где поверхностная соленость составляла около 6,7 епс) видовое разнообразие зоопланктона выше, в то же время общая численность зоопланктона ниже. В Борнхольмском и Гданьском бассейнах, при солености вод 7,2-7,6 епс, разнообразие животного планктона было ниже, а количественные показатели выше. Вертикальное распределение зоопланктона достаточно типично для морей умеренной зоны – максимальная числен-

ность животного планктона отмечена в верхнем квазиоднородном слое. Распределение отдельных видов по вертикали обусловлено их экофизиологическими особенностями: тепловодные виды преобладали в прогретом ВКС, в то время как холодноводные стеногалинные (*P. elongatus*, *O. similis*) – в слое ниже галоклина.

Библиографические ссылки

Белкин И. М. Морфолого-статистический анализ стратификации океана. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 130 с.

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. М.: Наука, 1987. 240 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция / Под ред. А. А. Салазкина, М. Б. Ивановой, В. А. Огородниковой. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.

Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Mesozooplankton biomass assessment. The Baltic marine biologists / Ed. by L. Hernroth // Publication. Working Group 14. 1985. № 10. 26 p.

УДК 574.583

Н. В. Полякова, А. В. Кучерявый, А. О. Звездин
(Институт проблем экологии и эволюции
им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия)
nvpnataly@yandex.ru

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В СОСТАВЕ ЗООПЛАНКТОНА РЕК ЧЁРНАЯ, СЕРЕБРИСТАЯ И КАМЕНКА (ЛЕНИНГРАДСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Малые равнинные реки – одни из наиболее многочисленных водных объектов на территории европейской части России. Несмотря на это, исследования на них носят чаще всего случайный, разовый характер, особенно это касается сообществ зоопланктона. Если существуют отдельные исследования зообентоса, перифитона и фитопланктона малых рек, то зоопланктон обычно даже не упоминается. Считается, что в малых реках с выраженным течением зоопланктонных сообществ не формируется, организмы попадают в реку случайно, за счёт дрифта из стоячих водоёмов и сносятся течением. Тем не менее, показано, что малые равнинные реки крайне неоднородные системы, отдельные участки которых могут иметь различные гидрологические характеристики, часто благоприятные для развития планктонных коловраток и ракообразных [Крылов, 2005]. При этом зоопланктон может играть существенную роль, как важное звено трофической цепи и кормовой объект для многих водных животных – беспозвоночных и рыб. В рамках работ по изучению популяций речной миноги *Lampetra fluviatilis* в реках Ленинградской области было показано участие организмов зоопланктона в питании её личинок (пескороек). В связи с этим возникла необходимость описания структуры сообществ зоопланктона данных водотоков. В Ленинградской области подробные исследования зоопланктона активно проводились только на стоячих водоёмах, в первую очередь системах озёр Карельского перешейка. Данных по зоопланктону малых рек либо нет совсем, либо они отрывочны.

Материал собран в апреле-октябре 2017 г. на трёх реках Ленинградской области: Чёрная, Серебристая (Выборгский р-н) и Каменка (Лужский р-н). Дополнительно использованы материалы, предоставленные Е. Н. Черновой и А. И. Старковым (СПбГУ) и собственные данные, полученные летом 2016 г. и 2017 г. на р. Чёрная в других точках, а так же впадающих в неё реках Рощинка и Гладышевка.

Исследованные водотоки различались по своим гидрологическим характеристикам.

Река Чёрная: в месте взятия проб (60°13'15.74" с.ш., 29°30'56.26" в.д в 6 км от места впадения в Финский залив Балтийского моря) ширина реки составляет 15-20 м при глубинах 0,5 до 2,5 м. Скорость течения реки в открытой части 0,75 м/с, на перекатах достигает 1,5 м/с, у берега 0,36 м/с. Пробы отобраны в конце апреля, начале июня, конце июля и конце октября.

Река Серебристая: в месте взятия проб (60°24'47" с.ш., 29°21'40" в.д. в районе пос. Заходское, в 14 км от впадения в р. Великая) имеет ширину 2-4 м, глубина преимущественно 0,2-0,4 м, местами до 0,7 м. Скорость течения в среднем 0,3 м/с. Пробы отобраны в июне, июле и октябре.

Река Каменка: в месте взятия проб (58°87'82" с.ш., 29°81'62" в.д. в 0,5 км от впадения в р. Луга) имеет ширину 3-5 м, глубину 0,3-1,5 м. Пробы взяты в начале июня и конце октября.

Пробы зоопланктона брали путём фильтрации 100 л воды через планктонный конус, газ № 70. Поскольку наибольший интерес представляли коловратки, как возможный объект питания пескороек, параллельно отбирали 1 л воды, который в дальнейшем отстаивали и сгущали для получения пробы осадочного зоопланктона. Последний способ рекомендован для избегания потерь мелких форм при фильтрации через газ [Телеш, 1986]. Пробы фиксировали 4 %-ным раствором формалина, дальнейшая обработка проведена по стандартной методике.

В результате в составе зоопланктона отмечено 23 таксона планктонных коловраток и ракообразных (таблица). Это массовые формы, типичные для водоёмов Северо-Запада, в т. ч. для зоопланктона рек [Григорьев, 1965; Крылов, 2005].

Таблица – Список таксонов и их встречаемость в реках

Таксон	Река Каменка	Река Серебристая	Река Чёрная
Rotifera			
Bdelloidea gen. sp.			+
<i>Conochilus unicornis</i>			+
<i>Euchlanis dilatata</i>		+	+
<i>Kellicotia longispina</i>		+	+
<i>Keratella cochlearis</i>			+
<i>Keratella quadrata</i>		+	+
<i>Lecane</i> sp.			+
<i>Polyartra</i> sp.			+
<i>Synchaeta</i> sp.			+
Cladocera			
<i>Acroperus harpae</i>		+	
<i>Alona</i> sp.		+	+
<i>Alonella</i> sp.			+
<i>Eubosmina coregoni</i>			+
<i>Ceriodaphnia megops</i>	+		
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+
<i>Daphnia cristata</i>	+		+
<i>Ilyocryptus sordidus</i>			+
<i>Polyphemus pediculus</i>	+		
Copepoda			
<i>Eucyclops serrulatus</i>	+		
<i>Megacyclops viridis</i>			+
<i>Cyclops abyssorum</i>			+
<i>Mesocyclops leucartii</i>	+		+
<i>Microcyclops varicans</i>	+	+	+
Cyclopoidae copepoditii	+	+	+
Nauplii Copepoda			+

В р. Серебристая зоопланктон практически отсутствует, что естественно для мелкой реки с быстрым течением. Все отмеченные организмы были встречены единично – в июне три вида Rotifera и молодь Copepoda, в июле и октябре – три вида Cladocera. Общая численность не превышала 50 экз./м³. В р. Каменка сообщество зоопланктона развито очень слабо, общая численность низкая, не превышала 460 экз./м³. Всего отмечено три вида Copepoda и четыре Cladocera. Причём состав в июне и октябре практически не отличался – преобладали *Chydorus sphaericus* (150 экз./м³) и молодь Copepoda (200 и 100 экз./м³). Остальные таксоны отмечены единично, коловратки отсутствовали.

Наибольший интерес представляет р. Чёрная, поскольку именно здесь в начале лета отмечена высокая встречаемость планктонных коловраток в пищевом комке пескороек. Всего в реке обнаружено 16 видов зоопланктона, из них 9 – Rotifera, 6 – Cladocera, 4 – Copepoda. Обилие зоопланктона в течение сезона сильно колебалась. Так в апреле отмечена высокая численность старших копепоидитных стадий веслоногих ракообразных (19 тыс. экз./м³) при единичной представленности прочих. В начале июня, за счёт массового развития коловраток *Kellicotia longispina*, *Keratella cochlearis*, *Keratella quadrata*, *Polyartra* sp. численность достигала в отдельных пробах 69-900 тыс. экз./м³. Так же высокого количественного развития достигали *Conochilus unicornis* и *Synchaeta* sp., в придонных слоях *Bdelloidea* gen. sp. Ракообразные в этот период представлены единичными экземплярами. Необходимо отметить, что численность мелких форм коловраток в пробах взятых разными способами имела порядковые различия. Особенно это касалось *K. quadrata*, *K. cochlearis* и *Polyartra* sp. Последняя в пробе, полученной фильтрацией 100 л через газ вообще отсутствовала, тогда как в осадочной пробе её численность составляла 80 тыс. экз./м³. *K. cochlearis* в первом случае было 2 тыс. экз./м³, в осадочной – 700 тыс. экз./м³. Для *K. longispina* разница не столь велика, а *C. unicornis* вообще присутствовал только в пробе, профильтрованной через газ. Таким образом, при проведении подобных работ для точного учёта всех форм, представленных в планктоне, необходимо отбирать пробы параллельно как осадочным методом, так и фильтрацией большого объёма воды через газ.

Летом (июль, начало августа) численность зоопланктона в целом не превышала 2000 экз./м³. В июле коловратки уже полностью отсутствуют, преобладают ювенильные стадии Copepoda, взрослые *Acanthocyclops* sp., а так же *Bosmina longispina* и *Daphnia cristata*. В октябре зоопланктон в реке практически отсутствует.

Аналогичная ситуация показана и на других станциях р. Чёрная и впадающих в неё Гладышевки и Рощинке, расположенных на территории Гладышевского заказника в течение лета 2016 г. и 2017 г. В начале июня основу сообщества составляли коловратки, кроме вышеперечисленных видов в июне 2017 г. отмечена массовая вспышка численности *Asplanchna priodonta* и *Brachionus calycifloris*. В конце июля - начале августа, показатели обилия низкие и основной вклад в них вносят ветвистоусые ракообразные – в основном представители семейства Chydoridae и *Simocephalus vetulus*.

Таким образом, показано, что зоопланктон в изученных реках развит слабо, что типично для водоёмов подобного типа. Ниже приведён список встреченных организмов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант 14-14-01171п.

Библиографические ссылки

Григорьев С. В. Озёра и реки Карелии и их особенности / Фауна озёр Карелии. М.-Л.: Наука, 1965. С. 21-41.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005. 264 с.

Телеш И. В. Сравнительная эффективность методов количественного учета планктонных коловраток // Гидробиологический журн. 1986. Т. 22, № 4. С. 99-102.

Н. В. Полякова¹, А. С. Демчук^{1, 2}, М. В. Иванов¹,
Т. С. Иванова¹, Д. Л. Лайус¹

¹Санкт-Петербургский государственный университет,
Санкт-Петербург, Россия;

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия;
nvpnataly@yandex.ru

ВЛИЯНИЕ ПРИЛИВНО-ОТЛИВНЫХ ЦИКЛОВ НА СООБЩЕСТВО ПРИБРЕЖНОГО ЗООПЛАНКТОНА КАНДАЛАКШСКОГО ЗАЛИВА БЕЛОГО МОРЯ

Зоопланктон Белого моря является объектом постоянного внимания исследователей на протяжении последних десятилетий. Несмотря на это, прибрежные сообщества часто оказываются вне зоны внимания, поскольку основной акцент делается на изучении зоопланктона открытых акваторий. При этом, побережье Белого моря местами значительно изрезано, образуя акватории разной степени изоляции. Летом здесь формируются зоопланктонные сообщества, состоящие, в основном, из форм хорошо приспособленных к повышенной температуре, небольшим глубинам и опреснению. Известно, что, зоопланктон является важным звеном трофической цепи и служит объектом питания для многих водных животных, в частности рыб. Многолетние исследования трёхиглой колюшки, наиболее многочисленной в настоящее время рыбы Белого моря показали, что основу рациона мальков в большой степени, составляют планктонные ракообразные. У взрослых зоопланктон играет в питании меньшую роль.

В связи с этим на УНБ «Беломорская» Санкт-Петербургского Государственного университета с 2011 г. проводятся исследования зоопланктона на местах нереста трёхиглой колюшки. За период наблюдений всего отмечено 28 видов зоопланктона. Основные таксоны представлены ракообразными отрядов Copepoda (представители подотрядов Cyclopoida, Harpacticoida, Calanoida) и Cladocera; личинками моллюсков классов Gastropoda, Bivalvia, и личинками полихет [Полякова и др., 2017]. Преобладающей группой являются Copepoda, часто составляя до 90-100 % от общей численности. Так, на всех станциях в массе отмечены взрослые и ювенильные *Oithona similis* Claus, 1866, *Centropages hamatus* (Lilljeborg, 1853), *Acartia longiremis* (Lilljeborg, 1853), *Temora longicornis* (Müller O. F., 1785), *Microsetella norvegica* (Boeck, 1865), *Evadne nordmanni* Lovén, 1836, *Podon leucartii* (Sars G. O., 1862). Все указанные виды являются типичными для зоопланктона Белого моря и описаны в литературе, как массовые формы [Кособокова, Перцова, 2012].

Поскольку Белое море характеризуется высокой приливно-отливной активностью в отдельных участках, очевидна важность изучения закономерностей формирования биоты литоральной и сублиторальной зоны, включая зоопланктон. По нашим наблюдениям, летом в открытых прибойных участках литорали зоопланктон практически отсутствует, что связано с высокой гидродинамической активностью. В закрытых губах высока численность летних теплолюбивых форм зоопланктона. В сильно изолированных водоёмах типа литоральных ванн могут развиваться специфические сообщества зоопланктона, обычно с ярко выраженным доминированием того или иного вида.

Для оценки влияния приливно-отливного цикла были проведены суточные наблюдения. Основным местом проведения работ была губа Сельдяная Кандалакшского залива недалеко от мыса Картеш. Это небольшая мелководная губа треугольной формы с широким входом и плотными зарослями *Zostera marina*. Здесь, как правило, наблюдается максимальная, по сравнению с остальными нерестилищами в районе исследования, плотность колюшки. Распреснение практически отсутствует. Приливно-отливная динамика выражена хорошо, амплитуда может составлять до 2,5 м.

Материал собран в июле-августе 2013 г., в августе 2015 г. и 2016 г. Необходимо отметить, что все эти три года резко отличались по температурному режиму летних месяцев. Так, по сравнению с 2013 г., лето 2015 г. было аномально холодным и дождливым, что повлекло за собой, в т. ч. сильное распреснение поверхностного слоя моря и мелководных прибрежных участков. 2016 г. отличался очень ранней и тёплой весной, что стало причиной сдвига жизненных циклов водных организмов.

В 2013 г. зоопланктон отбирали на трёх станциях: в куту губы, в зарослях *Z. marina* и на выходе из губы в течение суток через каждые три часа. С середины июля по конец августа было проведено три таких съёмки. В 2015-2016 гг. сбор материала проводили в одной точке – примерной границы zostеры и свободной воды, так же каждые три часа в течение суток. Пробы взяты путем фильтрации 30-100 л литров воды через планктонную сеть (газ № 70). Фиксировали 4 %-ным раствором формалина. Обработку и определение проводили по стандартной методике.

В 2013 г. общая численность зоопланктона колебалась от 3,5 до 60,5 тыс. экз./м³. Ход суточной динамики определялся колебаниями численности отдельных видов. В кутовой части, например, флуктуации общей численности были невелики – от 13-36 тыс. экз./м³. При этом, в малую воду здесь отмечено резкое увеличение численности *C. hamatus* до 7-9 тыс. экз./м³, тогда как в большую и среднюю воду его численность не превышает 0,2-0,3 тыс. экз./м³, составляя менее 10 % от общей. Этим можно объяснить значительное увеличение биомассы зоопланктона этого участка губы в малую воду – выше 800 мг/м³, при том, что в остальные фазы она обычно не превышает 200 мг/м³. *T. longicornis*, наоборот, значительно увеличивает своё присутствие в куту в фазу большой воды. Необходимо отметить, что сбор проб проводили в период высокой плотностью мальков колюшки, которая активно выедает отдельные виды, в частности *T. longicornis*, тогда как *C. hamatus* не является кормовым объектом для колюшки. Возможно, этим объясняются высокие показатели обилия этого вида в малую воду и в кутовой части губы.

В целом, можно отметить, что в малую воду зоопланктон присутствует в открытой части губы около выхода, в кутовой части (сильно смещённой в малую воду к открытому морю) из-за очень небольшой глубины (порядка 30-50 см) организмы планктона отмечены единично. Над зарослями zostеры, где слой свободной воды в отлив отсутствует, зоопланктон представлен единичными особями. В связи с этим, в последующие годы сбор проб проводили только на одной станции. Здесь необходимо снова отметить возможность сильного пресса со стороны молоди колюшки, которая выедает оставшийся на отливе кормовой планктон, но игнорирует некормовые объекты, в первую очередь *C. hamatus*. Напротив, в фазы средней и большой воды с приливной волной зоопланктон заносится в губу, где глубина уже оказывается достаточной для нормального существования планктонных организмов и их численность достигает максимальных величин.

Наблюдения 2015 г. и 2016 г. в целом, подтвердили результаты 2013 г. Но ввиду аномальности температур в оба эти года, сопоставить результаты оказалось затруднительно из-за различий в видовом составе сообществ. Из-за низких температур в 2015 г. теплолюбивая *T. longicornis* практически отсутствовала на всех станциях, где собирали зоопланктон, включая губу Сельдяную. Также очень низкими показателями обилия характеризовался *C. hamatus*, в связи с чем не представляется возможным показать его динамику в зависимости от фазы цикла. Преобладающими формами в этот года были *O. similis* и *M. norvegica*, достигающие максимального обилия в большую воду. С другой стороны, в конце августа 2016 г., когда суточные изменения уровня освещённости становятся значительными, было отмечено, что численность *M. norvegica* в отлив на порядок превышает этот же показатель во время прилива. Возможно, тут накладываются суточные ритмы, от которых зависят вертикальные миграции конкретных видов.

В конце августа 2015 г. и 2016 г. параллельно проведены суточные наблюдения за зоопланктоном в лагуне Колюшковая, находящейся в пр. Сухая Салма. Это практически изолированный водоём, связанный с морем узким проливом, в котором влияние прилива очень не-

значительно. Здесь доминирующей формой является *A. longiremis*, существенных колебаний численности которой течение суток не зарегистрировано. Тогда как ряд других видов, к примеру *O. similis* и *T. longicornis*, отмечены в пробах только при фазе большой воды, явно заносятся в лагуну приливным течением. К следующему приливу численность *T. longicornis* в пробах падает до нуля, что, возможно, связано с выеданием её мальками колюшки.

Данная работа поддержана грантом РФФИ №18-04-01052 А «Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* как связующее звено между сообществами открытого моря и прибрежья Белого моря». Также авторы выражают благодарность администрации УНБ СПбГУ «Беломорская» за возможность проведения научной работы на Белом море.

Библиографические ссылки

Кособокова К. Н., Перцова Н. М. Зоопланктон Белого моря: структура, динамика, экология. Монография Система Белого моря. Водная толща и взаимодействующие с ней атмосфера, криосфера, речной сток и биосфера. М.: Научный Мир, 2012. С. 784.

Полякова Н. В., Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Лайус Д. Л. Сообщества зоопланктона прибрежных беломорских местообитаний с разной степенью изоляции // Тезисы докл. Международн. конф. / Живая природа Арктики: сохранение биоразнообразия, оценка состояния экосистем. Москва, 2017. С. 218-220.

УДК 574.583:574.9+574.523

О. А. Рылькова, В. С. Муханов, Е. Г. Сахонь
(Институт морских биологических исследований
им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия)
olga.rylkova@gmail.com

СТРУКТУРА И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ БАКТЕРИОПЛАНКТОНА В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

Сообщество бактериопланктона определяет формирование значительной части вторичной продукции, а также процессы минерализации новообразованного органического вещества в морях и океанах [Бульон, 2002; Ducklow, 2000; Kirchman, 2008]. Соответственно, данные о численности и физиологической активности бактерий исключительно важны для понимания процессов переноса вещества и потока энергии в любой водной экосистеме, в т. ч. и Черном море, прогнозирования путей её развития [Чепурнова, 1983; Church, 2008; Morgan et al., 2006]. В настоящей работе исследовали закономерности изменения структурных и функциональных показателей сообщества бактериопланктона прибрежной экосистемы Чёрного моря в градиенте антропогенного загрязнения вод и в условиях экотональной зоны (река-море).

Численность, средние размеры клеток, биомассу, продукционные показатели и скорость элиминации бактериопланктона определяли ежемесячно в 2014 г. на трех станциях – в Севастопольской бухте (ст. 3 в зоне эстуария в кутовой части бухты и ст. 2 – в устье бухты) и в открытых водах за пределами бухты (ст. 1). Для оценки функциональной активности бактерий (удельной скорости роста μ , скорости выедания бактериопланктона консументами g , суточной продукции P и суточного выедания бактерий G) применяли метод разбавлений в его стандартной версии [Landry, Hassett, 1982], концептуальную основу которого составляет предположение о: 1) снижении прессы выедания микроорганизмов пропорционально степени разбавления пробы (за счет соответствующего снижения вероятности встреч хищника и жертвы); 2) отсутствии негативного эффекта разбавлений пробы на скорость роста микроорганизмов в ней. Все эксперименты проводили в условиях *in situ*, что позволило оценивать удельные скорости процессов без введения расчетных температурных коэффициентов.

Учёт бактерий проводили с помощью проточного цитометра и программного обеспечения CXP (Cytomics™ FC 500, Beckman Coulter Inc., США), оборудованного 488 нм однофазным аргоновым лазером). Для окраски бактерий применяли флуорохром SYBR Green I (Molecular Probes Inc.) в соответствии с международным протоколом [Marie et al., 1997]. Обработку цитометрических данных проводили с помощью программного обеспечения Flowing Software v. 2.5.0 (Perttu Terho, Turku Centre for Biotechnology, University of Turku, Finland, www.flowingsoftware.com).

В соответствии с результатами исследования, среднегодовая численность бактерий (N) в открытом побережье и бухте составляла $1,08 \pm 0,23 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹. Численность бактерий возрастала вдоль градиента увеличения трофности вод: от станций, расположенных в 2-мильной зоне и в устье бухты (ст. 1, 2), к кутовым ее участкам (ст. 3), соответственно, $0,69 \pm 0,29$; $1,09 \pm 0,24$ и $1,70 \pm 0,50 \cdot 10^6$ кл.·мл⁻¹ (рисунок А). Отличия между станциями были статистически достоверны ($p < 0,05$, парный t -тест).

Сообщество кутовой части бухты (ст. 3) характеризовалось более крупными клетками ($0,33 \pm 0,04$ мкм³), высокой смертностью вследствие выедания фаготрофами ($1,49 \pm 0,65$ сут⁻¹), максимальными суточным выеданием ($50,8 \pm 21,30$ мкгС·л⁻¹·сут⁻¹) и суточной продукцией бактерий ($50,71 \pm 17,34$ мкгС·л⁻¹·сут⁻¹) по сравнению со ст. 1, 2. Среднегодовая удельная скорость роста бактериопланктона для всех станций была высокой и составляла около 1,5 сут⁻¹. Величины μ , g , G , полученные на станциях, расположенных в 2-мильной зоне (ст. 1) и в устье бухты (ст. 2) достоверно отличались от показателей, полученных на ст. 3 ($p < 0,05$, парный t -тест).

Показатели численности бактериопланктона, несмотря на различия в абсолютных величинах, имели хорошо выраженный сезонный ход с весенним (апрель-май) и летне-осенним (июль-сентябрь) максимумами (рисунок Б). Аналогичная сезонная динамика была получена для показателей активности бактериопланктона: весенний максимум совпадал с повышенными значениями численности, а летний приходился на июль-август. Кроме того, высокие показатели μ и g были обнаружены в конце осени на фоне небольшой бактериальной численности (рисунок В, Г).

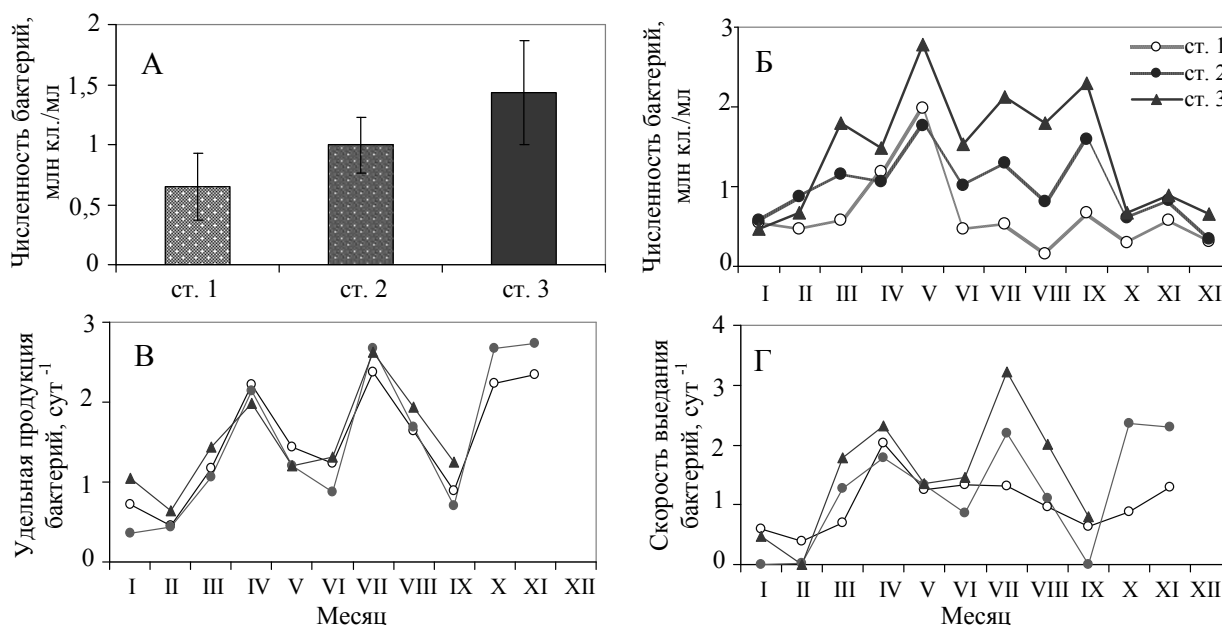


Рисунок – Динамика численности и показателей активности бактериопланктона в Севастопольской бухте и открытом побережье в 2014 г.

А – среднегодовые значения численности бактерий на различных станциях; Б – сезонная динамика численности бактерий в бухте; В – удельная продукция бактерий; Г – скорость выедания бактерий фаготрофными простейшими

На кутовой станции наблюдали хорошо выраженное смещение баланса трофических процессов ($P-G$) в сторону отрицательных величин, т. е. в сторону «расхода» биомассы в результате её потребления консументами в течение длительного периода – с марта по июль. В устье бухты подобные показатели были обнаружены только в марте и мае, а в открытых водах в течение всего года наблюдали положительные величины, что говорило о накоплении биомассы и круглогодичной обеспеченности пищей выедателей бактерий.

Исследования, проведенные нами ранее в кутовой части бухты [Лопухина и др., 2006], показали, что на этой станции в весенний и летний периоды года происходят «вспышки» развития гетеротрофного нанопланктона – активного потребителя бактериальной биомассы. Можно предположить, что на этой станции, которая представляет собой эстуарий р. Чёрной и, кроме того, подвержена интенсивному загрязнению промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми стоками, происходит формирование сезонной экотональной зоны, к общим характеристикам которых относят упрощенную структуру, хаотичность внутрисистемных связей, повышенную реактивность на внешние воздействия и ослабление устойчивости системы, в некоторых случаях – повышение биологической продуктивности [Экотоны в биосфере, 1997].

Показатели изменчивости и характер взаимосвязей структуры и функций бактериопланктона кутовой части бухты указывают на существование сообщества в условиях экотональной зоны.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790229-7).

Библиографические ссылки

Бульон В. В. Структура и функция микробиальной «петли» в планктоне озерных систем // Биология внутр. вод. 2002. № 2. С. 5-14.

Лопухина О. А., Рылькова О. А., Гаврилова Н. А., Губанов В. В. Вклад различных групп микрогетеротрофов в суммарную биомассу микропланктона Севастопольской бухты // Сб. науч. работ по матер. докл. на Международн. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения Г. Г. Винберга / Водная экология на заре XXI века. Состояние и проблемы продукционной гидробиологии. М., 2006. С. 189-198.

Чепурнова Э. А. Бактериопланктон северо-западной части Черного моря // Системный анализ и моделирование процессов на шельфе Черного моря. Севастополь, 1983. С. 107-114.

Экотоны в биосфере / Под ред. В. С. Залетаева. М.: РАСХН, 1997. 329 с.

Church M. J. Resource control of bacterial dynamics in the sea // Microbial Ecology of the Oceans. New Jersey, 2008. P. 335-382.

Ducklow H. W. Bacterioplankton production and biomass in the oceans // Microbial Ecology of the Oceans. New York, 2000. Chapter 4. P. 85-120.

Kirchman D. L. New light on an important microbe in the ocean // Proceedings of the National Academy of Sci. 2008. Vol. 105, № 25. P. 8487-8488.

Landry M. R., Hassett R. P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton // Marine Biol. 1982. Vol. 67, № 3. P. 283-288.

Marie D. et al. Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I // Applied and environmental microbiology. 1997. T. 63, № 1. С. 186-193.

Morgan J. A., Quinby H. L., Ducklow H. W. Bacterial abundance and production in the western Black Sea // Deep-Sea Research. Part II: Tropical Studies in Oceanography. 2006. Vol. 53, № 17-19. P. 1945-1960.

ИХТИОПЛАНКТОН АВАЧИНСКОЙ ГУБЫ

Авачинская губа – бухта Тихого океана у восточного побережья полуострова Камчатка. Общая площадь поверхности составляет около 230 км² [Потапов, 2014]. Протяженность ее равна 24 км, а максимальная глубина достигает 28 м. На берегах Авачинской губы располагаются основные крупные города и поселки края, где проживает большинство жителей Камчатки. В связи с этим, данный водоем подвержен загрязнению от бытовых, сельскохозяйственных и промышленных стоков с ближайших населенных пунктов. Кроме того, эта акватория имеет рекреационное и рыбохозяйственное значение. На акватории губы располагаются рыбопромысловые участки, где ведут промысел тихоокеанских лососей. В рамках спортивно-любительского рыболовства здесь вылавливают корюшку, камбал, палтусов, из беспозвоночных – морских ежей, моллюсков и др. В связи с этим, в 2013 г. сотрудники ФГБНУ «КамчатНИРО» начали комплексный экологический мониторинг губы. Целью этих исследований является определение общей экологической обстановки в водоеме. Так как данные исследования включают множество работ, то в настоящем сообщении приведены характеристики только ихтиопланктонного комплекса Авачинской губы (икра и личинки рыб).

Еще в начале XIX века в литературе были описаны первые сведения о рыбах Авачинской губы [Tilesius, 1810; Pallas, 1814]. А с конца XIX – начала XX веков появляется большое количество работ, в которых исследователи дают подробное описание некоторых видов рыб, обитающих в этом водоеме [Boulenger, 1893; Bean, Bean, 1897; Гребницкий, 1897; Jordan, Gilbert, 1899; Шмидт, 1904; Gilbert, Burke, 1912; Солдатов, Линдберг, 1930; Rendahl, 1931; Линдберг, 1935; Панин, 1936]. Позже А. М. Попов [Попов, 1931, 1935; Попов, 1933] и К. А. Виноградов [Виноградов, 1947, 1949], в своих трудах расширили представления о составе ихтиофауны Авачинской губы. Однако до конца XX века подобных исследований на акватории губы не проводили, хотя в отдельные годы эпизодически выполняли работы сотрудники отраслевых и академических институтов. Возобновились обловы рыб на акватории Авачинской губы лишь в 90-е годы прошлого века сотрудниками КИЭП ДВО РАН [Токранов, Шейко, 2015]. Эти работы являлись узконаправленными. С 2013 г. и по настоящее время специалисты ФГБНУ «КамчатНИРО» выполняют комплексные исследования на данной акватории. Основные результаты исследований были опубликованы ранее в работе Е. В. Лепской с соавторами [Лепская и др., 2014], однако, в ней не рассматривался видовой состав ихтиопланктона.

Материалом для работы послужили сборы икры и личинок рыб в рамках экологического мониторинга с апреля по сентябрь 2014–2017 гг. Отбор проб проводили один раз в месяц на 10 контрольных точках по специально разработанной сетке станций. Всего отобрано и обработано 320 проб ихтиопланктона. Сбор ихтиопланктона производили икорной конической сетью (ИКС-80) диаметром 80 см и площадью входного отверстия 0,5 м², изготовленной из капронового газа № 15. Облавливали слой от дна до поверхности. Полученную пробу фиксировали в 4 %-ном растворе формалина для последующей камеральной обработке.

Ихтиопланктон Авачинской губы был представлен икрой и личинками 20 видов рыб из 11 семейств. Систематическую принадлежность некоторых ихтиопланктеров удалось определить только до семейства. Наибольшим видовым разнообразием отличалось семейство Pleuronectidae. Подавляющее большинство икры принадлежало звездчатой камбале. Доля ее составила 80 % численности всей выловленной икры, а частота встречаемости – 18 %. Большая часть эмбрионов находилась на I стадии развития [Расс, 1965]. Желтоперая камбала является вторым по встречаемости в ихтиопланктоне видом. Обнаруженная в уловах икра составила 9 % от всей выловленной икры, а частота встречаемости – 13 %. Относительная численность икры других видов была не значительной и не превышала 6 %. Среди личинок абсолютное большинство принадлежит личинкам тихоокеанской песчанки. Доля их в уловах составляла 52 %, встречались личинки в 7 % проб. Также в пробах отмечены личинки семейств Cottidae, Liparidae, Agonidae.

Качественный и количественный состав ихтиопланктона отличался в межгодовом аспекте. Так, в 2014 г. в пробах отсутствовала икра звездчатой камбалы, а доминировала икра другого представителя семейства *Pleuronectidae* – желтоперой камбалы. На долю икры этого вида пришлось 54 %. На втором месте в пробах преобладала икра минтая, ее доля составила 30 %. В остальные годы во всех пробах массово была отмечена икра звездчатой камбалы. Ее икра составляла 88 % от общего числа пойманной икры (2015 г.). Максимальные уловы ее в разные годы колебались от 85 (2017 г.) до 473 экз. (2015 г.). Большая часть ее икринок находилась на I стадии развития. Видовой состав личинок также отличался по годам. В 2014 г. были обнаружены личинки тихоокеанской мойвы (6 экз.), отсутствующие в последующие годы. Длина личинок варьировала от 7,1 до 15,3 мм. В разные годы в пробах единично присутствовали личинки семейств *Hexagrammidae*, *Sebastidae*, а также наваги, двухлинейной, палтусовидной и четырехбугорчатой камбал.

Многолетние исследования ихтиопланктона Авачинской губы свидетельствуют о существенных изменениях структуры рассматриваемого комплекса в течение года. Так, в апреле и мае видовой состав более разнообразен, в июне и июле отмечено малое количество видов, а в августе и сентябре в пробах встречалось не более 1 вида. Количественные показатели также были подвержены сезонным изменениям. В весеннем ихтиопланктоне присутствовала икра таких видов рыб, как звездчатая, четырехбугорчатая и палтусовидная камбалы, минтай, а также отмечены личинки тихоокеанской песчанки. Летний ихтиопланктонный комплекс был представлен икрой желтоперой камбалы, которая встречалась на всех станциях.

В результате наших работ были получены новые данные по структуре ихтиопланктонного комплекса Авачинской губы. В ихтиопланктоне за период с 2014 по 2017 г. отмечены икра и личинки 20 видов рыб из 11 семейств. В целом, видовой состав ихтиопланктона остается неизменным на всем периоде исследований. Однако, численность и встречаемость отдельных видов рыб в различные годы была подвержена изменениям. Разнообразие видовой состав ихтиопланктона по численности и встречаемости зарегистрирован в апреле.

Библиографические ссылки

Виноградов К. А. Фауна прикамчатских вод Тихого океана: дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1947. Т. 1. С. 1-377.

Виноградов К. А. О сезонных изменениях состава ихтиофауны Авачинской губы (Восточная Камчатка) // Зоологический журн. 1949. Т. 28. Вып. 6. С. 573-574.

Гребницкий Н. А. Список рыб, водящихся у островов Командорских и полуострова Камчатка // Вестник рыбопромышленности. 1897. № 6-7. С. 323-339.

Лепская Е. В., Тепнин О. Б., Коломейцев В. В., Устищенко Е. А., Сергеев Н. В., Виноградова Д. С., Свириденко В. Д., Походина М. А., Щеголькова В. А., Максименков В. В., Полякова А. А., Галямов Р. С., Горин С. Л., Коваль М. В. Исторический обзор исследований и основные результаты комплексного экологического мониторинга Авачинской губы в 2013 г. // Иссл. вод. биол. ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2014. Вып. 34. С. 5-21.

Линдберг Г. У. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке // Природа. 1935. № 5. С. 47-48.

Панин К. И. О нахождении дальневосточной сардины-иваси (*Sardinops sagax melanosticta* Temm. et Schl.) в водах Восточной Камчатки // Доклады АН СССР. 1936. Т. 3 (12), № 1 (96). С. 41-44.

Попов А. М. Тихоокеанская зубатка *Anarrhichas orientalis* Pall. (Pisces), ее систематическое положение и распространение, с замечаниями о зубатках СССР // Доклады АН СССР. 1931. Серия А. № 14. С. 380-386.

Попов А. М. О фауне Авачинской губы и ее распределении по биоценозам // Доклады АН СССР. 1935. Т. 4 (9), № 8-9 (77). С. 353-356.

Потапов В. В. Гидрологическая характеристика Авачинской губы // Фундаментальные исследования. 2014. № 9. С. 2227-2231.

Расс Т. С. Инструкция по поиску рыбы по плавающей икре. Пекин, 1965. 31 с.

- Солдатов В. К., Линдберг Г. У. Обзор рыб дальневосточных морей // Известия ТИНРО. 1930. Т. 5. С. 1-576.
- Токранов А. М., Шейко Б. А. Современный состав ихтиофауны Авачинской губы (Юго-Восточная Камчатка) // Иссл. вод. биол. ресурсов Камчатки и Северо-Западной части Тихого океана. 2015. Вып. 36. С. 48-54.
- Шмидт П. Ю. Рыбы восточных морей Российской империи. СПб.: Рус. Имп. Геогр. Общ., 1904. 466 с.
- Bean Th. H., Bean B. A. Notes on fishes collected in Kamchatka and Japan by Leonhard Stejneger and Nikolai A. Grebnitski, with a description of a new blenny // Proceedings of the U. S. National Museum. 1897. Vol. 19, № 1112. P. 381-392.
- Boulenger G. A. Description of a new blennoid fish from Kamtschatka // Proceedings of the Zoological Society of London for 1892. 1893. Pt. 4. P. 583-585.
- Gilbert Ch. H., Burke Ch. V. Fishes from Bering Sea and Kamchatka // Bulletin of the Bureau of Fisheries for 1910. 1912. Vol. 30. P. 31-96.
- Jordan D. S., Gilbert Ch. H. The fishes of Bering Sea // D. S. Jordan (ed.). Fur seals, and fur seal islands of the North Pacific Ocean. Pt. 3. Washington, D.C.: Govern. Print. Office, 1899. P. 433-492.
- Pallas P. S. Zoographia rosso-asiatica, sistens omnium animalium in extenso Imperio Rossico et adjacentibus marinis observatorum recensionem, domicilia, mores et descriptiones, anatomen atque iconem plurimorum // Petropoli Acad. Sci. 1814. Vol. 3. P. 1-428.
- Popov A. M. Fishes of Avatcha Bay on the southern coast of Kamchatka // Copeia. 1933. № 2. P. 59-67.
- Rendahl H. Ichthyologische Ergebnisse der Schwedischen Kamtschatka-Expedition 1920-1922 // Arkiv för Zoologi. Bd. 1931. 22A. H. 4, № 18. P. 1-76.
- Tilesius W. G. Piscium camchaticorum // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersbourg. 1810. Vol. 2. P. 335-375.

УДК 574.583:574.9+574.523

**И. И. Свиридов¹, А. Ю. Шишов², И. И. Тимофеева²,
Н. В. Чибисова¹, Л. Н. Москвин², А. В. Булатов²**

¹Балтийский федеральный университет
им. И. Канта, Калининград, Россия;

²Институт химии СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия)
isviridov@kantiana.ru

МИКРОЭКСТРАКЦИОННОЕ КОНЦЕНТРИРОВАНИЕ СТЕРОИДНЫХ ГОРМОНОВ В ЭКСТРАГЕНТЫ С ПЕРЕКЛЮЧАЕМОЙ ГИДРОФИЛЬНОСТЬЮ ДЛЯ ИХ ВЭЖХ-УФ ОПРЕДЕЛЕНИЯ В ВОДЕ

Несмотря на большие достижения в области аналитического приборостроения, обычно прямой анализ матриц образцов без их предварительной подготовки не может быть реализован. В этом смысле предварительная пробоподготовка включает стадии разделения и концентрирования для повышения селективности и чувствительности. Таким образом, пробоподготовка является важной стадией в химическом анализе.

Методы микроэкстракции стали привлекательной областью для исследователей в области миниатюризации пробоподготовки. Методы микроэкстракции рассмотрены в многочисленных обзорах [Campillo et al., 2016; TrAC, 2017], где представлены их основные принципы и возможности.

В рамках данного исследования был разработан новый микроэкстракционный метод для предконцентрирования аналитов в полевых условиях на принципах образования фазы экстракта в результате химических реакций. Новый микроэкстракционный метод был реализован в способе ВЭЖХ-УФ определения четырех стероидных гормонов (тестостерона, прогестерона, эстрадиола и гидрокортизона) в природных водах. В последние годы определение стероидных гормонов в водах стало важной задачей экологического мониторинга [Aufartova et al., 2011; Noppe et al., 2007].

Механизм предлагаемой процедуры микроэкстракции может быть представлен тремя последовательными этапами (рисунок).

Первая стадия (А) включает растворение в пробе таблетки, содержащей соль высшей карбоновой кислоты (экстрагент с переключаемой гидрофильностью), органическую кислоту (донор протонов) и соль угольной кислоты. На второй стадии (В) донор протонов реагирует с солями угольной и высшей карбоновой кислот, обеспечивая одновременно образование CO_2 и эмульсии экстрагента. На последней стадии (С) наблюдается разрушение эмульсии и образование фазы экстракта.

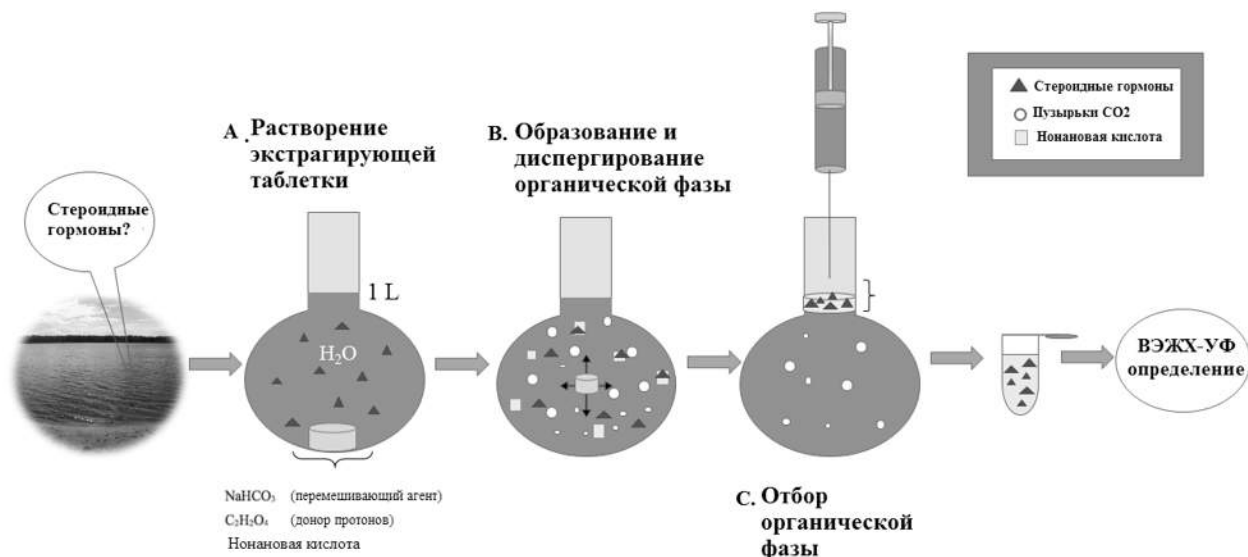


Рисунок – Схема микроэкстракционного выделения и концентрирования гормонов из водных сред

Было изучено влияние нескольких экспериментальных параметров на эффективность микроэкстракции: тип карбоновой кислоты, состав и количество таблеток.

Были исследованы водорастворимые натриевые соли гексановой, неановой и 2,2-диметилпропионовой кислот в качестве источников органической фазы. Для этой цели готовили таблетки, содержащие 500 мг щавелевой кислоты, 500 мг NaHCO_3 и 500 мг натриевой соли карбоновой кислоты. Установлено, что только нонат натрия обеспечивает выделение достаточного объема органической фазы (350 мкл) и удовлетворительную воспроизводимость экстракции (СКО 7 %). При использовании солей гексановой и 2,2-диметилпропионовой кислот образуются устойчивые эмульсии, и быстрое разделение фаз не наблюдается. Этот факт можно объяснить более низкой растворимостью нонановой кислоты в водной фазе наряду с высокой растворимостью 2,2-диметилпропионовой и гексановой кислот.

Принимая во внимание, что нонат натрия является источником органической фазы, а объем органической фазы влияет на величину достигаемых коэффициентов, были изготовлены таблетки, содержащие 75, 100, 150, 200, 300, 400 и 500 мг ноната натрия, 500 мг щавелевой кислоты и 500 мг NaHCO_3 . Количество ноната натрия 150 мг обеспечивало образование минимального объема органической фазы (100 мкл), который можно воспроизводимо отобрать из стеклянной колбы объемом 1 л.

В качестве донора протонов была выбрана щавелевая кислота, так как она обладая высоким значением K_a , обеспечивает быстрое образование пузырьков CO_2 и, как результат, эффективное смешивание фаз и экстракцию гормонов. Количество щавелевой кислоты в таблетке, содержащей 500 мг NaHCO_3 и 150 мг ноната натрия, варьировалось от 200 до 1600 мг. Было показано, что площади пиков увеличиваются с увеличением количества щавелевой кислоты до 1400 мг. Таким образом, 1400 мг щавелевой кислоты было выбрано в качестве оптимального количества.

Диспергирующий агент должен обеспечивать реакцию образования пузырьков газа в водной фазе, чтобы способствовать диспергированию нонановой кислоты и, наконец, разделению фаз. В качестве источников пузырьков CO_2 был использован NaHCO_3 . Содержание NaHCO_3 варьировалось в пределах от 500 до 1000 мг. Наибольшая площадь пика и самые низкие значения СКО наблюдались при использовании 800 мг NaHCO_3 . Как правило, добавление большего количества NaHCO_3 в таблетку позволяет получить более эффективное образование пузырьков CO_2 , помогающих дисперсии экстракционного растворителя, и способствует экстракции аналитов. Однако, использование большего количества диспергирующего агента приводит к более быстрому разделению фаз и, как следствие, более низкой эффективности экстракции.

Для достижения требуемой чувствительности при осуществлении мониторинга гормонов в природных водах в настоящей работе использовали 1000 мл пробы воды. Ранее было установлено, что одна таблетка, содержащая 1400 мг щавелевой кислоты, 150 мг ноната натрия и 800 мг NaHCO_3 , обеспечивает выделение 65, 71, 68, 84 % тестостерона, прогестерона, эстрадиола и гидрокортизона соответственно. Для повышения эффективности экстракции изучалось влияние числа таблеток. Было показано, что использование двух таблеток достаточно для достижения более полной экстракции стероидных гормонов из пробы воды.

Разработанный способ был использован для анализа реальных проб воды. Каждый образец анализировали четыре раза. Первая стадия подготовки образца выполнялась на месте. После микроэкстракции органическую фазу собирали и переносили в лабораторию. Было показано (таблица), что два гормона были обнаружены на уровне нг л^{-1} в образце 3. Для проверки правильности проводили параллельное определение гормонов методом ГХ-МС. Результаты, полученные методами ВЭЖХ-УФ и ГХ-МС, были сравнены с помощью F- и t-тестов и представлены в таблице. Полученные F-значения $\leq 9,28$ указывают на незначительное различие в величинах стандартных отклонений, а полученные t-значения $\leq 3,18$ указывают на то, что нет статистически значимого различия между результатами, полученными при помощи данных методик.

Таблица – Результаты определения гормонов в природных водах (n=4, P=0,95)

Проба	Аналит	Концентрация, нг/л			t- начение	F- значение	Извлечение, %
		добавка	ВЭЖХ-УФ	ГХ-МС ⁴			
1	2	3	4	5	6	7	8
№ 1	Тестостерон	0	<LOD	<LOD			
		25	26±2	27±2	2,2	2,6	104
		300	315±7	309±5	2,6	4,4	105
	Прогестерон	0	<LOD	<LOD			
		50	44±3	46±3	1,3	3,1	88
		500	487±9	499±6	2,1	5,4	97
	Эстрадиол	0	<LOD	<LOD			
		20	21±3	18±2	2,5	3,5	105
		750	725±9	733±7	2,8	4,6	97
	Гидрокортизон	0	<LOD	<LOD			
		100	107±5	109±4	1,3	2,6	107
		400	371±5	396±6	2,9	3,3	93
№ 2	Тестостерон	0	<LOD	<LOD			
		15	16±2	14±2	2,2	2,6	107
		400	378±7	389±5	2,6	4,4	95
	Прогестерон	0	<LOD	<LOD			
		75	72±3	76±2	2,1	3,1	96
		600	612±5	603±6	1,1	3,2	102
	Эстрадиол	0	<LOD	<LOD			
		30	32±2	33±2	1,3	1,5	107
		800	786±7	781±6	1,4	2,6	98
	Гидрокортизон	0	<LOD	<LOD			
		75	71±3	79±4	3,1	2,4	95
		300	289±4	306±4	2,4	1,3	97

Продолжение таблицы							
1	2	3	4	5	6	7	8
№ 3	Тестостерон	0	12±1	15±1	2,9	1,3	
		30	39±2	42±2	2,5	1,6	93
		250	265±4	269±5	1,6	2,4	101
	Прогестерон	0	<LOD	<LOD			
		30	26±1	31±2	3,1	3,5	87
		600	589±5	609±7	2,3	3,4	98
	Эстрадиол	0	21±2	28±1	2,8	1,9	
		20	44±3	47±2	1,7	2,5	107
		800	824±5	831±6	1,8	2,6	103
	Гидрокортизон	0	<LOD	<LOD			
		80	86±3	79±3	2,8	1,6	107
		350	351±6	356±5	1,9	2,3	100

Авторы выражают благодарность Российскому научному фонду за финансовую поддержку проводимых исследований (Грант № 16-13-10117).

Библиографические ссылки

- Aufartova J., Mahugo-Santana C., Sosa Ferrera Z., Sontana-Rodriguez J. J., Novakova L., Solich P. Anal Chim Acta. 2011. № 704. P. 33-46.
 Campillo N., Vinas P., Sandrejova J., Andruch V. Appl. Spectrosc. Rev. 2016. № 52. P. 267-415.
 Noppe H., Verheyden K., Gillis W., Courtheyn D., Vanthesche P., De Brabander H. F. Anal Chim Acta. 2007. № 586. P. 22-29.
 TrAC. 2017. № 89. P. 99-118.

УДК 57.017.3

С. О. Скарлато
 (Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия)
sergei.skarlato@mail.ru

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИОННЫХ СТРАТЕГИЙ ПЛАНКТОННЫХ ПРОТИСТОВ

Исследования молекулярных и клеточных адаптаций планктонных протистов в последние годы позволили приблизиться к пониманию причин необычайной успешности этих организмов в различных местообитаниях и эффективного освоения ими новых морских акваторий [Skarlato et al., 2017]. В частности, тонкие механизмы адаптационных стратегий одноклеточных эукариот были раскрыты в ходе изучения потенциально токсичных морских жгутиконосцев-динофлагеллят *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller, которые способны формировать «красные приливы», оказывающие губительное воздействие на качество природных вод, флору и фауну водоемов, аквакультуру и рыболовство, а также здоровье человека [Skarlato, Telesh, 2017]. Использование мультидисциплинарного подхода и мощного арсенала современных методов клеточной и молекулярной биологии, биохимии, биоинформатики и водной экологии внесло существенный вклад в выявление причин и механизмы формирования высокого адаптивного потенциала этих эукариотных микроорганизмов.

Установлено, в частности, что миксотрофия – одна из эффективных адаптационных стратегий динофлагеллят, которая обеспечивает им возможность существования и даже процветания в эвтрофированных прибрежных регионах, подверженных антропогенному загрязнению азотсодержащими веществами, где другие организмы плохо себя чувствуют и даже погибают. Обобщены цито-физиологические аспекты и экологическая роль миксотрофии

протистов [Matantseva, Skarlato, 2013]. Исследования, выполненные с помощью уникального метода масс-спектрометрии вторичных ионов в наномасштабе (NanoSIMS), впервые позволили количественно оценить вклад органических и неорганических субстратов в миксотрофный рост потенциально токсичных морских жгутиконосцев *P. minimum* на уровне единичных клеток [Matantseva et al., 2016]. Показано также, что мочевины как источник органического азота имеет приоритетное значение для этих одноклеточных организмов по сравнению с их обычным питательным субстратом – неорганическим азотом в виде растворенных в воде нитратов [Matantseva et al., 2016]. Получены и успешно протестированы с помощью методики ПЦР и RT-qPCR праймеры к *nrt2.1* и *dur3* – генам высокоаффинных транспортеров нитрат-ионов и мочевины, соответственно, у *P. minimum* [Pechkovskaya et al., 2017]. Эти праймеры будут использованы для дальнейшего изучения экспрессии генов *P. minimum* с помощью ПЦР в режиме реального времени. Применение разработанного подхода к различным функциональным генам динофлагеллят открывает новые перспективы для изучения влияния спектра источников азота на физиологические характеристики этих протистов, отвечающие за их эффективную адаптацию к изменяющимся условиям окружающей среды.

Известно, что неблагоприятные условия внешней среды стимулируют повышенный синтез белков теплового шока (стресс-белков) у водных организмов. Для оценки синтеза белков стресса у *P. minimum* под влиянием изменения внешних факторов среды изучена экспрессия гемоксигеназы типа 1 при изменении солености (4, 8, 17-контроль и 35 ‰). Исследование проводили с помощью вестерн-блоттинга и антител к гемоксигеназе-1 (Enzo Life Sciences ADI-SPA-894-F). В работе использована технология Stain Free (BioRad), позволяющая проводить оценку качества прохождения электрофореза без последующей окраски Ку-масси. Для обработки данных использовали программу ImageJ. Белки стресса выявлены на уровне 32 кДа и 70 кДа. При изменении солености до 8‰ обнаружено увеличение синтеза белков стресса как на уровне 32 кДа (в 5,8 раза по данным денситометрии), так и на уровне 70 кДа (в 1,5 раза). Достоверного изменения синтеза белков стресса при солености 4 и 35 ‰ не наблюдали [Князев и др., 2018].

При оценке влияния температурного стресса на выживаемость клеток динофлагеллят, синтез ДНК и РНК, а также клеточный цикл методом проточной цитофлюориметрии установлено, что при стрессе, вызванном повышением температуры культивирования с 25 °С до 37 °С или 42 °С на срок от 15 до 60 мин, не наблюдается существенных изменений клеточного цикла; при этом гибель клеток увеличивалась с менее чем 1 % в контроле до 2-12 % при 37 °С и 4-22 % при 42 °С. Наряду с относительно невысокой гибелью клеток после повышения температуры *P. minimum* демонстрировали способность увеличивать синтез ДНК (в 1,7-1,9 и 1,2-1,6 раза, соответственно) и особенно РНК (в 3,1-2,5 и 2,8-1,7 раза, соответственно) в первые 15-30 мин после воздействия, что на конкретных стадиях жизненного цикла может быть важным для сохранения жизнеспособности популяции. Полученные данные свидетельствуют о том, что значительное увеличение синтеза нуклеиновых кислот может служить индикатором стресса, вызванного неблагоприятным воздействием окружающей среды [Князев и др., 2018].

Результаты наших исследований показали, что благодаря эффективным адаптациям на уровне клеточного метаболизма и биосинтетической активности миксотрофные протисты получают существенные конкурентные преимущества при заселении новых акваторий. Этот факт удалось подтвердить результатами статистического анализа многолетней базы данных по биоразнообразию и количественному развитию протистов в Балтийском море [Telesh et al., 2011a, 2011b, 2015, 2016]. Эти работы позволили верифицировать выдвинутую ранее гипотезу о том, что большое разнообразие наиболее мелких одноклеточных эукариотных организмов в морских и солоноватоводных экосистемах представляет серьезное (и часто непреодолимое) препятствие для формирования устойчивых популяций вредоносных видов-вселенцев, проникающих в эти водоемы [Telesh et al., 2013]. В т. ч., исследование инвазии Балтийского моря

жгутиконосцами *P. minimum* на большом массиве многолетних натуральных данных показало, что этот миксотрофный вид-вселенец, хорошо адаптированный к изменению солености и температуры воды, обладает более широкой экологической нишей, чем четыре другие сосуществующие с ним вида этого рода. Такая высокая адаптабельность позволила вселенцу *P. minimum* за первые 10 лет после инвазии полностью вытеснить из состава доминантов своего основного конкурента – аборигенный вид *Prorocentrum balticum* [Telesh et al., 2016].

Таким образом, изучение молекулярных основ высокого адаптивного потенциала планктонных протистов открывает новые перспективы для решения важных социально-значимых задач, в т. ч., в области прогностического моделирования процессов формирования вредоносных «красных приливов» в условиях антропогенного эвтрофирования и изменения климата.

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10116) на базе Института цитологии РАН.

Библиографические ссылки

Князев Н. А., Печковская С. А., Скарлато С. О., Телеш И. В., Филатова Н. А. Влияние температурного стресса на синтез ДНК и РНК у потенциально токсичных динофлагеллят *Prorocentrum minimum* // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2018. Т. 54 (в печати).

Matantseva O., Skarlato S., Vogts A., Pozdnyakov I., Liskow I., Schubert H., Voss M. Superposition of individual activities: urea-mediated suppression of nitrate uptake in the dinoflagellate *Prorocentrum minimum* revealed at the population and single-cell levels // Frontiers in Microbiology. 2016. Vol. 7. Article 1310. DOI:10.3389/fmicb.2016.01310.

Matantseva O. V., Skarlato S. O. Mixotrophy in microorganisms: Ecological and cytophysiological aspects // J. of Evolutionary Biochemistry and Physiology. 2013. Vol. 49, № 4. P. 377-388.

Pechkovskaya S. A., Matantseva O. V., Filatova N. A., Skarlato S. O., Telesh I. V. Molecular tools for invasion biology: a new approach for amplification of dinoflagellate nitrogen transport genes with unknown exon-intron structure // Protistology. 2017. Vol. 11, № 3. P. 135-142.

Pozdnyakov I., Matantseva O., Skarlato S. Diversity and evolution of four-domain voltage-gated cation channels of eukaryotes and their ancestral functional determinants // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. Article 3539. DOI:10.1038/s41598-018-21897-7.

Skarlato S., Filatova N., Knyazev N., Berdieva M., Telesh I. Salinity stress response of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2017. URL: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.007> (online 11 July 2017).

Skarlato S. O., Telesh I. V. The development of the protistan species-maximum concept for the critical salinity zone // Russian J. of Marine Biology. 2017. Vol. 43, № 1. P. 1-11.

Telesh I., Schubert H., Skarlato S. Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2013. Vol. 135. P. 317-327.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohaliniacum of the Baltic Sea // Marine Ecology Progress Series. 2011a. Vol. 421. P. 1-11.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Protistan diversity does peak in the horohaliniacum of the Baltic Sea: Reply to Ptacnik et al. // Marine Ecology Progress Series. 2011b. Vol. 432. P. 293-297.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Size, seasonality, or salinity: What drives the protistan species maximum in the horohaliniacum? // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2015. Vol. 161. P. 102-111.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. Vol. 59. P. 100-111.

М. М. Смирнова¹, Е. Ю. Воякина², Е. Е. Ежова³

¹Балтийский федеральный университет
им. И. Канта, Калининград, Россия;

²Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр
экологической безопасности РАН, Санкт-Петербург, Россия;

³Атлантическое отделение Института океанологии
им. П. П. Ширшова РАН, Калининград, Россия)
smirnova-mm@mail.ru

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЦИАНОБАКТЕРИЙ В ФИТОПЛАНКТОНЕ ЛИТОРАЛИ КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В 2015 г.

Куршский залив – крупнейшая лагуна Балтийского моря. Это отчлененный от моря, полузакрытый, мелководный, преимущественно пресноводный бассейн гипертрофного статуса [Александров, 2010; Ланге, 2013], отнесенный к высшей рыбохозяйственной категории. На берегах расположены курортные поселки, детские лагеря, базы отдыха, особо охраняемые природные территории.

За весь период исследований фитопланктона (с 1927 г. по настоящее время) в Куршском заливе отмечено около 130 видов цианобактерий, в т. ч. 30 потенциально-токсичных [Семенова, Смыслов, 2005]. Массовое развитие Cyanophyta вообще характерно для залива, но в 90-х и 2000-х годах биомасса цианопрокариот стала достигать 120-240 г/м³, что на порядок больше значений, характерных для 50-х годов прошлого века (12 г/м³) [Александров, Дмитриева, 2006]. За период с 1986 по 2006 г. отмечено 11 лет, когда биомасса Cyanophyta летом достигала уровня гиперцветения (> 100 г/м³) [Александров, 2010]. Ранее считалось, что гиперцветения в заливе обусловлены исключительно высокой биогенной нагрузкой, но с начала 90-х годов показана приуроченность гиперцветений к годам наибольшего прогрева воды [Александров, Дмитриева, 2006]. С конца нулевых гиперцветения с доминированием потенциально-токсичных видов цианопрокариот из родов *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Woronichinia*, *Planktothrix*, *Anabaena* наблюдаются почти ежегодно [Ezhova et al., 2014; Ланге, 2013]. В российской части Куршского залива с 2010 г. нами ежегодно регистрируются цианобактериальные гепатотоксины из группы микроцистинов [Ezhova et al., 2014; Šulčius et al., 2015], внутриклеточное содержание которых может достигать 4719 мкг/г лиофилизированной массы фитопланктона, а содержание экстрацеллюлярных (выделившихся в среду) микроцистинов – 290 мкг/л [Ezhova et al., 2014]. Эти значения существенно превышают таковые, зарегистрированные в более солоноватоводной (литовской) части акватории [Paldaviciene, Mazur-Marzec, Razinkovas-Baziukas, 2009], что связано, в основном, с природными особенностями водоема. Таким образом, среди потенциально-токсичных видов цианопрокариот в заливе присутствуют токсичные штаммы, продуцирующие различные конгены микроцистинов и обеспечивающие в настоящий период ежегодную токсичность воды.

Регулярное присутствие в фитопланктоне рекреационного и рыбохозяйственного водоема токсичных штаммов, активно продуцирующих цианотоксины на уровнях, превышающих безопасные значения по рекомендациям ВОЗ, делает актуальным изучение токсичных цветений. Анализ динамики цианопрокариот, в т. ч. – потенциально-токсичных видов, в литорали Куршского залива – задача настоящей работы.

Пробы отобраны в литорали Куршского залива (западный берег) на двух постоянных мониторинговых станциях АО ИОРАН: в районе 14 км Куршской косы и в пос. Лесной в период 07.05-26.11.2015. Сбор и обработку проб фитопланктона и гидрохимических на формы азота и фосфора, выполняли согласно стандартным методам [Методические рекомендации ..., 1984; Руководство ..., 2003]. Сведения о температуре взяты с официального сайта национального парка «Куршская коса». Прозрачность измерена по диску Секки.

Фитопланктон. В период с мая по ноябрь 2015 г. фитопланктоценоз литорали был разнообразен: число видов в пробе варьировало от 15 до 47 (в среднем 31), снижаясь к осени. Минимальное количество видов отмечено в районе 14 км косы во время «цветения», при довольно высоких значениях численности и биомассы. В целом, за период наблюдений на данной станции отмечено наибольшее видовое разнообразие. Показатели обилия менялись в широком диапазоне (48-546 млн кл./л, в среднем 218 млн кл./л; 5,7-63,9 г/м³, в среднем 19,8 г/м³), но редко оказывались ниже уровня интенсивного цветения (>10 г/м³). Максимум биомассы отмечен в августе и сентябре – во время полидоминантных цветений, минимум – в июле – при численном доминировании мелкоклеточных колониальных форм.

В составе фитопланктона по численности, на протяжении всего периода исследований, доминировали исключительно цианопрокариоты. На их долю приходилось более 80 % от общей численности, в конце августа и в начале сентября – 99 %. В летний период в состав видов-доминант входили потенциально-токсичные *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis aeruginosa*, *M. wesenbergii*, *Planktothrix agardhii*, *Woronichinia compacta*. С начала июня до конца августа доля потенциально-токсичных видов в общей численности цианопрокариот возросла от 22 до 99 %, в среднем за период составляя 56 %. Минимальное относительное содержание потенциально-токсичных видов (18 % от общей численности цианопрокариот) отмечено в середине июля в пос. Лесной.

По биомассе цианопрокариоты преобладали во все месяцы, кроме мая (23 %), когда наибольший вклад в биомассу (46 %) вносили диатомовые – в начале месяца, и зеленые (41 %) – в конце. В остальные сроки, и в зависимости от станции наблюдения, доля цианопрокариот варьировала от 15 до 94 % (в среднем 50 %). В районе 14 км косы цианопрокариоты доминировали по биомассе в течение летнего и осеннего сезонов (36-94 %, в среднем 60 %). На станции наблюдения в пос. Лесной наблюдалась иная ситуация: в июле по биомассе доминировали зеленые (67 %), в августе – диатомовые (63 %).

На данных со станции, расположенной на 14 км Куршской косы, описана сукцессия видов в фитопланктоне. Роль видов цианопрокариот, вносящих максимальный вклад в биомассу всего фитопланктона в течение вегетационного сезона переходила от *P. agardhii* (16 %, май) к видам рода микроцистис – *M. aeruginosa*, *M. wesenbergii* и *M. viridis* (33-17 % суммарно, июнь). В июле, в момент снижения количественного развития фитопланктона и, в т. ч., группы цианопрокариот, – к видам рода микроцистис (21-11 %) и *Aphanizomenon flos-aquae* (16-41 %), которые в середине месяца уступали лидерство мелкоклеточным *Woronichinia compacta* и *Aphanocapsa planctonica* (19 и 14 % соответственно). С августа в составе доминант были *Aph. flos-aquae* (10-88-39 %), видами *Microcystis* (11-37 % суммарно) и *P. agardhii* (10-17 %). В сентябре *Aph. flos-aquae* и виды *Microcystis* (суммарно) доминировали, внося в биомассу фитопланктона 38 и 27 % соответственно и, в основном, обеспечивали доминирование цианопрокариот по биомассе (69 %) и максимальное значение биомассы фитопланктона за рассмотренный период. В октябре в доминантах были *Aph. flos-aquae* (30 %) и *P. agardhii* (21 %), в ноябре – только *Aph. flos-aquae* (31 %).

На станции в пос. Лесной ситуация несколько отличалась. В июне доминировали *Aph. flos-aquae* (21 %), *P. agardhii* (11 %) и виды рода микроцистис (10 %). В августе из всех цианопрокариот уровня доминирования по биомассе достигал только *Aph. flos-aquae* (15 %). В сентябре доминировали *Aph. flos-aquae* (49 %) и *P. agardhii* (16 %).

Температура, прозрачность, содержание азота и фосфора в воде. Температура воды в период наблюдений варьировала от 7 °С до 24 °С, в среднем составляла 16 °С и несколько превышала температуру воздуха. Прозрачность воды на протяжении всего периода была низкой, изменяясь от 0,05 м до 0,75 м (среднее 0,4 м), что объясняется высокими количественными показателями фитопланктона и характерным для залива явлением ветро-волнового взмучивания. Минимальные значения прозрачности (август) совпали с интенсивным цианобактериальным цветением (14 км косы), которому соответствовал максимумы биомассы и численности фитопланктона.

Содержание форм азота и фосфора в воде было постоянно высоким, и соответствовало высокому трофическому статусу водоема: содержание $P_{\text{общ}}$ составляло в среднем 229 мкг/л (диапазон 97-703 мкг/л), $N_{\text{общ}}$ – 1980 мкг/л (183-3800 мкг/л). Содержание минеральных форм широко варьировало, но, в общем, не опускалось низко: среднее содержание $P_{\text{мин}}$ – 148 мкг/л (61-598 мкг/л), $N_{\text{мин}}$ – 1206 мкг/л (42-3670 мкг/л). Динамику $N_{\text{общ}}$ весной и с конца августа определял $N_{\text{мин}}$, а на протяжении летних месяцев – $N_{\text{орг}}$, изменчивость содержания этих форм азота была противонаправленной.

Число Редфилда (по неорганическим формам) варьировало в диапазоне 3-27, за весь период только в мае достигало 27, в остальное время не превышало 3-8, лишь в августе поднимаясь до 13-14. Это объясняет доминирование диатомей в мае, а начиная с июня – исключительное преобладание цианопрокариот. Известно, что цианопрокариоты получают преимущество при низком, до 25, отношении $N : P$ [Smith, 1983].

Биомасса цианопрокариот в период с мая по середину июля составляла 1,5-5,0 г/м³. При этом отмечалась следующая последовательность в смене доминант: *P. agardhii*-*Microcystis* spp.-*A. flos-aquae*+*Microcystis* spp.+*Woronichinia compacta*+*Aphanocapsa* spp. Данная сукцессия происходила при высоком содержании $P_{\text{общ}}$ и $N_{\text{общ}}$, и при наименьших за весь период содержании $N_{\text{мин}}$ и значении числа Редфилда. Во второй половине лета, при максимальной температуре воды, возросло до максимума содержание $N_{\text{мин}}$. Также на порядок возросло отношение $N : P$ (до 15), наступил период мощного продолжительного полидоминантного цветения, с доминированием *A. flos-aquae*, трех видов *Microcystis* и *P. agardhii*. Биомасса видов *Microcystis* росла согласованно с увеличением отношения $N : P$ и достигала максимума при 13-14. Для остальных видов-доминант зависимость оказалась сложнее. Сукцессию цианопрокариот в целом и отдельных доминантов не удастся связать только с числом Редфилда, содержанием отдельных форм биогенов или температурой. Очевидно, имеет место сложное взаимодействие названных факторов.

Работа выполнена в рамках госбюджетных тем ИО РАН № 0149-2018-0012 (экспедиционные работы, гидрохимия) и № 0149-2018-0035 (анализ данных) при поддержке гранта БФУ им. И. Канта по программе 5-100 (обработка фитопланктона).

Библиографические ссылки

Александров С. В., Дмитриева О. А. Первичная продукция и показатели фитопланктона как критерии евтрофирования Куршского залива Балтийского моря // Водные ресурсы. 2006. Т. 33, № 1. С. 104-110.

Александров С. В. Влияние климатических изменений на уровень эвтрофирования Куршского залива // Вестник РГУ им. И. Канта. 2010. Вып. 1. С. 49-57.

Ланге Е. К. Фитопланктонный комплекс российской части Куршского залива (2001-2007 гг. // Известия КГТУ. Калининград: КГТУ, 2013. № 28. С. 87-94.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 32 с.

Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоемов и перспективных для промысла районов Мирового океана. М.: ВНИРО, 2003.

Семенова С. Н., Смыслов В. А. Состояние фитоценоза Куршского залива Балтийского моря на рубеже XX-XXI веков / Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Калининград: АтлантНИРО, 2005. С. 17-64.

Ezhova E., Lange E., Russkikh Y., Chernova E., Zhakovskaya Z. Dynamics of toxic HABs in the Curonian Lagoon, Baltic Sea during 2010-2013 / Book of abstracts. ICES Annual Science Conference (ASC) 15-19 September 2014. H26.

Paldaviciene A., Mazur-Marzec H., Razinkovas-Baziukas A. Toxic cyanobacteria blooms in the Lithuanian part of the Curonian Lagoon // Oceanologia. 2009. № 51. P. 203-216.

Smith V. Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton // Science. 1983. № 221. P. 669-671.

Šulčius S., Pilkaitytė R., Mazur-Marzec H., Kasperovičienė J., Ezhova E., Błaszczuk A., Paškauskas R. Increased risk of exposure to microcystins in the scum of the filamentous cyanobacterium *Aphanizomenon flos-aquae* accumulated on the western shoreline of the Curonian Lagoon // Marine Pollution Bull. 2015. Vol. 99, № 1-2. P. 264-270.

УДК 574.583:574.9+574.523

**А. И. Старков, Н. В. Полякова,
Е. Н. Чернова, А. С. Демчук**
(Санкт-Петербургский государственный
университет, Санкт-Петербург, Россия)
aist606@gmail.com

ЗООПЛАНКТОН ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ ООПТ САНКТ-ПЕТЕРБУРГА

Зоопланктон малых рек и озёр, входящих в систему Особо охраняемых природных территорий (ООПТ) г. Санкт-Петербурга слабо изучен. Традиционно большее внимание уделяется или крупным водным объектам, или же другим группам водных организмов. Так, в целом на малых реках большая часть работ посвящена описанию сообществ макрозообентоса и макрофитов [Крылов, 2005]. В целях комплексного экологического мониторинга водных экосистем, особенно подверженных в той или иной степени антропогенному воздействию, необходимы и исследования сообществ зоопланктона.

Для решения задачи мониторинга в 2016 г. и 2017 г. проведён отбор проб зоопланктона на 20 постоянных станциях на акваториях семи ООПТ (заказники Гладышевский, Юнтоловский, Сестрорецкое болото, Озеро Щучье и Новоорловский, памятники природы Петровский пруд и Долина реки Поповки). Пробоотбор осуществляли дважды в сезон в июне и июле-августе, как в речных, так и озёрных системах. На указанных ООПТ обследованы 13 водных объектов, в т. ч. 9 водотоков и 4 водоема. Отбор и обработка проб проводились по стандартным методикам. 100 л воды отфильтровывали через планктонную сеть (газ № 46) и фиксировали формалином до достижения 4 % концентрации. Оценивали видовой состав, величины обилия, биоиндикационные показатели.

В 2016 г. в сообществах зоопланктона было обнаружено 93 таксона, наиболее разнообразны были ветвистоусые раки (40 видов). Веслоногих раков отмечено 23 вида, коловратки относились к 27 таксонам ранга вида и выше. В разных водных объектах обилие зоопланктона значительно менялось. Общая численность зоопланктона находилась в диапазоне от 40 экз./м³ в р. Поповке до 380 тыс. экз./м³ на станции в оз. Лахтинский разлив, общая биомасса – от 0,44 мг/м³ до 11 г/м³ в тех же водных системах. Как и ожидалось, зоопланктон в стоячих водах в среднем был в несколько раз более многочисленным, чем в реках, при этом на большинстве станций обилие планктонных животных в августе снижалось по сравнению с июнем. Наиболее часто по численности и биомассе доминировали ветвистоусые раки. На нескольких речных станциях наиболее многочисленны были коловратки (р. Рошинка, р. Чёрная речка и р. Гладышевка в июне). Веслоногие раки, в основном, были представлены представителями Cyclopiformes. Calaniformes в заметном количестве развивались в некоторых водоемах и в р. Каменка, на остальных станциях они либо отсутствовали вовсе, либо встречались единичные экземпляры. Рассчитанные значения индекса сапробности в водных объектах на территории ООПТ г. Санкт-Петербурга с достаточным количеством видов-индикаторов органического загрязнения (>6) находятся в диапазоне от 1,21 до 1,98, что соответствует α-олигосапробной и β-мезосапробной зонам (воды условно чистые) и слабо загрязненные).

Летом 2017 г. было отмечено меньшее количество таксонов планктонных ракообразных – 60, практически половина из которых (29) также, как и в 2016 г., относились к ветвистоусым, кроме того обнаружено 15 видов коловраток и 16 – веслоногих ракообразных. На разных станциях количественные характеристики сообществ зоопланктона претерпевали значительные изменения, величины обилия находилась в диапазоне от полного отсутствия в июле в р. Рощинке до общей численности более 530 тыс. экз./м³ и биомассы 5,18 г/м³ в этом же водотоке в июне. Видовое разнообразие в течение лета незначительно увеличилось, средние же величины обилия уменьшились в несколько раз. За счет того, что в июне высокие численности определялись массовым развитием зачастую одного вида на станции, к июлю возросло среднее значение индекса Шеннона с 1,12 до 1,63, что является показателем более выровненного состава зоопланктонных сообществ. Величины индекса сапробности, основного показателя возможного воздействия загрязнения на сообщества, не превышали 2 (что соответствует умеренному уровню загрязнения), в среднем же принимая значения 1,51 в июне и 1,53 в июле, что близко к границе олигосапробной зоны с условно чистыми водами. Стоит отметить, что в ряде случаев оценка сапробности могла быть непоказательной из-за недостаточного количества видов индикаторов.

Ввиду сильной непохожести систем водных объектов разных ООПТ есть смысл рассматривать их по отдельности.

Для акватории Гладышевского заказника можно говорить о неравномерном развитии зоопланктонных сообществ с ярко прослеживающимся запоздалым весенним пиком развития коловраток в июне и практически полным отсутствием зоопланктона в июле. На станциях зафиксировано от полного отсутствия зоопланктона в конце сезона в р. Рощинка до 13 таксонов в р. Гладышевке в это же время наблюдений. Высокие величины обилия при невысоком видовом разнообразии в реках Черная речка и Рощинка в июне связаны с массовым развитием коловраток *Asplanchna priodonta*, в июле же для этих станций показано практически полное отсутствие зоопланктонных организмов. Это не могло не отразиться на биоиндикационных показателях, индекс Шеннона не превышал 0,35, что говорит о сильном перекосе в разнообразии планктонных организмов, индекс сапробности значим только в июне в р. Рощинке, условия в которой можно по этому показателю отнести к β-мезосапробным. Зоопланктонное сообщество р. Гладышевки отличалось большей выравненностью. Общая численность была невысока и незначительно уменьшалась от июня к июлю, биомасса, наоборот, увеличилась. Разнонаправленные изменения были связаны со сменой доминирующей группы – коловратки *Kellicottia longispina* преобладали в июне, а значительно более крупные ветвистоусые ракообразные, в первую очередь *Simocephalus vetulus* – в июле. Индекс Шеннона закономерно увеличился здесь с 1,36 (показатель умеренного загрязнения) до 2,95 (практически граница отсутствия нарушений в сообществе), анализ сапробности позволил отнести данный водоток к олигосапробной зоне.

Зоопланктонные сообщества в водных объектах Юнтоловского заказника отличались ровными высокими величинами обилия с незначительными изменениями во времени. Как и в водотоках Гладышевского заказника, в июне для всех станций, кроме р. Юнтоловки, по численности было показано доминирование коловраток, их доля превышала 50 %. На всех станциях преобладают крупные *A. priodonta*, индикаторы олиго-бета-мезосапробных условий. В общей биомассе зоопланктона р. Юнтоловки и Лахтинского разлива становилась более заметна роль веслоногих ракообразных – *Cyclops vicinus* и ювенильных стадий различных копепоид, в реках Каменка и Глухарка большая же часть биомассы приходилась на коловраток *A. priodonta*. В июле почти на всех станциях преобладала молодь веслоногих ракообразных. И только в Лахтинском разливе большая часть общей биомассы определялась ветвистоусыми раками, в первую очередь *Bosmina longirostris* и *Leptodora kindtii*. Массовое развитие одного вида коловраток отразилось на индексе видового разнообразия Шеннона, в июне его значения не превышали 1,56, что говорит о нарушении структуры сообществ зоопланктона. В июле минимальное значение этого индекса (1,08) отмечено в р. Каменке, на остальных станциях величины индекса Шеннона составляли 1,55–2,34, что показывает на среднюю и, в большинстве случаев, слабую степень загрязненности. Индекс сапробности в водных объектах заказника соответствует олигосапробной зоне и близкой к ней части бета-мезосапробной зоны.

В целом можно говорить о достаточно благоприятных условиях для развития зоопланктона на акватории Новоорловского заказника. Индекс видового разнообразия Шеннона находился в пределах от 1,92 до 2,77, что свидетельствует о слабой нарушенности зоопланктонного сообщества. Индекс сапробности позволил охарактеризовать условия как олигосапробные и бета-мезосапробные, ниже по течению р. Каменки (на территории Юнтоловского заказника) характеристики зоопланктонного сообщества свидетельствовали о более неблагоприятных условиях.

Для зоопланктона Сестрорецкого разлива (заказник Сестрорецкое болото) показаны высокие величины обилия во время всех периодов наблюдения, при этом наблюдалась смена доминирующей группы ветвистоусых раков. В реках заказника показатели обилия были значительно ниже и также со сменой сообществ. Если в начале сезона преобладали циклопоиды различных стадий развития, как по численности, так и по биомассе, то в июле возрастает роль разнообразных ветвистоусых ракообразных, особенно в общей биомассе. Индекс Шеннона в Сестрорецком разливе не повышался более 1,07, при этом показатель сапробности не превышал 1,68, определяя воды разлива как бета-мезосапробные. В реках Сестра и Черная индекс Шеннона не опускался ниже 1,94, индекс сапробности в большинстве случаев характеризовал условия как олигосапробные, т. е. условно чистые. В целом можно говорить о более благоприятных условиях в реках по сравнению с Сестрорецким разливом.

Зоопланктон двух озер заказника Озеро Щучье характеризовался сравнительно высокими видовым разнообразием и биомассой (за счёт массового развития крупных форм) сообществ зоопланктона. В оз. Щучьем можно проследить смену кладоцерно-копеподного зоопланктона начала биологического лета на кладоцерный по биомассе, но с большой долей коловраток в численности за счёт развития мелкой колониальной *Conochilus unicornis*, в июле. В оз. Дружинном происходила обратная смена – в общей численности уменьшалась доля коловраток, по биомассе же доминировали ветвистоусые раки. Значения индекса Шеннона также претерпевали разнонаправленные изменения. В оз. Щучьем величина индекса снизилась с 2,61 до 1,44, в оз. Дружинном же увеличилась с 1,21 до 2,51. При этом низкие значения индекса сапробности позволили отнести оба водоёма к олигосапробной зоне.

Показатели обилия зоопланктона в заказнике Петровский пруд возрастали в течение лета при неизменном количестве таксонов. Здесь доминировали веслоногие ракообразные на разных стадиях жизненного цикла, в первую очередь *Eudiaptomus transylvanicus* и молодёжь циклопоид. В июле несколько возрастает роль ветвистоусых раков. Индекс Шеннона показал слабую нарушенность зоопланктонного сообщества, индекс сапробности характеризует воды пруда как олиготрофные.

Сообщество зоопланктона р. Поповка характеризовалось низкими видовым разнообразием и величинами обилия организмов зоопланктона на протяжении всего периода наблюдений. Индекс видового разнообразия Шеннона значимые величины в 2017 г. принимал лишь на одной станции – не более 1,41, что свидетельствует о сильно угнетённом сообществе зоопланктона в данном водотоке. Оценку сапробности провести не представлялось возможным ввиду малого количества видов индикаторов. Оценка биоиндикационных показателей не согласуется с таковой, проведенной в 2016 г., тогда величины индекса Шеннона в июне превышали 3, несколько уменьшаясь к августу.

Таким образом, несмотря на то, что исследованные водные объекты расположены в границах г. Санкт-Петербурга, качество воды, оцененное по состоянию сообществ планктонных животных, высокое. При общем снижении числа видов на втором году изучения, сообщества отдельных водоёмов претерпели незначительные межгодовые изменения. Наиболее неблагоприятные условия показаны в водотоках Гладышевского заказника (исключая р. Гладышевку), водотоках Юнтоловского заказника, р. Каменке на всём её протяжении, водных объектах Сестрорецкого болота. В значительно лучшем состоянии находятся озера Лахтинский разлив, Щучье, Дружинное, р. Поповка. Условия в Петровском пруде можно считать благополучными в июне и вызывающими опасения в июле.

Библиографические ссылки

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука, 2005, 264 с.

Н. А. Старцева, А. Г. Охупкин, Е. Л. Воденеева
(Национальный исследовательский
Нижегородский государственный университет
им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
startseva@bio.unn.ru

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПЛАНКТОННЫХ
АЛЬГОЦЕНОЗОВ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ
АНТРОПОГЕННО ИЗМЕНЕННОГО ЛАНДШАФТА
(г. НИЖНИЙ НОВГОРОД)**

Малые реки и озера городов, несмотря на кажущуюся бесполезность для человека, являются важными элементами антропогенно измененных ландшафтов. Они повышают влажность и усиливают вертикальную циркуляцию воздуха, влияют на ветровой режим городов, уменьшают загрязненность воздуха пылью и промышленными газами [Природный комплекс ..., 2000] а также играют определенную эстетическую роль при формировании рекреационных зон урбосферы. Планктонные альгоценозы, являющиеся в структурном и функциональном отношении важнейшим компонентом данных экосистем, подвергаются воздействию сложного комплекса факторов среды, часть из которых являются стрессовыми. Использование формализованных показателей структуры пресноводных альгоценозов (видовое богатство, видовое разнообразие, характер доминирования и т. д.) позволяют более полно охарактеризовать структуру альгоценозов данных водных объектов, что необходимо при проведении экологического мониторинга и планировании мероприятий рационального природопользования и охране природных объектов.

Цель работы – охарактеризовать флористическое и ценотическое разнообразие фитопланктона малых водоемов и водотоков г. Нижнего Новгорода.

В результате многолетних наблюдений (1994-2013) проанализировано 820 проб фитопланктона 19 водных объектов различного лимнического типа, расположенных в пределах г. Нижний Новгород и имеющих различное происхождение, гидрохимический статус, трофность и уровень антропогенной нагрузки. Для характеристики сообществ фитопланктона использовали флористическое или таксономическое разнообразие (число таксонов разного ранга) [Шмидт, 1974], удельное видовое разнообразие (число видов в пробе); индексы, рассчитанные по биомассе водорослей: индекс ценотического разнообразия Шеннона-Уивера (H' , бит/г), индекс выравненности Пielу (P') [Мегарран, 1992], Доминирующими считались виды, создававшие более 10 % от общей биомассы фитопланктона в пробе.

Нижний Новгород расположен при слиянии двух крупных европейских рек – Волги и Оки, которая разделяет территорию города на две части, резко отличающиеся по характеру рельефа: возвышенную нагорную (правобережье р. Оки, Окско-Волжское междуречье), и низменную заречную (левобережье р. Оки). Территория города охватывает два зональных типа ландшафта: зону широколиственно-еловых (смешанных, или подтаежных) лесов, локализованную в низинном Левобережье р. Волги и Окско-Волжского междуречья, и зону широколиственных лесов (или дубрав), расположенную в Правобережье Приволжской возвышенности. Уникальность района исследования определяется различным сочетанием естественно-гидрологических, геоморфологических, природных и антропогенных факторов вследствие присутствия данных четко контрастирующих между собой биоклиматических зональных единиц.

В нагорной части города были исследованы реки Старка, Кова и Рахма, а также Щелковские пруды наливного типа (Верхнее, Среднее и Нижнее). В пределах низинного левобережья р. Оки изучены планктонные альгоценозы рек Левинка, Гниличка, Черная, Ржавка и Борзовка, бессточных озёр Силикатное, Светлоярское, Парковое и Счастливое, пойменных озёр Лунское, Мещерское, а также наливного пруда проточного типа оз. Сорновское (р. Параша). Уровень техногенного загрязнения отдельных водных объектов города оценивается от «допустимого» до «чрезвычайно опасного» [Природный комплекс ..., 2000].

Таксономическое разнообразие флоры планктонных водорослей водоемов и водотоков города достаточно велико и насчитывает 850 видовых и внутривидовых таксонов, из которых в реках зарегистрировано 822, в водоемах замедленного водообмена – 776. Ведущими по числу таксонов рангом ниже рода отделами являлись *Chlorophyta* (398 – 46,8 %), *Bacillariophyta* (243 – 28,6 %) и *Euglenophyta* (158 – 18,6 %).

Ведущими порядками во флоре водорослей данных водных экосистем, формировавшими около 65 % видового богатства, являлись *Chlorococcales*, *Raphales*, *Euglenales* и *Desmidiaceales*. Отличительной чертой альгофлоры озёрных экосистем явилось присутствие в группе ведущих порядка *Peridinales*, а речных – порядка *Chlorococcales*. В реках наиболее весомый вклад имели представители порядков *Euglenales* и *Oscillatoriales*. Зональные особенности территории низменной заречной части города (значительное увлажнение, заболоченность) отразились на более высокой степени участия в сложении общей альгофлоры левобережных водных объектов золотистых (в 1,5 раза), эвгленовых (1,5 раза) и криптофитовых (1,6 раза) водорослей. Удельное видовое богатство (число видовых и внутривидовых таксонов в пробе) альгоценозов лотических и лентических экосистем оказалось схожим, составляя $25,32 \pm 0,85$ и $28,24 \pm 0,33$ соответственно. Это возможно трактовать как показатель примерно одинаковой экологической емкости исследованных водных объектов, позволяющий одновременно развиваться соответствующему этой емкости определенному числу видов.

Оценка степени общности альгофлор (по значениям коэффициента Серенсена) данных водных объектов по накопительным спискам водорослей показала, что наиболее близки по видовому составу водоемы сходной типологии вне зависимости от их приуроченности к определенной ландшафтной зоне. Это выделившиеся в отдельные кластеры реки наименьшей (Ржавка, Старка, Кова) и наибольшей протяженности (Рахма, Черная, Гниличка), а также небольшие реки с заболоченным водосбором (Левинка, Борзовка), небольшие озера искусственного происхождения, возникшие на месте песчаных карьеров (Светлоярское, Счастливое, Парковое), система прудов Щелоковского хутора, река с образованным на ней путем запруды и обваловки берегов озером (Параша и Сормовское) и достаточно большие озера пойменного происхождения (Мещерское и Лунское, за исключением оз. Силикатного). В целом, сходство альгофлор лентических и лотических экосистем составило 70 %. Дискретность видового состава отдельных сообществ водорослей более наглядно проявилась на уровне доминантов, что отразилось на низких показателях сходства их перечня и достаточно четком выделении групп водоемов в зависимости от их типа, а также особенностей ландшафтной организации территории водосбора.

В лентических экосистемах с низкими средневегетационными значениями биомассы фитопланктона до $1,0-1,3 \text{ г/м}^3$ (озера Верхнее и Среднее Щелоковское, Светлоярское, Парковое) планктонные альгоценозы были в основном образованы представителями зеленых, диатомовых и динофитовых водорослей, реже – золотистых и синезеленых. Их максимальное развитие (до $2-4 \text{ г/м}^3$) было приурочено к летнему сезону, а сезонная динамика биомассы представляла многовершинную кривую с частой сменой доминирующих видов, создававших не менее 10% общей биомассы в пробе [Охапкин, Старцева, 2004]. Ценотические типы планктона, выделенные по доминирующим видам, для олиготрофных водоемов включали: для оз. Верхнего Щелоковского «*Scenedesmus-Euglena-Mallomonas-Dinobryon-Pandorina-Navicula-Cyclotella-Fragilaria-Stephanodiscus*»; оз. Среднего Щелоковского «*Stephanodiscus-Ulnaria-Euglena-Ceratium-Peridinium-Oocystis*»; оз. Светлоярского «*Dinobryon-Ceratium-Peridinium-Cyclotella-Fragilaria-Trachelomonas-Coenochloris-Coelastrum*»; оз. Паркового «*Ceratium-Peridinium-Planktothrix-Lymnothrix-Trachelomonas-Anabaena*. В водоемах данной группы средневегетационные показатели индекса ценотического разнообразия Шеннона-Уивера находились в пределах 2,34-2,56 бит/г, а индекс выравненности Пielу изменялся от 0,52 до 0,60.

В мезотрофно-эвтрофных озерах со средневегетационными показателями биомассы водорослей $3-5 \text{ г/м}^3$ (Мещерское, Сормовское, Нижнее, Счастливое, Силикатное) максимальные показатели биомассы были также приурочены к максимальному прогреву воды. В лет-

ний сезон формировались полидоминантные планктонные альгоценозы с преобладанием диатомовых и динофитовых водорослей, иногда – синезеленых. В данных водоемах выделялись следующие ценоотические типы: в оз. Мещерском «*Dinobryon-Asterionella-Ceratium-Peridinium-Anabaena-Fragilaria-Stephanodiscus*»; в оз. Сорновском «*Rhizosolenia-Ulnaria-Navicula-Fragilaria-Trachelomonas-Ceratium-Peridinium-Lepocinclis*»; в оз. Нижнем Щелковском «*Peridinium-Pediastrum-Coelastrum-Oocystis-Fragilaria-Stephanodiscus-Cyclotella*»; в оз. Счастливым «*Peridinium-Melosira-Gomphosphaeria-Ceratium-Mallomonas-Anabaena*»; в оз. Силикатном «*Cyclotella-Peridinium-Fragilaria-Coelastrum-Ceratium*». Средневегетационные показатели фитоценотической структуры отдельных водных объектов находились в пределах 1,52-3,03 (H_B) и 0,35-0,64 (E_B).

Заметное упрощение структуры альгоценозов отмечено только для эвтрофно-гипертрофного озера Лунского в годы с сильным «цветением» воды цианобактериями, когда максимальная биомасса фитопланктона достигала 41,0 г/м³. Показатели ценоотической структуры фитопланктона находились на низком уровне ($H_B=0,6\pm0,10$ и $E_B=0,15\pm0,02$) [Охапкин, Старцева, 2005], а ценоотический тип планктона определялся как «*Aphanizomenon-Anabaena*». При меньшей интенсивности развития водорослей в оз. Лунском выделялся ценоотический тип планктона «*Trachelomonas-Anabaena-Peridiniopsis-Fragilaria-Asterionella-Peridinium*».

В целом, наибольшую значимость в формировании фона планктона из 155 видов, доминировавших в городских водоемах в тот или иной отрезок времени, имели 23 вида, создававшие более 10 % от общей биомассы водорослей и имеющие встречаемость более 50 %. Таким образом, под воздействием различных сочетаний факторов среды в каждом водоеме складывался особенный комплекс доминирующих видов водорослей, в большинстве своем являющихся эврибионтами, что наблюдается при загрязнении вод [Алимов, 2000].

Для речных экосистем также были выделены ценоотические типы растительного планктона. В верхнем и среднем течении рек нагорной части города они были сформированы в основном представителями пennisных диатомовых водорослей бентосных и литоральных группировок («*Navicula-Nitzschia-Cymatopleura-Surirella-Euglena*»). В устьевых участках рек возрастала ценозообразующая роль центрических диатомовых и фитофлагеллят (зеленых вольвоксовых и эвгленовых – тип «*Stephanodiscus-Cymatopleura-Nitzschia-Chlamydomonas-Pandorina*»).

В реках низинного левобережья, не подверженных зарегулированию, выделялись следующие ценоотические типы: «*Euglena-Oscillatoria-Synedra-Stauroneis*», «*Synedra-Fragilaria-Navicula*», «*Trachelomonas-Euglena-Synedra-Chlamydomonas-Raphidocelis*» (верхнее и среднее течение рек), «*Stephanodiscus-Aulacosira-Microcystis-Aphanizomenon*» (устьевые участки). Для речных систем, сток которых зарегулирован плотинами, характерным оказался тип планктона, свойственный мезотрофно-эвтрофным водоемам замедленного водообмена: «*Ceratium-Peridinium-Aphanizomenon*».

Показатели биоценотической структуры альгоценозов в реках значительно варьировали: H_B изменялся от 0,15 до 4,65; P_B от 0,10 до 0,92. Для речных экосистем низинного левобережья диапазон изменений оказался более широким. Максимальные показатели индексов здесь отличались от минимальных в 2-25 раз, тогда как в водотоках возвышенного правобережья – только в 2-6 раз. Средние за период исследований значения данных индексов для совокупностей водотоков право- и левобережья статистически различались. Наибольший размах изменений ($H_B=0,9-4,42$; $P_B=0,10-0,88$) был зарегистрирован в р. Черной, имеющей наибольшую протяженность (19 км). Упрощение ценоотической структуры альгоценозов наблюдалось лишь в р. Ржавке ($H_B=0-2,36$), водоток которой почти полностью сформирован сточными водами. Фитопланктон здесь был представлен набором отдельных диаспор, преимущественно из представителей бентосных и литоральных группировок диатомовых (виды родов *Synedra*, *Navicula*, *Nitzschia*), эвгленовых (*Trachelomonas* spp., *Euglena* spp.), синезеленых (*Oscillatoria* sp.).

При анализе связи видового разнообразия фитопланктона исследованных лентических водных экосистем с факторами среды, было показано, что структура альгоценозов была более разнообразной в водоемах, воды которых были обогащены аммонийной формой азота (коэффициент ранговой корреляции Спирмена, $r_s=0,68$), имели более высокие отношения минерального азота к минеральному фосфору ($r_s=0,62$), кремния к общему фосфору ($r_s=0,64$), а также кремния к общему железу ($r_s=0,65$). Видовое разнообразие сообществ возрастало в водоемах с меньшей межгодовой изменчивостью средневегетационной биомассы фитопланктона ($r_s=-0,87$; $p<0,05$) [Охапкин, Старцева, 2005].

В целом формирование и поддержание высокого таксономического и ценотического разнообразия альгоценозов изученных водных экосистем определялось типом водной экосистемы (лотическим или лентическим), а также пятнистостью ландшафтно-гидрологических условий формирования стока, способствующей возникновению сообществ фитопланктона различного состава и структуры.

Библиографические ссылки

Алимов А. Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.

Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М., 1992. 184 с.

Охапкин А. Г., Старцева Н. А. Динамика видовой структуры фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий: доминирующие виды и биомасса альгоценозов // Биология внутр. вод. 2004. № 3. С. 38-45.

Охапкин А. Г., Старцева Н. А. Динамика видовой структуры фитопланктона малых водоемов урбанизированных территорий: видовое разнообразие и размерная структура сообществ // Биология внутр. вод. 2005. № 2. С. 29-33.

Природный комплекс большого города: Ландшафтно-экологический анализ / Э. Г. Коломыщ, Г. С. Розенберг, О. В. Глебова и др. МАИК «Наука/Интерпериодика». М.: Наука, 2000. 286 с.

Шмидт В. М. Количественные показатели в сравнительной флористике // Ботанический журн. 1974. Т. 59, № 7. С. 929-940.

УДК [582.261.1+582.276]:546.171.6(262.5)

Л. В. Стельмах

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

ОТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ОРГАНИЧЕСКИМ УГЛЕРОДОМ И ХЛОРОФИЛЛОМ «а» В ФИТОПЛАНКТОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ: ИЗМЕНЧИВОСТЬ И РЕГУЛИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Известно, что в Черном море такие показатели, как биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла «а», отражающие продуктивность вод, подвержены существенной пространственно-временной изменчивости. Однако очень часто изменения биомассы водорослей и концентрации хлорофилла не совпадают, что обусловлено, прежде всего, фотоакклимацией фитопланктона, а также различиями в структурных и функциональных характеристиках планктонных водорослей, принадлежащих к разным таксонам. Наиболее важным и легко наблюдаемым эффектом, обусловленным фотоакклимацией, является изменение под действием света внутриклеточного отношения между органическим углеродом и хлорофиллом «а» (С/Хл а) в фитопланктоне [Bellasico et al., 2016].

В исследованных прибрежных водах моря в районе Севастополя и южного берега Крыма изменения условий среды, таксономической и размерной структуры фитопланктона в поверхностном слое (0-1 м) явились причиной большой амплитуды сезонной вариабельности отношения $C/Xл\ a$ ($мг\ C \cdot мг\ хл\ a^{-1}$) в суммарном нано- и микрофитопланктоне, на долю которого в Черном море приходится, как правило, не менее 90 % общей биомассы фитопланктона [Ведерников, Микаэлян, 1989; Ратькова, 1989; Koruz et al., 2012]. Одинаковый характер изменчивости отношения $C/Xл\ a$ в различных участках прибрежных поверхностных вод моря позволил представить сезонную динамику этого параметра по всему массиву полученных с 2000 по 2010 г. данных в виде одновершинной кривой с максимумом в летний период (234 ± 139) и минимумом в зимний (56 ± 23). Промежуточные величины $C/Xл\ a$ наблюдались весной (113 ± 90) и осенью (138 ± 101).

Основную биомассу черноморского фитопланктона, как правило, создают диатомовые и динофитовые водоросли [Ратькова, 1989; Поликарпов и др., 2003; Стельмах и др., 2009, 2013]. По нашим данным, в поверхностном слое исследованных вод во все сезоны на их долю приходится 93-97 % суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона. Соотношение между этими группами водорослей претерпевает регулярную временную и пространственную изменчивость [Стельмах и др., 2009, 2013]. Последняя обусловлена совместным влиянием абиотических факторов среды и биотическими взаимодействиями в планктоне. При изменении параметров среды (света, температуры, количества питательных веществ) и скорости выедания фитопланктона зоопланктоном происходит постепенная перестройка видовой, таксономической и размерной структуры фитопланктона, изменяется его биомасса, удельное содержание пигментов в клетках водорослей и их функциональные характеристики. Мы полагаем, что не только абиотические условия среды (прежде всего свет), но и особенности таксономического состава и размерной структуры фитопланктона влияют на изменчивость отношения $C/Xл\ a$ в исследованных водах в течение года. В качестве показателя таксономического состава фитопланктона нами выбрана относительная доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона ($B_{Dinoph.}$), выраженная в процентах. Средней характеристикой размерной структуры суммарного нано- и микрофитопланктона может служить средневзвешенный объем его клеток ($V_{ср.дн.}$). Показано, что минимальные величины отношения $C/Xл\ a$ в нано- и микрофитопланктоне, наблюдаемые в зимний период, сопряжены с наименьшей долей динофитовых водорослей в его суммарной биомассе и наиболее низкими значениями $V_{ср.дн.}$. При этом отмечены минимальные значения интенсивности света у морской поверхности ($8 \pm 5\ Э \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$) и температуры воды ($9 \pm 2\ ^\circ C$), а также максимальное суммарное содержание нитратов и аммония в среде ($5,6 \pm 4,9\ мкМ$). В этих условиях вариабельность отношения $C/Xл\ a$ регулировалась преимущественно светом, так как в отмеченном диапазоне световых интенсивностей наблюдается линейная зависимость между этими параметрами. Влияние света на данное отношение усиливалось низкой температурой и достаточно высоким содержанием минерального азота. На фоне повышения от зимы к лету интенсивности солнечной радиации в среднем до $45\ Э \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$ и температуры воды в среднем до $23\ ^\circ C$ наблюдалось снижение содержания минеральных соединений азота приблизительно в 3,7 раза. Возрастала доля крупных форм динофитовых водорослей. Эти процессы приводили к росту $C/Xл\ a$, среднее значение которого в летний период было приблизительно в 4 раза выше, чем в зимний. В течение летнего периода исследуемый показатель изменялся в довольно широком интервале (от 35 до 500). Известно, что при интенсивности фотосинтетически активной радиации выше $20-25\ Э \cdot м^{-2} \cdot сутки^{-1}$ отношение $C/Xл\ a$ слабо зависит от нее [Geider, 1997]. В летний период интенсивность солнечной радиации у поверхности моря превышает эти значения, а в верхнем квазиоднородном слое (ВКС), протяженность которого в исследованных водах была около 5 м, лишь незначительно ослабляется. В результате этого изменчивость отношения $C/Xл\ a$ в фитопланктоне поверхностного слоя вод зависела, как показал регрессионный анализ, в основном от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона ($V_{ср.дн.}$) и относительной доли динофитовых водорослей в его суммарной биомассе ($B_{dinoph.}$). Являясь независимыми между собой предиктора-

ми, они определяли 79 % изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом «а». В весенний и осенний периоды года условия среды, таксономический состав, а также размерная структура нано- и микрофитопланктона приблизительно одинаковы. Поэтому средние величины $C/Xл\ a$ для указанных периодов различались слабо. Основная роль в регуляции изменчивости данного показателя в течение весны и осени принадлежит совместно влиянию абиотических условий среды.

Так как исследования сезонной вариабельности отношения $C/Xл\ a$ в фитопланктоне глубоководной области моря ранее не выполнялись, представления о ней получены на основе выполненных расчетов этого отношения по данным параллельных определений суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона и концентрации хлорофилла «а» для различных месяцев в разные годы. В результате реконструкции изменчивости данного параметра в течение года в глубоководной области моря показано, что максимальные средние его величины (173 ± 36) наблюдались в летний период, а минимальные (49 ± 22) получены зимой. Весной и осенью отмечены промежуточные значения (90 ± 43 и 130 ± 40 соответственно). Можно заключить, что характер сезонной изменчивости отношения $C/Xл\ a$ суммарного нано- и микрофитопланктона для мелководных и глубоководных районов моря одинаков.

Исследования, выполненные в течение теплого периода года (с мая по октябрь в 2005-2013 гг.) показали, что в различных участках мелководных районов Черного моря величина отношения $C/Xл\ a$ в суммарном нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя, как правило, неодинакова. Величины отношения $C/Xл\ a$ в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод различаются по пространству в пределах 2,5-9 раз. Регрессионный анализ показал, что основная доля вариабельности данного параметра обусловлена, как правило, изменчивостью средних значений интенсивности света в верхнем квазиоднородном слое, а также разным соотношением между динофитовыми и диатомовыми водорослями в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона. Как следует из эмпирических дифференциальной и интегральной функций распределения значений данного параметра, в теплый период года они находятся преимущественно в диапазоне от 60 до 150, 90 % значений отношения не превышает 220, а 95 % – 270. Медиана составляет 115.

Для всех сезонов года представлена изменчивость отношения $C/Xл\ a$ для суммарного нано- и микрофитопланктона в пределах зоны фотосинтеза (до 1 % света). В зимний период в Черном море при интенсивном перемешивании вод отношение $C/Xл\ a$ в этой зоне было практически одинаковым (в среднем 42 ± 8). С апреля по ноябрь отношение между органическим углеродом и хлорофиллом «а» в нано- и микрофитопланктоне, как правило, снижалось от верхней границы освещенной зоны к нижней. Различия между значениями данного показателя на поверхности моря и у основания зоны фотосинтеза составляли весной и осенью в среднем 2,5 раза, а летом – 4,5 раза. Регрессионный анализ показал, что в стратифицированных водах для периода с мая по ноябрь изменчивость отношения $C/Xл\ a$ в пределах зоны фотосинтеза обусловлена в основном изменчивостью двух независимых между собой параметров – светом и относительной долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона при определяющей роли света.

В результате проведенных исследований впервые на большом фактическом материале, полученном автором, представлена сезонная динамика отношения $C/Xл\ a$ в суммарном нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод прибрежных и глубоководных районов Черного моря. Показана пространственная вариабельность значений данного параметра и определены ее границы. На основе статистического анализа и количественных оценок выявлена важная роль не только абиотических условий среды, но и таксономического состава, а также размерной структуры фитопланктона в изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом «а».

Работа выполнена в рамках госзадания по направлению «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом».

Библиографические ссылки

Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука, 1989. С. 84-105.

Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А., Павловская Т. В., Гаврилова Н. А. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001-2003 гг.) // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). Севастополь, 2003. С. 16-42.

Ратькова Т. Н. Фитопланктон открытой части Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. М.: Наука, 1989. С. 38-52.

Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) // Морской экологич. журн. 2009. Т. 5, № 2. С. 74-87.

Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Скорость роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в период осеннего «цветения» *Emiliania huxleyi* в западной части Черного моря // Морской экологич. журн. 2013. Т. 12, № 2. С. 51-62.

Bellacicco M., Volpe G., Colella S. et al. Influence of photoacclimation on the phytoplankton seasonal cycle in the Mediterranean Sea as seen by satellite // Remote Sensing of Environment. 2016. Vol. 184. P. 595-604.

Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a* : carbon ratio to light, nutrient limitation and temperature // Marine Ecology Progress Series. 1997. Vol. 148. P. 187-200.

Kopuz U., Feyzioglu A. M., Agirbas E. Picoplankton Dynamics during Late Spring 2010 in the South-Eastern Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2012. Vol. 12. P. 397-405.

УДК 574.583:574.9+574.523

**И. А. Столбун¹, М. И. Гладышев^{2, 3}, Н. Н. Сущик^{2, 3},
О. Н. Махутова^{2, 3}, Д. Д. Павлов¹, А. В. Крылов¹**

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

²Институт биофизики Сибирского отделения РАН, Красноярск, Россия;

³Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия)

sia@ibiw.yaroslavl.ru

ЗООПЛАНКТОН В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ОКОЛОВОДНЫХ ПТИЦ КАК ИСТОЧНИК ПОЛИНЕНАСЫЩЕННЫХ ЖИРНЫХ КИСЛОТ МОЛОДИ РЫБ

Колониальные поселения гидрофильных (водоплавающих и околотоводных) птиц приводят к специфическим изменениям химических характеристик водоемов, что сказывается на структурных и функциональных показателях сообществ гидробионтов [Крылов и др., 2012; Limnology, Aquatic Birds, 2006 и др.]. Важным представляется аспект исследований, касающийся качественных изменений зависимых видов и их сообществ, в частности, содержания в них полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). Показано, что ПНЖК играют ключевую роль в метаболизме животных всех систематических групп, являясь биохимическими предшественниками простагландинов, тромбоксанов, лейкотриенов, регулирующих многие важнейшие физиолого-биохимические функции организма. Наибольшее значение имеют незаменимые длинноцепочечные ПНЖК семейства $\omega 3$, такие как эйкозапентаеновая (ЭПК,

20:5ω3) и докозагексаеновая (ДГК, 22:6ω3) [Сушик, 2008; Arts et al., 2001; Plourde, Cunnane, 2007]. Для нормального развития и роста личинок рыб особенно необходим высокий уровень ДГК в пище [Correan, 2002]. Из всех групп организмов способностью к синтезу ЭПК и ДГК обладают лишь некоторые микроводоросли, от которых синтезированные ими ПНЖК передаются по трофическим сетям к водным беспозвоночным, а от них – к рыбам и далее по трофической сети. Трансформация структуры сообществ фитопланктона, наблюдающаяся в зонах воздействия продуктов жизнедеятельности птиц [Кулаков и др., 2010; Сахарова, Корнева, 2015], способствуют изменению содержания ПНЖК на разных уровнях трофической сети биогидроценозов. В частности, при определении состава и содержания ПНЖК в сестоне и планктонных беспозвоночных было показано, что в зоне влияния птиц зоопланктон отличался большим содержанием необходимой для роста и развития рыб незаменимой докозагексаеновой кислоты, что характеризовало его как более качественный корм [Крылов, 2011]. Однако необходимо выяснить, насколько высокое содержание ДГК в зоопланктоне может способствовать росту молоди рыб. Для этого была изучена молодь рыб на участке открытой литоральной зоны, где количественные показатели их основного кормового объекта – зоопланктона в местах влияния продуктов жизнедеятельности колонии околородных птиц практически не отличаются от фоновых величин, а изменяется их структура за счет преобладания веслоногих ракообразных [Крылов, 2011]. Это дает возможность рассмотреть вопрос о роли качественного состава корма для роста и развития молоди рыб, а не количественных характеристик их жертв.

Комплексные исследования проводили в летне-осенний период 2015-2016 гг. на зарастающем открытом мелководье Волжского плеса Рыбинского водохранилища (58°03.512' с.ш., 38°17.431' в.д.) в зоне влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой (*Ardea cinerea* L.) и большой белой (*A. alba* L.) цапель, а также на фоновом участке выше границ колонии (58°02.712' с.ш., 38°18.432' в.д.), где поселения птиц отсутствовали (контроль).

Результаты исследования показали, что для зоопланктона в зоне влияния птиц в среднем за период наблюдения было характерно более высокое содержание ЭПК, ДГК, а также биогенных элементов – углерода (С), азота (N) и фосфора (Р). Отмечено более низкое соотношение С : N, но более высокое С : Р и N : Р. Все наблюдаемые различия проявлялись лишь на уровне тенденции, за исключением содержания ДГК ($p < 0,05$). Максимальное количество С, N, Р, ДГК и минимальные величины С : N в ЗП на обоих участках наблюдались в конце июля, наибольшие значения С : Р и N : Р на фоновом участке зарегистрированы в конце июля, а в зоне влияния птиц – в августе. В середине и конце июля, а также в сентябре в зоне влияния колонии в зоопланктоне было достоверно больше ЭПК и ДГК ($p < 0,05$).

Потребление зоопланктона, отличающегося высоким содержанием эссенциальных ПНЖК, способствовало тому, что молодь рыб в зоне влияния птиц содержала больше ЭПК и ДГК, а также ЭПК/С и ДГК/С, причем различия по концентрации ДГК были достоверными ($p < 0,05$). Максимальные различия по концентрации ДГК у молоди рыб отмечены в конце вегетационного периода (сентябрь). Для рыб, в отличие от водорослей и беспозвоночных, характерно постоянство элементного состава, поэтому молодь обоих участков содержали практически одинаковое количество С, N и Р, а также соотношения С : N, С : Р и N : Р.

Следует отметить, что в участке открытого мелководья водохранилища в районе колонии цапель в период их гнездования численность молоди рыб была выше, чем в контроле (в среднем в 1,7 раза). Кроме того, в зоне влияния птиц молодь рыб отличалась достоверно более высокими значениями размерно-массовых показателей, а также большим темпом прироста массы тела по сравнению с молодью фоновой участка. Обнаруженные особенности могут быть обусловлены качественными и структурными особенностями кормовой базы рыб – зоопланктона, сообщества которого характеризуются высокой долей ракообраз-

ных и организмы которого отличаются высоким содержанием ДГК. После отлета птиц численность молоди рыб в результате перераспределения на биотопы, отличающиеся более выгодными условиями (в данном случае – защищенностью и высокой кормовой базой), снизилась и имела характерные для открытого побережья водохранилища значения [Столбунов и др., 2017].

Таким образом, проведенные исследования показали, что потребление молодью рыб зоопланктонных организмов, отличающихся высоким содержанием эссенциальных полиненасыщенных жирных кислот, приводит к увеличению их размерно-массового роста. Колониальные поселения гидрофильных птиц в условиях открытого побережья водохранилища являются одним из биоценологических факторов, оказывающим влияние на характер распределения, плотность скоплений, рост и развитие молоди рыб. Средообразующий эффект жизнедеятельности колонии птиц на рыбное население водоема имеет временной характер, ограниченный периодом гнездования птиц.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (16-04-00028_a).

Библиографические ссылки

Крылов А. В., Гладышев М. И., Косолапов Д. Б., Сущик Н. Н., Корнева Л. Г., Махутова О. Н., Кулаков Д. В., Калачёва Г. С., Дубовская О. П. Влияние колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) на планктон малого озера и содержание в нем незаменимых полиненасыщенных жирных кислот // Сибирский экологич. журн. 2011. № 1. С. 59-68.

Крылов А. В., Кулаков Д. В., Чалова И. В., Папченков В. Г. Зоопланктон пресных водоемов в условиях влияния гидрофильных птиц. Ижевск: Издатель Пермьяков С. А., 2012. 204 с.

Кулаков Д. В., Косолапов Д. Б., Крылов А. В., Корнева Л. Г., Малин М. И., Павлов Д. Д. Планктон высокотрофного озера в условиях влияния продуктов жизнедеятельности колонии серой цапли (*Ardea cinerea* L.) // Поволжский экологич. журн. 2010. № 3. С. 274-282.

Сахарова Е. Г., Корнева Л. Г. Фитопланктон защищенного мелководья Рыбинского водохранилища в условиях влияния колониального поселения озерной чайки (*Larus ridibundus* L.) // Экология. 2015. № 6. С. 454-459.

Столбунов И. А., Кутузова О. Р., Крылов А. В. Влияние поселения цапель (*Ardea cinerea* L. и *A. alba* L.) на прибрежные группировки молоди рыб Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2017. № 4. С. 75-85.

Сущик Н. Н. Роль незаменимых жирных кислот в трофометаболических взаимодействиях в пресноводных экосистемах (обзор) // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 299-316.

Arts M. T., Ackman R. G., Holub B. J. «Essential fatty acids» in aquatic ecosystems: A crucial link between diet and human health and evolution // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2001. Vol. 58. P. 122-137.

Copeman L. A., Parrish C. C., Brown J. A., Harel M. Effects of docosahexaenoic, eicosapentaenoic, and arachidonic acids on the early growth, survival, lipid composition and pigmentation of yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*): a live food enrichment experiment // Aquaculture. 2002. Vol. 210. P. 285-304.

Limnology and Aquatic Birds / Edited by A. R. Hanson, J. J. Kerekes // Hydrobiologia. 2006. Vol. 567. 350 p.

Plourde M., Cunnane S. C. Extremely limited synthesis of long chain polyunsaturates in adults: implications for their dietary essentiality and use as supplements // Appl. Physiol. Nutr. Metab. 2007. Vol. 32. P. 619-634.

**СОЗРЕВАНИЕ САМОК И ООГЕНЕЗ
ПЕЛАГИЧЕСКОЙ КРЕВЕТКИ *PARAPASIPHAЕ SULCATIFRONS* SMITH, 1884
(CRUSTACEA: DECAPODA: CARIDEA: PASIPHAEIDAE)**

Креветка *Parapasiphae sulcatifrons* – космополит. Распространена в Атлантическом океане – от Гренландии и Исландии на юг до Мексиканского залива вдоль восточного побережья Северной Америки, и до Южной Африки – в Восточной Атлантике. В Индийском океане известна в его центральных и южных районах. В Тихом океане встречается от Японии на западе и от о. Ванкувер (Британская Колумбия, 51°26' с.ш., 131°09' з.д.) до Южной Австралии (44°55' ю.ш.). Обитает на глубинах 400-5497 м; связей с дном не имеет. Частота ее встречаемости с глубиной возрастает, при максимуме глубже 1000 м. Ее можно считать батипелагическим видом [Crosnier, Forest, 1983; Буруковский, 1993]. Креветки имеют длину 45-84 мм: у самцов – 40-60 мм, у самок – до 59-84 мм. Вид играет важную роль в трофических цепях мезо- и батипелагиали: регулярно встречается в питании таких массовых рыб, как *Photostomias gueneri* (Malacosteidae), *Gonostoma elongatum* (Gonostomatidae) и *Coryphaenoides rupestris* (Macrouridae); сама креветка питается сначала копеподами, эуфаузидами, потом креветками, рыбами (Myctophidae) [Буруковский, 1993]. Это – непромысловый вид, ее находки в прилове к промысловым видам рыб носят редкий характер [FAO, 2017]. Несмотря на ряд данных о таксономии и распространении этого вида [Виноградов, 1968; Crosnier, Forest, 1973; Hargreaves, 1984; Чесунов, 1984; Kikuchi, Omori, 1985; Krygier, Wasmer, 1988; Hendrickx, Estrada Navarrete, 1989; Komai et al., 2000; Martin, 2003], знания о его размножении ограничены [Омори, 1974; Буруковский, 1993]. Одна работа описывает созревание и эмбриогенез у *P. sulcatifrons* [Sudnik, Falkenhaus, 2015]. Данных об оогенезе вида нет.

Материал в количестве 23 самок собран пелагическим тралом в рейсе НИС «ПРОФЕССОР СЕДЛЕЦКИЙ» 08-09.1984 г. в Северо-Восточной Атлантике (40°55'5"-46°00' с.ш., 18°01'1"-28°59'7" з.д.) над глубинами 850-1200 м и с официального разрешения передан автору на обработку. При биологическом анализе [Буруковский, 1992; Sudnik, Falkenhaus, 2014] у самок среди прочего измеряли общую длину тела (ДТ), с точностью до 0,5 мм; их взвешивали; оценивали стадии зрелости яичников по 5-балльной шкале; подсчитывали абсолютную разовую (порционную) плодовитость (АРП, количество зрелых ооцитов в гонаде у преднерестовых особей); с точностью до 0,01 мм определяли размер зрелых ооцитов (длину и ширину у 10 и более экз.; рассчитывали средний). ГСИ преднерестовых самок рассчитывали как отношение массы зрелого яичника к массе самки без яиц, гонад и желудка (в %). На оогенез были отобраны яичники 4 зрелых самок; величины гонадосоматического индекса (ГСИ) и плодовитости были получены для 23 и 5 самок, с ДТ 61-77 мм и 67,5-74 мм, соответственно. Для гистологии гонады фиксировали смесью 10 %-ного формальдегида и ледяной уксусной кислоты (10 : 1), затем обрабатывали с помощью стандартных гистологических методик [Лилли, 1969]. Методика исследования созревания яичников, оогенеза креветок – в работах Р. Н. Буруковского и С. А. Судник [Буруковский, Судник, 2014; Судник, 2017].

Зрелые яичники *P. sulcatifrons* (ДТ 64,14-85,55 мм) лежат в головогрудь, внешне выглядят единой компактной гонадой (их Н-образная форма различима лишь при гистологических исследованиях); спереди они прикрывают желудок, их боковые выросты редуцированы,

а рудименты задних заходят в 1-ый сегмент абдомена. Схожую морфология зрелых яичников – у ряда каридных (Caridea) мезо- и батипелагических видов из Pasiphaeidae, Oplophoridae, а также – донных и придонных видов из Palaemonidae, Pandalidae, Crangonidae [Судник, 2008; 2017; Sudnik, Falkenhaus, 2015].

Зона пролиферации (ЗП), составленная плотно прижатыми друг к другу ооцитами 1-ой фазы развития, в каждом яичнике расположена компактной группой вентромедиально и вентрально. Оогонии в ней обнаружены не были – возможно, срезы не охватили часть гонады с оогониями в ЗП, или не исключено, что изучались яичники самок, собирающихся нереститься предпоследний или последний раз в жизни. Далее за ооцитами 1-ой фазы, в латеральном направлении расположены несколько увеличивающихся в размере ооцитов 2-ой фазы развития. Дорсолатерально над ними, чаще в один слой, лежали ооциты в 6-ой фазе развития (зрелые ооциты). Ооциты в 3-ей фазе развития (с только что оформленным фолликулом), 4-ой фазы (вакуолизации ооплазмы) и 5-ой фазы (изменения ядра) в зрелых яичниках обнаружены не были. Ооциты в яичнике располагались в виде пласта клеток, направленного от зоны пролиферации – дорсолатерально – к отходящим отсюда яйцеводам. Тоже обнаружено у ряда других крупнояйцевых каридных видов из Oplophoridae и Pasiphaeidae [Судник, 2017].

Размеры полигональных ооцитов 1-ой фазы развития – $75-240 \times 140-295$ μm , их ооплазма окрашивалась однородно. Ядра яйцевидной или овальной формы имели размеры $44-120 \times 55-145$ μm ; единственное (реже 2) глыбовидное ядрышко (размерами $6 \times 8-12$ μm) и множество беспорядочно расположенных зерен хроматина размерами $4 \times 4-9$ μm лежали в густой хроматиновой сеточке. Полигональные ооциты 2-ой фазы развития отличались мелко и равномерно гранулированной ооплазмой при размерах $230-520 \times 445-600$ μm . Кариоплазма их овальных ядер ($55-170 \times 75-220$ μm) заполнена хроматиновыми зернами, иногда встречалось смещенное от центра ядра ядрышко ($6-9 \times 9-12$ μm), чаще звездчатой формы, и комплексы (по 3-5 экз.) из мелких хроматиновых зерен, лежащие группами вдоль кариолеммы и в центре кариоплазмы. У *P. sulcatifrons* наблюдался развитый синтез эндогенного желтка до образования фолликула, что обнаружено у ряда других крупнояйцевых каридных видов [Судник, 2008]. Форма и точный размер зрелых ооцитов (6-ой фазы развития) трудно определимы; фолликул вокруг них не различим. В центре сохраняется измененное ядро (удлиненной лакуноподобной формы): его кариолемма исчезает, кариоплазма образует нечеткие границы. Периферический слой ооплазмы ряда ооцитов имел ячеистую структуру с окрашенными участками; внутренняя их часть была пустой; возможно, эти полости в живых ооцитах заполнял капельный жир (жирные кислоты), растворившийся при проводке гонад через спирты и кислоты [Лилли, 1969]. У многих ооцитов границы были не определимы, – возможно, они целиком состояли из капельного жира, а оолемма повредилась при обработке материала. Размеры ооцитов, выделенных из гонад вида, были $3,44 \pm 0,28 \times 2,57 \pm 0,21$ мм [Sudnik, Falkenhaus, 2015]. У этого и других видов из Pasiphaeidae и Oplophoridae в крупных зрелых ооцитах также отмечен капельный жир – от нескольких отдельных капель до заполнения им ооцита кроме тонкого периферического слоя [Судник, 2007; Burukovsky, 1994; Sudnik, Falkenhaus, 2015]. Липиды характерны для желтка крупнояйцевых видов – энергетически они более экономичные [Касьянов, 1989]. В оогенезе *P. sulcatifrons*, как и у ряда других креветок, сочетается период асинхронного развития ооцитов, заканчивающегося формированием фолликула вокруг наиболее развитых из них, с периодом синхронного развития и созревания затем этой одной генерации ооцитов. ГСИ самок составил 2,8-9,2 %, в среднем – 6,4 %. Плодовитость – 12-24, в среднем – 18 ооцитов, что схоже с данными по АРП этого вида – 19 ± 4 ооцита у 23 самок с ДТ 66-86 мм [Sudnik, Falkenhaus, 2015]. Нерест у *P. sulcatifrons* единовременный; в яйцах формируются крупные, развитые личинки [Буруковский, 1993; Sudnik, Falkenhaus, 2015]. Это – креветка с очень развитой заботой о потомстве, сильно выраженный К-стратег [Судник, 2017].

Выражаю большую благодарность Р. Н. Буруковскому за материал и обсуждение работы.

Библиографические ссылки

Буруковский Р. Н. Биология креветки *Parapasiphae sulcatifrons* // Биология моря. 1993. № 3. С. 45-52.

Буруковский Р. Н. Методика биологического анализа некоторых тропических и субтропических креветок // Промыслово-биологические исследования морских беспозвоночных. М.: ВНИРО, 1992. С. 77-85.

Буруковский Р. Н., Судник С. А. Оогенез и созревание яичников как базис репродуктивной стратегии самок креветки *Nematocarcinus africanus* Crosnier et Forest 1973 (Crustacea, Caridea, Nematocarcinidae) // Наука и мир. 2014. Т. 2, № 12. С. 16-24.

Виноградов М. Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 320 с.

Касьянов В. Л. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука, 1989. 179 с.

Лилли Р. Патогистологическая техника и практическая гистохимия. М.: Мир, 1969. 645 с.

Судник С. А. Экологические аспекты репродуктивных стратегий креветок: дис. ... канд. биол. наук. Калининград: КГТУ, 2008. 313 с.

Судник С. А. Оогенез креветки *Glyphus marsupialis* Filhol 1884 (Decapoda, Pasiphaeidae) // Труды ВНИРО к 70-летию со дня рождения Б. Г. Иванова / Морские промысловые беспозвоночные и водоросли: биология и промысел. М.: ВНИРО, 2007. Т. 147. С. 237-253.

Судник С. А. Особенности репродуктивной биологии пелагических креветок // Матер. XIII Международн. науч. конф. / Экологические и природоохранные проблемы современного общества и пути их решения. М.: ЧОУВО «МУ им. С. Ю. Витте», 2017. Ч. 1. С. 82-96.

Чесунов А. В. Материалы по изучению рода *Parapasiphae* (Crustacea, Decapoda) // Зоологический журн. 1984. Т. 63, № 8. С. 1164-1174.

FAO, IFAD, UNICEF, WFP and WHO. The state of food security and nutrition in the World, 2017. Building resilience for peace and food security. Rome: FAO, 2017. 132 p.

Burukovsky R. N. On the biology of the shrimp *Oplophorus novaezealandiae* De Man, 1931, from Namibian waters (Crustacea, Decapoda, Oplophoridae) // Arthropoda Selecta. 1994. Vol. 3. № 1-2. P. 3-12.

Crosnier A., Forest J. Less crevettes profondes de l'Atlantique oriental tropical // Faune Tropicale (O.R.S.T.O.M). 1973. Vol. 19. 409 p.

Hargreaves P. M. The distribution of Decapoda (Crustacea) in the open ocean and near-bottom over an adjacent slope in the northern Northeast Atlantic Ocean during autumn 1979 // J. Mar. Biol. Ass. U. K. 1984. Vol. 64. P. 829-857.

Hendrickx M. E., Estrada-Navarrete M. D. A checklist of the species of pelagic shrimps (Penaeoidea and Caridea) from the Eastern Pacific, with notes on their geographic and depth distribution // California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI) Reports. 1989. Vol. 30. P. 104-121.

Kikuchi T., Omori M. Vertical distribution and migration of oceanic shrimps at two locations off the Pacific coast of Japan // Deep-Sea Research. 1985. Vol. 32, № 7. P. 837-851.

Komai T., Kikuchi T., Nakaguchi K., Go A. Pelagic shrimps (Crustacea: Decapoda: Penaeidea and Caridea) from the Ohsumi Islands and southern Kyushu, Japan, collected by TRV «Toyo-shio-maru» during cruises in 1996-1998 // J. of the Faculty of Applied Biological Sci. 2000. Vol. 38. P. 131-149.

Krygier E. E., Wasmer R. A. Zoogeography of pelagic shrimps (Natantia: Penaeidea and Caridea) in the North Pacific Ocean (with synopses and keys to the species of the Subarctic and Transitional Zones) // Bulletin of the Ocean Research Institute. 1988. Vol. 26. № 1. P. 43-98.

Martin J. W. Oplophorid shrimp (Decapoda, Caridea) from an Arctic hydrothermal vent // Crustaceana. 2003. Vol. 76, № 7. P. 871-878.

Omori M. The biology of pelagic shrimps in the ocean // Advances in Marine Biology. 1974. Vol. 12. P. 233-324.

Sudnik S., Falkenhaug T. Maturation, fecundity and embryos development in three deep-water shrimps (Decapoda: Caridea: Pasiphaeidae, Oplophoridae) along the mid-Atlantic Ridge from Iceland to the Azores // Arthropoda Selecta. 2015. Vol. 24, № 4. P. 401-416.

АДАПТАЦИИ МИКРОПЛАНКТОНА К СОЛЕНОСТНОМУ СТРЕССУ

Пространственная неоднородность в распределении биологического разнообразия – естественное свойство живой природы. В то же время, закономерности этого распределения различаются в зависимости от размеров организмов, их таксономической принадлежности и образа жизни в различных местообитаниях. Особое место среди морских биотопов занимают прибрежные лагуны и эстуарии, которые обычно характеризуются мелководностью, повышенной изменчивостью среды и специфическими абиотическими и биологическими характеристиками, формирующимися под воздействием градиента солености и климатических факторов на структуру и функционирование обитающих в них сообществ живых организмов [Telesh, Khlebovich, 2010; Schubert, Telesh, 2017].

Современные данные свидетельствуют в пользу большого и часто недооцененного видового богатства микропланктона в прибрежных водах морей. Исследования Балтийского моря показали, что мелкие планктонные организмы, в первую очередь, прокариотные микробы (цианобактерии) и эукариоты-протисты представлены в этом водоеме более чем 3000 морфологических видов. При этом в отличие от крупных бентосных организмов общее видовое богатство протистов распределено в водной толще таким образом, что максимум числа видов приходится на зону хорогалиникума, т. е. зону критической солености воды [Telesh et al., 2011a]. Это открытие легло в основу концепции максимального разнообразия протистов в хорогалиникуме [Telesh et al., 2011a, b], которая была сформулирована в результате мета-анализа нескольких крупных, многолетних массивов данных по микропланктону Балтики [Mironova et al., 2009; Telesh et al., 2009]. В последние годы эта концепция получила подтверждение и дальнейшее развитие [Whitfield et al., 2012; Azovsky, Mazei, 2013; Telesh et al., 2013, 2015; Skarlato, Telesh, 2017].

Кроме того, были обобщены основные способы адаптаций микроорганизмов в водной толще Балтийского моря, позволяющие им приспособиться к жизни в уникальных условиях крупномасштабного градиента солености воды, отличающегося большой протяженностью, как по горизонтали, так и по вертикали; оценена роль физиологических адаптаций планктона в сообществах, подверженных влиянию инвазивных видов [Schubert et al., 2017]. Однако для выяснения причин и механизмов, определяющих структуру, распределение и функционирование пелагических сообществ в изменчивых условиях эстуарных и прибрежных морских экосистем, было необходимо экспериментально изучить адаптационные возможности организмов микропланктона, способствующие их процветанию и формированию максимального видового богатства там, где крупные донные животные испытывают значительный физиологический стресс [Remane, 1934; Khlebovich, 1968].

Адаптации планктонных протистов к соленостному стрессу исследовали на примере модельного объекта – потенциально токсичных планктонных динофлагеллят *Prorocentrum minimum* (Pavillard) Schiller, колонизировавших пелагиаль Балтийского моря в начале 80-х годов прошлого века. Были экспериментально определены смертность и изменения в клеточном цикле, структуре хромосом, синтезе ДНК и РНК как реакция этих жгутиконосцев, акклиматизированных к солености 17 ‰ (контроль), на краткосрочный (15, 30 и 60 мин) стресс соленостью 4, 8 и 35 ‰ [Skarlato et al., 2017]. Клетки *P. minimum* штамма PmBS-1 из коллекции культур протистов Института цитологии РАН культивировали в среде f/2 на основе искусственной морской воды без силикатов, при солености 17 ‰ и температуре воды 23–25 °C, освещенности 50 мкмоль фотонов м⁻² с⁻¹ и световом режиме 12 ч свет : 12 ч темнота. Соленость 8 ‰ использовали в качестве стресс-фактора вследствие того, что (а) она совпадает с

верхней границей зоны хорогалиникума, и (б) именно эта соленость соответствует условиям оптимальной экологической ниши *P. minimum* в Балтийском море [Telesh et al., 2016]. Соленость 4 ‰ была выбрана в качестве стресс-фактора, так как она соответствует олигогалинным условиям, близким к минимальной солености, при которой данный вид существует в природных условиях [Tango et al., 2005]. Соленость 35 ‰ близка к максимально высоким значениям этого фактора, при которых *P. minimum* может обитать в естественных условиях водоема [Berland, Grzebyk, 1991]; в то же время, эта величина соответствует солености морской воды, которая является исходно нативной для этого вида динофлагеллят.

Смертность клеток *P. minimum* и характеристики жизненного цикла жгутиконосцев при разном соленостном стрессе измеряли с помощью метода проточной цитометрии, используя EPICS XL Flow Cytometer (Beckman Coulter, USA) и пакет программного обеспечения ModFit LT™ (Verity Software House, Topsham). Для распознавания живых и мертвых клеток применяли прижизненный краситель CellMask Deep Red (Invitrogen, USA), маркирующий плазматическую мембрану живых клеток динофлагеллят. Перед анализом результатов экспериментов методом конфокальной микроскопии (Axio Observer Z1, Zeiss) клетки дополнительно окрашивали йодистым пропидием (Invitrogen, USA) при концентрации 0,05 мг/мл в течение 10 мин. Изображения анализировали с помощью пакета программ Axiovision. Для изучения влияния солености на синтез РНК и ДНК у *P. minimum* использовали метод радиоактивных изотопов и добавляли растворы (2×10^6 Bk) ^3H -уридина или ^3H - тимидина, соответственно, в 50 мл склянки, содержащие культуральную среду f/2 с клетками *P. minimum* (3×10^6 клеток) на 2 ч при комнатной температуре. Радиоактивность проб измеряли в сцинтилляционном счетчике LS6500 (Beckman, USA).

Результаты экспериментов показали, что доля мертвых клеток в популяции *P. minimum* после стресса критической соленостью 8 ‰ была ниже по сравнению со смертностью жгутиконосцев при других режимах солености. Соленостный стресс вызывал лишь незначительные изменения жизненного цикла; на ультраструктурном уровне эффект был выявлен для тонкой организации хромосомного аппарата жгутиконосцев – при солености 4 и 8 ‰ изменения были очевидными, но обратимыми. Обнаружен повышенный синтез РНК и более интенсивная репликация ДНК у *P. minimum* при соленостном стрессе, что может рассматриваться как «компенсаторная реакция», ускоряющая метаболические (синтетические) процессы у этих протистов при обитании в условиях критической солености воды. Повышенный синтез РНК на стадии G1 и дополнительная репликация ДНК на стадии S жизненного цикла, вероятно, повышают устойчивость динофлагеллят к соленостному стрессу, что выражается в относительно низкой смертности клеток при солености 8 ‰ [Skarlato et al., 2017].

Таким образом, выявлены новые закономерности эффективных клеточных и молекулярных адаптаций потенциально токсичных динофлагеллят в планктоне, которые способствуют успешному вселению этих жгутиконосцев в прибрежные морские сообщества, их массовому развитию там и формированию «красных приливов» вследствие явных конкурентных преимуществ этих организмов микропланктона в крайне нестабильных условиях солоноватоводных эвтрофированных местообитаний.

Работа выполнена при частичной поддержке Российского научного фонда (проект № 16-14-10116) на базе Института цитологии РАН.

Библиографические ссылки

Azovsky A., Mazei Yu. Do microbes have macroecology? Large-scale patterns in the diversity and distribution of marine benthic ciliates // Global Ecology and Biogeography. 2013. Vol. 22. P. 163-172.

Berland B., Grzebyk D. *Prorocentrum minimum* (Dinophycées) // Le phytoplankton nuisible des côtes de France / A. Sournia et al. (Eds.). France Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, Brest, 1991. P. 101-113.

Khlebovich V. V. Some peculiar features of the hydrochemical regime and the fauna of mesohaline waters // Marine Biology. 1968. Vol. 2, № 1. P. 47-49.

Mironova E. I., Telesh I. V., Skarlato S. O. Planktonic ciliates of the Baltic Sea // Inland Water Biology. 2009. Vol. 2, № 1. P. 13-24.

Remane A. Die Brackwasserfauna // Zoologischer Anzeiger. 1934. Vol. 7 (Suppl). S. 34-74.

Schubert H., Telesh I. Estuaries and coastal lagoons // Biological Oceanography of the Baltic Sea / P. Snoeijs-Leijonmalm, H. Schubert, T. Radziejewska (Eds). Springer Science+Business Media Dordrecht, 2017. P. 483-509. DOI:10.1007/978-94-007-0668-2_13.

Schubert H., Telesh I., Nikinmaa M., Skarlato S. Physiological adaptations // Biological Oceanography of the Baltic Sea / P. Snoeijs-Leijonmalm, H. Schubert, T. Radziejewska (Eds). Springer Science+Business Media Dordrecht, 2017. P. 255-278. DOI: 10.1007/978-94-007-0668-2_7.

Skarlato S., Filatova N., Knyazev N., Berdieva M., Telesh I. Salinity stress response of the invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* // Estuarine, Coastal and Shelf Science. 2017. URL: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.07.007> (online 11 July 2017).

Skarlato S. O., Telesh I. V. The development of the protistan species-maximum concept for the critical salinity zone // Russian J. of Marine Biology. 2017. Vol. 43, № 1. P. 1-11.

Tango P. J., Magnien R., Butler W., Luckett C., Luckenbach M., Lacouture R., Poukish C. Impacts and potential effects due to *Prorocentrum minimum* blooms in Chesapeake Bay // Harmful Algae. 2005. Vol. 4. P. 525-531.

Telesh I., Postel L., Heerkloss R., Mironova E., Skarlato S. Zooplankton of the open Baltic Sea: Extended atlas // BMB Publ. № 21. Marine Science Reports, Warnemünde. 2009. Vol. 76. P. 1-290.

Telesh I., Schubert H., Skarlato S. Life in the salinity gradient: *Discovering mechanisms* behind a new biodiversity pattern // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2013. Vol. 135. P. 317-327.

Telesh I. V., Khlebovich V. V. Principal processes within the estuarine salinity gradient: A review // Marine Pollution Bull. 2010. Vol. 161. P. 149-155.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Revisiting Remane's concept: evidence for high plankton diversity and a protistan species maximum in the horohaliniacum of the Baltic Sea // Marine Ecology Progress Series. 2011a. Vol. 421. P. 1-11.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Protistan diversity does peak in the horohaliniacum of the Baltic Sea: Reply to Ptacnik et al. (2011) // Marine Ecology Progress Series. 2011b. Vol. 432. P. 293-297.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Size, seasonality, or salinity: What drives the protistan species maximum in the horohaliniacum? // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2015. Vol. 161. P. 102-111.

Telesh I. V., Schubert H., Skarlato S. O. Ecological niche partitioning of invasive dinoflagellate *Prorocentrum minimum* and its native congeners in the Baltic Sea // Harmful Algae. 2016. Vol. 59. P. 100-111.

Whitfield A. K., Elliott M., Basset A., Blaber S. J. M., West R. J. Paradigms in estuarine ecology – a review of the Remane diagram with a suggested revised model for estuaries // Estuarine, Coastal and Shelf Sci. 2012. Vol. 97. P. 78-90.

УДК 597-153(261.245)

А. Ю. Ушакова

(Атлантический научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, Калининград, Россия)
alex.ushakowa@gmail.com

ПИТАНИЕ МОЛОДИ РЫБ В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Вислинский залив представляет особый интерес как нагульный водоем для молоди промысловых рыб – сельди балтийской, судака, леща, плотвы, окуня, а также снетка, угря и других [Питание и пищевые отношения ..., 1982].

Для освоения процессов биологического продуцирования в водоемах большое значение имеет изучение питания водных организмов. Сам же процесс продуцирования в экосистемах совершается благодаря трофическим взаимоотношениям между организмами [Методическое пособие ..., 1974].

Данные о спектрах питания питания молоди рыб Вислинского залива, в частности балтийской сельди, в современный период, отсутствуют. Последние полномасштабные исследования о спектрах питания молоди рыб Вислинского залива были проведены Н. Н. Янченко в 1980-1990 гг. В связи с большим количеством биологических инвазий, произошедших в последнее время в Вислинском заливе, изменился состав кормовой базы у молоди. Это и обуславливает интерес к изучению питания молоди рыб в Вислинском заливе.

Цель работы – изучение питания молоди рыб в Вислинском заливе Балтийского моря.

Материал на исследование питания рыб был собран в июне 2013 г., мае 2016 г. и 2017 г. в ходе экспедиций ФГБНУ «АтлантНИРО» на 9 стандартных станциях.

Отбор проб проводился опытным мальковым пелагическим тралом с постоянным раскрытием $1,5 \times 2,5$ м. Продолжительность траления составляла 15 мин [Кублицкас, 1974].

При анализе пищи в кишечнике мальков рыб получали данные не только о видовом составе пищевых организмов, но и о количестве экземпляров и об их размерах [Правдин, 1966].

Всего обработано 517 мальков рыб, из них: сельди балтийской – 465; снетка – 7; окуня – 40; судака – 5.

Камеральную и статическую обработку материала по питанию проводили согласно методическому пособию по изучению питания. Использовался метод индивидуального сбора и обработки желудочно-кишечных трактов, при котором каждая рыба анализируется отдельно.

В пробах присутствовали 4 вида рыб: сельдь балтийская, снеток, судак и окунь.

В желудках рыб было обнаружено 18 объектов: у сельди балтийской – 18; у снетка – 7; у окуня – 10; у судака – 3.

По данным Н. Н. Янченко, в 1978 г. и 1985 г. молодь сельди балтийской питалась преимущественно веслоногими ракообразными (Copepoda), которые составляли более 90 % потребляемой пищи [Янченко, 1991, 1992].

Кроме этого, в желудках были найдены коловратки (Rotatoria), составлявшие больше 5 %. Ветвистоусые ракообразные (Cladocera) были обнаружены в желудках сельди балтийской только в 1978 г. и составляли 2,1 %.

В 2013, 2016 и 2017 гг. наблюдалась совершенно иная картина. Доля веслоногих ракообразных по нашим данным сократилась, и составляла в 2013 г. – 26,69 %; в 2016 г. – 24,66 %; в 2017 г. – 35,89 %. Ветвистоусые ракообразные присутствовали во все исследуемые годы, и составляли в 2013 г. – 3,59 %; в 2016 г. – 6,94 %; в 2017 г. – 0,53 %.

Коловратки встречались в пищевом комке в 2013 г. и 2016 г. и составляли, соответственно: 16,86 и 1,83 %.

В 2013, 2016 и 2017 гг. в желудках сельди балтийской были обнаружены Mysidae и Chironomidae. Доля этих объектов не превышала 2 %.

Кроме вышеперечисленных объектов, у молоди сельди балтийской были обнаружены яйца моллюсков, икра рыб, янтарь, имаго *Insecta* sp., Polychaeta, Gastropoda и велигеры (эти объекты объединены в одну группу «прочие»). Доля их составляла в 2013 г. – 25,8 %; в 2016 г. – 64,32 %; в 2017 г. – 18,77 %.

По данным Н. Н. Янченко, в 1978 г. и 1985 г. молодь снетка питалась преимущественно веслоногими ракообразными, которые составляли 100 % [Янченко, 1991, 1992].

В 2013 г. молодь снетка также питалась преимущественно веслоногими ракообразными, которые составляли 81,8 %. Также в желудке были обнаружены: ветвистоусые ракообразные (3,1 %), коловратки (6,92 %) и прочие виды (9,2 %).

По данным Н. Н. Янченко в 1978 г. в желудках молоди окуня обнаружены веслоногие ракообразные, которые составляли 44,5 % и ветвистоусые ракообразные, составляющие 55,5 % [Янченко, 1991, 1992].

В 1985 г. в желудках молоди окуня были обнаружены Mysidae (80 %) и Chironomidae (20 %).

В 2013 г. в желудках молоди окуня были обнаружены: веслоногие ракообразные (7,06 %), ветвистоусые ракообразные (31,97 %), Chironomidae (30,09 %), Mysidae (3,00 %) и прочие виды (27,88 %).

В 2016 г. в желудках молоди окуня также были обнаружены: веслоногие ракообразные (3,49 %), ветвистоусые ракообразные (26,42 %), Chironomidae (35,61 %), и прочие виды (34,48 %).

По данным Н. Н. Янченко, в 1978 г. в желудках молоди судака обнаружены веслоногие ракообразные, которые составляли 20,1 %, Chironomidae, составляющие 9,4 %, а также Mysidae, составляющие 70,5 % [Янченко, 1991, 1992].

В 1985 г. в желудках молоди судака также присутствовали веслоногие ракообразные, которые составляли 1,6 %, Chironomidae и Mysidae, составлявшие по 49,2 % каждые.

В 2013 г. в желудках судака были обнаружены только Chironomidae, составлявшие 10,37 % и прочие виды, которые составляли 89,63 %.

По результатам работы можно сделать следующие выводы:

1) Молодь рыб в Вислинском заливе за период исследований была представлена 4 промысловыми видами: сельдью балтийской (*Clupea harengus membras*), снетком (*Osmerus eperlanus eperlanus m. spirinchus*), окунем (*Perca fluviatilis*) и судаком (*Stizostedion lucioperca*).

2) Спектры питания молоди рыб Вислинского залива включали зоопланктонные, бентосные организмы, а также прочие объекты (икра рыб, янтарь, песчинки).

3) Основным объектом питания сельди балтийской, имевшей среднюю зоологическую длину $3,6 \pm 0,22$ см, являлись копеподы, а также бентосные организмы (Chironomidae, имаго *Insecta* sp., Mysidae) и прочие объекты (икра рыб, янтарь, песчинки).

4) Снеток Вислинского залива, как и во многих других водоемах питался преимущественно веслоногими ракообразными (Copepoda). Доля ветвистоусых ракообразных, коловраток и прочих организмов в пищевом комке снетка Вислинского залива не превышала 10 %.

5) Основным объектом питания речного окуня в Вислинском заливе при средней зоологической длине $2,6 \pm 0,21$ см являлись личинки Chironomidae. Меньшую долю в спектре питания окуня составляют ветвистоусые ракообразные (Cladocera), Mysidae и прочие объекты.

6) Судак в Вислинском заливе при средней зоологической длине $3,1 \pm 0,32$ см питался преимущественно личинками Chironomidae и планктонными организмами. Доля прочих объектов в рационах судака Вислинского залива была незначительной.

7) По сравнению с 70-80 годами прошлого века, когда спектр питания молоди рыб в Вислинском заливе был представлен веслоногими ракообразными, в современный период возросло значение ветвистоусых ракообразных и коловраток.

Библиографические ссылки

Кублицкас А. К. Методика сбора и обработки материала по питанию рыб // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. Вильнюс: Минтис, 1974. С. 72-78.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.

Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана: сб. науч. трудов. Калининград: АтлантНИРО, 1982. 114 с.

Правдин И. Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). М.: Пищ. пром-ть, 1966. 376 с.

Янченко Н. Н. Суточные рационы молоди массовых видов рыб Вислинского залива Балтийского моря // Тезисы докл. V Всесоюзной конф. по раннему онтогенезу рыб (Астрахань, 13 октября 1991). М., 1991. С. 112-113.

Янченко Н. Н. Трофические отношения молоди рыб в Вислинском заливе // Сб. науч. трудов / Экологические рыбохозяйственные исследования в Вислинском заливе Балтийского моря. Калининград: АтлантНИРО, 1992. С. 151-165.

И. Ю. Фенева¹, П. Давидович², И. Эйсмонт-Карабин³,
 М. И. Гладышев^{4,5}, К. Калиновска⁶, М. Карнович⁷,
 И. Костишевска-Шлаковска², Н. Майсак⁸,
 В. Г. Петросян¹, В. И. Разлуцкий⁸, М. Жапецкий³,
 Н. Н. Сущик^{4,5}, Э. Р. Дзиаловский⁹

¹Институт проблем экологии и эволюции
 им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия;

²Варшавский университет, факультет
 Биологии, Варшава, Польша;

³Институт экспериментальной биологии
 им. М. Ненцкего, Варшава, Польша;

⁴Институт биофизики Сибирского отделения
 РАН, Красноярск, Россия;

⁵Сибирский государственный университет, Красноярск, Россия;

⁶Институт внутреннего рыболовства, Ольштын, Польша;

⁷Белостокский университет, факультет
 Биологии, Белосток, Польша;

⁸Научно-практический центр НАН
 Беларуси по биоресурсам, Минск, Беларусь;

⁹Оклахомский государственный университет,
 отделение Биологии, Стилвотер, США)

feniova@mail.ru

ВЛИЯНИЕ *DREISSENA POLYMORPHA* НА СТРУКТУРУ СООБЩЕСТВ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ

Dreissena polymorpha – активно распространяющийся инвазивный вид, который приводит к значительным перестройкам структуры зоопланктонных сообществ. Однако, механизмы воздействия дрейссены на зоопланктон не изучены в полной мере. Целью исследования было установить как *Dreissena polymorpha* влияет на структуру сообществ ветвистоусых ракообразных в мезотрофных и эвтрофных условиях. Мы провели эксперименты в мезокосмах, в часть из которых подсеяли дрейсену. Сообщество ветвистоусых ракообразных состояло из крупных видов дафний (*Daphnia magna* and *Daphnia pulicaria*) и представителей мелких видов ветвистоусых ракообразных, среди которых доминировала *Ceriodaphnia pulchella*. Мы предполагали, что мелкие и крупные виды будут по-разному реагировать на вселение дрейссены. Оказалось, что крупные виды дафний успешно развивались и доминировали в мезокосмах с дрейссеной и в то же время были малочисленны в мезокосмах без дрейссены, тогда как обилие мелких видов не зависело от присутствия дрейссены. Проведенный статистический анализ не выявил каких-либо статистически значимых корреляций между количеством пищи и обилием ракообразных. Однако, содержание фосфора в сестоне указывало на то, что крупные виды были лимитированы фосфором в начале эксперимента. Мы полагаем, что дрейссена резко повышает содержание Р-РО₄ в воде, о чем свидетельствовали более высокие концентрации фосфатов в начале эксперимента. В свою очередь, их повышенная концентрация в воде приводит к обогащению фитопланктона фосфором, что и способствует развитию крупных дафний в планктоне в присутствии дрейссены. В отсутствие дрейссены развитию дафний препятствовал недостаток фосфора. Поскольку содержание фосфора в сестоне может меняться резко в отличие, например, от другого более постоянного показателя качества пищи такого как содержание полиненасыщенных жирных кислот, то количество фосфора в сестоне может быть фактором, регулирующим динамику структуры зоопланктонных сообществ.

ОСОБЕННОСТИ АДАПТИВНОСТИ ТРЕХ ВИДОВ КОПЕПОД-ВСЕЛЕНЦЕВ В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

В черноморских водах в течение последних десятилетий было зарегистрировано три интродуцированных и массово развившихся в прибрежье видов копепод: Каланоидная копепода *Acartia tonsa* впервые была зарегистрирована в черноморских пробах 1976 г. [Gubanova, 2000]. Достоверное вселение популяции циклопоиды *Oithona davisae* в прибрежные черноморские воды показано с 2005 г. [Altukhov et al., 2014]. В 2016 г. в Севастопольской бухте впервые был зарегистрирован новый вселенец – *Pseudodiaptomus salinus* [Garbazev et al., 2016].

Завоевание новых акваторий видами-вселенцами определяется степенью их адаптивности к новым физическим условиям и их конкурентоспособностью по отношению к местному сообществу экологически близких видов. Все три вида копепод-вселенцев – теплолюбивые копеподы, перемещенные из более тёплых и более солёных вод (побережий Тихого и Атлантического океанов) в более распреснённые воды Чёрного моря с более низкими зимними температурами.

С целью оценки адаптивности трех видов копепод был проведен анализ собственных и литературных данных (таблица). У всех трёх видов был определён широкий диапазон солёностной толерантности, как при полевых, так и при экспериментальных исследованиях. Высокая степень адаптации данных видов копепод к пониженной солёности связана, очевидно, генетическими характеристиками видов, приспособленных к существованию в эстуарных биотопах. Выживаемость теплолюбивых копепод при пониженных температурах (менее 8 °C в прибрежных водах Чёрного моря) связана с особенностями биологии каждого из видов.

В прибрежных черноморских водах взрослые стадии *Acartia tonsa* отсутствуют до повышения температуры до 16 °C, пик численности приходится на лето – раннюю осень с максимумом в июле-августе при температурах выше 23 °C [Gubanova, 2000], и температурный диапазон 15-25 °C можно считать оптимальным для существования этого вида. Рост популяции *A. tonsa* зависит от эффективности размножения самок, от количества продуцируемых ими яиц, откладываемых яйца непосредственно в воду, и от выживаемости науплиев. Высокую конкурентоспособность *A. tonsa* обеспечивает её эврифагия, потребление практически всех видов пищи в доступном размерном диапазоне [Ханайченко и др., 2016], высокая плодовитость и выживаемость потомства, а также короткое время генерации в оптимальных температурных условиях [Ханайченко, 1999]. Переживание низких зимних температур данному виду обеспечивает продуцирование покоящихся яиц при наступлении неблагоприятных температурных условий, их высокая выживаемость в течение длительного периода времени (минимум 6 мес) в условиях низких температур и высокий процент выклева жизнеспособных науплиев при повышении температур до оптимума [Khanaichenko, 1998]. Однако, на продукцию самками *A. tonsa* жизнеспособных яиц влияет соотношение самок и самцов в популяции, и частота их спаривания, так как содержимого одного сперматофора достаточно для оплодотворения только нескольких порций яиц в течение 2-3 сут (неопубл.).

Сезонное развитие популяции *Oithona davisae* [Svetlichny et al., 2016] начинается с повышения температуры более 10 °C, и с апреля-мая до августа (10-25 °C) отслеживаются 5 генераций при общей невысокой численности. Основная вспышка численности *O. davisae* приходится на период с августа – сентября по декабрь с возрастанием численности и удельной доли ранних стадий развития, составляющих до 95 % общей численности. При понижении среднемесячной температуры до 10 °C (в декабре) при резком снижении общей числен-

ности возрастает доля взрослых, особенно самцов. В течение низко-температурного сезона декабрь - середина апреля популяция представлена практически исключительно самками, которые с наступлением благоприятных температурных и трофических условий в конце апреля - мае дают начало новой весенней генерации науплиев. В соотношении полов в популяции ойтон всегда доминируют самки, и нередко соотношение самцы : самки 1 : 10. Наши экспериментальные исследования взрослых ойтон из предзимней популяции показали, что длительность жизни самцов в условиях гибернации (8 °С) значительно короче самок (30 и 120 сут, соответственно). Уникальной адаптацией исходно теплолюбивых *O. davisae* к низким температурным зимним условиям Черного моря оказалась способность самок длительное время сохранять жизнеспособность спермы в сперматеках и производить жизнеспособное потомство в течение всей жизни после единственной копуляции. Минимум 75 % самок через 120 сут гибернации после повышения температуры до 20 °С начинают откладывать оплодотворённые яйца (от 5 до 48) в течение 25-30 сут, и производят жизнеспособных науплиев.

Таблица – Сравнительные характеристики биологических особенностей вселенцев

(в отсутствие автора публикации – приведены собственные неопубликованные данные)

Вид копепод	<i>Acartia tonsa</i>	<i>Oithona davisae</i>	<i>Pseudodiaptomus salinus</i>
Начало питания	N2	N1	N2-3
Поведение науплиев	прыжки в толще	парящее, неподвижное	прыжки с оседанием на грунт
Выживаемость от N1 – С6 (оптим)	30-90 % [Ханайченко, 1999]	до 95 %	50-95 %
Длительность генерации (min), сут	9 [Ханайченко, 1999]	9	15
Пищевое поведение	эврифаг/хищник	избирательный засадный хищник	эврифаг-фильтратор – седиментатор
Селективность питания	низкая	подвижных фито и зоо-жгутиковых >7 мкм	фитопланктон и в отсутствие, детрит
Особенности поведения	скачки и броски	периоды покоя между рывками	прикрепление самок к субстрату
Солёностный диапазон	3,3-35 ‰ [Svetlichny, Hubareva, 2014]	3,5-45 ‰ [Svetlichny, Hubareva, 2014]	2,5 до 38 ‰ [Sabia et al., 2015]
Температура встречаемости	15-28 °С	8-28 °С	5-28 °С [Sabia et al., 2015]
При низкой температуре <9 °С	смертность	снижение метаболизма [Svetlichny et al., 2016]	отсутствие подвижности [Svetlichny et al., в печ.]
Соотношение полов в популяции	самки от 50 до 75 % [Gubanova, 2000]	самки 50 % весной, 99,9 % зимой [Svetlichny et al., 2016]	от 70 % до 30 % самок в зависимости от пищи [собств. данные]
Продуцирование яиц после спаривания	2-3 сут	20-30 сут	2-3 сут
Продукция яиц, сут	~20	3	11
Субитанные яйца	свободные	в 2 яйцевых мешках	в 1 яйцевом мешке
Покоящиеся стадии	яйца [Khanaichenko, 1998]	отсутствуют, при 8 °С – квази-диапауза самок	неизвестны
Рост популяции ограничен	>15 °С; пищей и оплодотворением; выживаемостью яиц	температурой >15 °С и пищевыми ресурсами	температурой >15 °С ? пищей и оплодотворением

Уникальными особенностями *Pseudodiaptomus salinus* оказываются высокая выживаемость ранних науплиев за счёт их желтковых запасов, уникальная способность самок, вынашивающих яйцевой мешок, прикрепляться к любому субстрату, а также специфический суточный ритм миграций данного вида, поднимающихся к поверхности преимущественно только в ночное время.

Однако, если популяции *A. tonsa* переживает низкие температуры в виде покоящихся яиц, а *O. davisae* позволяет пережить их квази-диапауза гибернирующих оплодотворённых самок, и наступление благоприятных температурных и трофических условий весной является триггером для появления новых весенних генераций; акарции – из покоящихся яиц, а ойтоне из яиц выживших самок, то пока непонятно, за счёт каких биологических особенностей происходит выживание популяции *Pseudodiaptomus salinus* в низкотемпературных условиях Чёрного моря.

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБУН ИМБИ «Исследование механизмов управления продукционными процессами в биотехнологических комплексах с целью разработки научных основ получения биологически активных веществ и технических продуктов морского генезиса» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021350003-6).

Библиографические ссылки

Ханайченко А. Н. Влияние микроводорослевой диеты на характеристики воспроизводства копепоид // Экология моря. 1999. № 49. Р. 56-61.

Altukhov D., Gubanova A., Mukhanov V. New invasive copepod *Oithona davisae* Ferrari and Orsi, 1984: seasonal dynamics in Sevastopol Bay and expansion along the Black Sea coasts // Marine Ecology. 2014. Vol. 35, № 1. Р. 28-34.

Burris Z. P., Dam H. G. Spermatophore production as a function of food abundance and age in the calanoid copepods, *Acartia tonsa* and *Acartia hudsonica* // Marine Biology. 2015. Vol. 162, № 4. Р. 841-853.

Garbazev O. A., Popova E. V., Gubanova A. D., Altukhov D. A. First record of the occurrence of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda: Calanoida: Pseudodiaptomidae) in the Black Sea (Sevastopol Bay) // Морской биологич. журн. 2016. Vol. 1, № 4. Р. 78-80.

Gubanova A. D. Occurrence of *Acartia tonsa* Dana in the Black Sea. Was it introduced from the Mediterranean? // Mediterranean Mar. Sci. 2000. Vol. 1, № 1. Р. 105-109.

Khanaichenko A. N. Approach to optimize copepods cultures exploitation // Aquaculture and Water. Fish culture, shellfish culture and water usage / H. Grizel, P. Kestemont (Eds.). Oostende, Belgium: EAS Spec. Publ., 1998. № 26. Р. 135-136.

Sabia L., Zagami G., Mazzocchi M. G., Zambianchi E., Uttieri M. Spreading factors of a globally invading coastal copepod // Mediterranean Marine Sci. 2015. № 16/2. Р. 460-471.

Svetlichny L., Hubareva E. Salinity tolerance of alien copepods *Acartia tonsa* and *Oithona davisae* in the Black Sea // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2014. № 461. Р. 201-208.

Svetlichny L., Hubareva E., Khanaychenko A., Gubanova A., Altukhov D., Besiktepe S. Adaptive strategy of thermophilic *Oithona davisae* in the cold Black Sea environment // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sci. 2016. № 16(1). Р. 77-90.

УДК 574.583

Е. М. Целищева
(Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», Пермь, Россия)
lady_in_red91@mail.ru

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА КАМСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Камское водохранилище – первая ступень каскада на р. Кама, заполнено в 1954 г., ниже по течению расположены Воткинское и Нижнекамское водохранилища. Площадь Камского водохранилища 1915 км², средняя глубина 6,5 м (максимальная 32 м) [Двинских, 2008]. Длина водохранилища от створа плотины у г. Пермь до зоны выклинивания подпора в устье р. Вишера с учетом кривизны плесов составляет 350 км, средняя ширина 5,5 км, максимальная – 13,5 км [Вопросы формирования..., 1970]. В пределах Камского водохранилища р. Кама принимает 57 притоков.

В настоящей работе использованы доступные сведения о структуре и динамике зоопланктона Камского водохранилища за период с 1958 по 2017 г. В связи с объективными различиями в задачах и методах, проводимых в разные годы исследований в ходе сравнительного анализа, имеющиеся данные были обобщены. Особенности количественного развития и распределения зоопланктона по акватории водохранилища охарактеризованы преимущественно по результатам гидробиологических съемок в 2012-2017 гг.

Материал был собран в рамках регулярного мониторинга центрального плёса Камского водохранилища, который проводит Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ» (2012-2017 гг.). Пробы зоопланктона отбирали тотальным ловом от дна до поверхности воды на 12 разрезах по 3 станции на каждом. Обследовали глубоководную зону (>5 м) вдоль затопленного русла р. Камы и ее притоков, а также мелководную зону ($<3,0$ м) у правого и левого берега водохранилища. В качестве орудия лова использовали малую сеть Джели с диаметром входного отверстия 120 мм. Пробы фиксировали 4 %-ным формалином.

Изучение зоопланктона Камского водохранилища началось с возникновением водоема. С. Н. Уломским [Уломский, 1958, 1959] был прослежен процесс формирования планктона водохранилища, в т. ч. животного. Затем с различным разрывом во времени были опубликованы работы, где приведены данные о состоянии зоопланктона всего водохранилища [Губанова, 1976; Картунова, 1980; Серкина, 1963; Селеткова, 2015] в тот или иной период.

К настоящему времени в Камском водохранилище зарегистрировано 209 таксонов (в т. ч. 183 вида) зоопланктона: коловратки – 94, ветвистоусые – 61 и веслоногие ракообразные – 28 видов. Зоопланктеры в основной своей массе являются широко распространенными эвритермными эврибионтными видами, но лишь небольшая их часть встречается в водохранилище повсеместно. Около 60 % видового разнообразия зоопланктона обеспечивают редко встречающиеся и единичные виды, как правило, придонные литоральные и фитофильные формы.

Наиболее часто встречаемые виды (в >70 % проб) в зоопланктоне Камского водохранилища: среди коловраток *Aplanchna priodonta* Gosse, 1850, *Keratella quadrata* (O. F. Müller, 1786), *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Polyarthra major* Burckhardt, 1900, ветвистоусые рачки *Daphnia galeata* Sars, 1863, *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857, *Chydorus sphaericus* (O. F. Müller, 1776), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin, 1848), *Leptodora kindtii* (Focke, 1844), и копеподы *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853). Помимо перечисленных видов, в зоопланктоне водохранилища постоянно встречаются зарослевые и пелагические формы коловраток и ракообразных: *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832, *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832, *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller, 1776), а также велигеры дрейссены.

В пространственном отношении качественно более богат зоопланктон верхнего района водохранилища (105 таксонов), в основном за счет разнообразия коловраток (65 видов), что характерно для этого района, так как он более проточный и его условия ближе к речным.

В центральном районе Камского водохранилища происходит обеднение видового состава – здесь зарегистрировано всего 76 видов зоопланктонных организмов. Наибольшего развития достигают ракообразные – зоопланктоценоз здесь имеет наиболее лимнофильный характер.

В приплотинном районе водохранилища характер зоопланктона остается рачковым, происходит дальнейшее обеднение фауны коловраток. Всего здесь зарегистрировано 68 видов зоопланктеров.

Средняя биомасса зоопланктона водохранилища за последние годы составляла $1,44 \pm 0,36$ г/м³, основу которой формировали ветвистоусые рачки *Daphnia galeata* Sars, 1863, *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller, 1776) и копеподы *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853). Численность ($174,6 \pm 82,3$ тыс. экз./м³) зоопланктона слагали главным образом коловратки *Aplanchna priodonta* Gosse, 1850, представители семейств Brachionidae и Synchaetidae, а так же взрослые и ювенильные особи копепод отряда Cyclopiformes.

Соотношение показателей численности ветвистоусых и веслоногих ракообразных в нижнем районе (0,03-0,6) Камского водохранилища говорит о численном преобладании веслоногих рачков и характеризует его как олиготрофный. В верхнем (0,1-2,7) и центральном (0,1-1,4) районах этот показатель выше и в большинстве случаев характеризует эти районы как мезо-эвтрофные. Показатель соотношения биомасс ракообразных и коловраток наибольшего значения достигает в нижнем районе (287), а также в центральном районе (до 79). Все это говорит о довольно высоком уровне трофности Камского водохранилища, особенно центрального и нижнего районов.

Отношение организмов, в т. ч. планктонных, к качеству воды положено в основу биологического анализа вод. Наибольшие значения индекса сапробности, соответствующие β -мезосапробной зоне, отмечены в верхнем районе Камского плеса (1,5-1,9). Центральный (1,2-1,5) и нижний (1,2-1,3) районы водохранилища характеризовались как олигосапробные зоны. Полученные результаты позволяют отнести Камское водохранилище к водоемам олиго- β -мезосапробного типа.

За последние годы список видов зоопланктёров Камского водохранилища пополнился несколькими видами, не встречавшимися ранее. В 2012 г. в верхнем районе водохранилища впервые отмечена коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) – интродуцент из Северной Америки [Крайнев, 2018]. В приплотинном районе водохранилища в 2016 г. впервые отмечен каспийский вселенец *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) [Лазарева, 2018].

Таким образом, на основании комплексных исследований нами изучено зоопланктонное сообщество Камского водохранилища. На данный момент в водохранилище зарегистрирован 171 вид: коловратки – 91, ветвистоусые – 54 и веслоногие ракообразные – 26 видов. В пространственном отношении качественно более богат верхний район водохранилища за счет разнообразия коловраток.

Средняя биомасса зоопланктона водохранилища за последние годы составляла $1,44 \pm 0,36$ г/м³, при численности $174,6 \pm 82,3$ тыс. экз./м³.

Центральный и нижний районы водохранилища имеют статус мезо-эвтрофных, что подтверждают высокие показатели численности зоопланктона, преобладание *Cladocera*, наличие среди доминантов индикаторов эвтрофных и мезосапробных условий. Верхний район олиготрофный, там отмечены наиболее высокие величины индекса Шеннона. Камское водохранилище относится к водоемам олиго- β -мезосапробного типа. Таким образом, в целом для большей части водохранилища характерны достаточно высокие значения биологического разнообразия, следовательно, это говорит об относительной устойчивости сообществ зоопланктона.

Библиографические ссылки

Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Пермь: ПГУ, 1970. 100 с.

Губанова И. Ф., Гореликова Н. М., Демидова В. И. и др. Состояние гидрофауны водохранилищ камского каскада // Матер. XV научн. конф. / Биологические основы рыбного хозяйства республик Средней Азии и Казахстана. Душанбе, 1976.

Двинских С. А., Китаев А. Б. Гидрология Камских водохранилищ: морфология. Пермь: ПГУ, 2008. 266 с.

Кортунова Т. А., Серкина Р. А. Распределение и сезонная динамика зоопланктона Камского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь: ПГУ, 1980.

Крайнев Е. Ю., Целищева Е. М., Лазарева В. И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (р. Кама, Россия) // Биология внутр. вод. 2018. № 1. С. 55-60.

Лазарева В. И., Сабитова Р. З., Соколова Е. А. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды ин-та биологии внутр. вод им. И. Д. Папанина РАН, 2018. Вып. 81(84) (в печати).

Селеткова Е. Б. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. СПб.: ЛЕМА, 2015. С. 136-151.

Серкина Р. А. Зоопланктон Камского водохранилища летом 1959-1961 гг. и его вертикальное распределение. Известия Естеств.-научн. ин-та при ПГУ. 1963. Т. 14. Вып. 6.

Уломский С. Н. О формировании планктона Камского водохранилища // Зоологический журн. 1959. Вып. 1.

Уломский С. Н. Планктон Камского водохранилища в первые годы его существования // Доклады Всесоюзного совещ. по вопросам рыбохозяйств. освоения водохранилищ. Л., 1958.

УДК 595.383.1(265.51)

М. А. Шебанова

(Тихоокеанский научно-исследовательский
рыбохозяйственный центр, Владивосток, Россия)
marina.shebanova@tinro-center.ru

ПРОДУКЦИЯ ЭВФАУЗИИД БЕРИНГОВА МОРЯ

Акватория Берингова моря для России имеет большое рыбохозяйственное значение это район промысла, воспроизводства и нагула ценных промысловых видов рыб шельфового и пелагического комплексов, мезопелагических рыб и донных беспозвоночных. Рациональное использование и сохранение биологических ресурсов моря требует понимания процессов функционирования морских экосистем и закономерностей формирования их продуктивности, которые невозможны без знания особенностей продукции отдельных видов планктона.

Эвфаузииды: *Thysanoessa longipes*, *Thysanoessa raschii* и *Thysanoessa inermis* являются важными компонентами планктонных сообществ пелагиали Берингова моря. Они формируют от 40 до 60 % всей биомассы зоопланктона [Волков, 1996; Горбатенко, 1997].

Эвфаузииды играют ключевую роль в функционировании морских экосистем различного ранга. Они осуществляют перенос аккумулированной солнечной энергии фитопланктона на последующие трофические уровни [Виноградов, Шушкина, 1985].

Исследование продукционных процессов эвфаузиид в дальневосточных морях имеет незначительную историю и охватывает небольшое число видов. Сведения о продукции отдельных видов имеются в ряде работ, опубликованных в разное время [Погодин, 1990; Smith, 1991; Дулепова, 2002; Pinchuk, Norcroft, 2007; Чучукало, Шебанова, Дулепова, Горбатенко, 2013]. Следует отметить, что для Берингова моря подобной информации о продукции эвфаузиид недостаточно.

Цель настоящей работы определение продукционных характеристик массовых видов эвфаузиид в западной части Берингова моря (рисунок 1).

По материалам комплексных съемок «ТИНРО-Центра» в западной части Берингова моря в летне-осенний период с 1984 по 2012 г. рассчитана продукция массовых видов эвфаузиид: *Th. longipes*, *Th. raschii* и *Th. inermis*. Для расчетов использовали уравнение Бойсен-Иенсена [Boysen-Jensen, 1919].

Продолжительность жизни эвфаузиид в Беринговом море около 3 лет. Нерестятся рачки два раза в жизни. Нерестовый период длится с апреля по август с максимальной интенсивностью в июне. Прирост массы тела идет волнообразно. Основной прирост у особей рода *Thysanoessa* происходит в возрасте 1+ и 2+.

Продукция *Th. longipes* на единицу площади в Беринговом море составляет в среднем летом – 3,32 г/м² и осенью – 2,1 г/м². Средний Р/В-коэффициент летом – 3,057, а осенью – 2,97.

Продукция *Th. raschii* на единицу площади в Беринговом море за аналогичный период в среднем немного выше чем у *Th. longipes* и составляет летом – 7,52 г/м², а осенью 5,76 г/м². Средний Р/В-коэффициент у *Th. raschii* летом – 4,98, осенью – 4,154.

Продукция *Th. inermis* на единицу площади в Беринговом море летом в среднем 4,34 г/м², осенью – 2,83 г/м². Средний Р/В-коэффициент летом составляет 4,45, осенью – 2,6.

Средняя удельная суточная продукция эвфаузиид в Беринговом море в летне-осенний период составляет у *Th. longipes* – 0,0329, *Th. raschii* – 0,0505, *Th. inermis* – 0,0385.

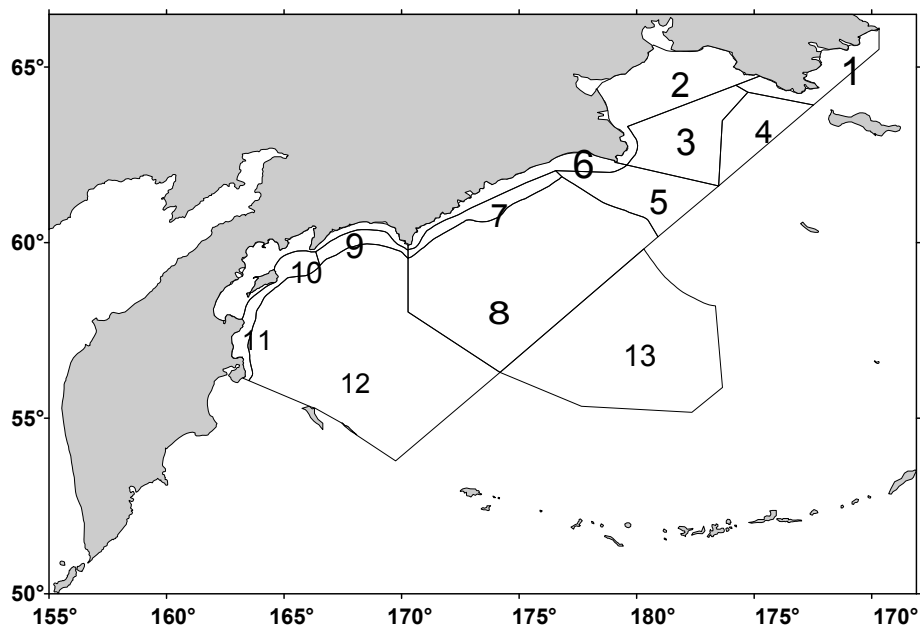


Рисунок 1 – Карта-схема районов осреднения данных в западной части Берингова моря

1 – Берингов пролив, 2 – северо-западная часть Анадырского залива, 3 – юго-восточная часть Анадырского залива, 4 – восточная часть Анадырского залива, 5 – Наваринский, 6 – Корякский шельф, 7 – Корякский свал глубин, 8 – западная часть Алеутской котловины, 9 – Олюторский свал глубин, 10 – шельф Карагинского и Олюторского заливов, 11 – Карагинский свал глубин, 12 – Командорская котловина, 13 – центральный Алеутский бассейн

В теплые по термическому режиму годы удельная суточная продукция *Th. inermis* значительно выше среднемноголетних значений и составляет 0,280, в холодные существенно ниже среднемноголетних показателей – 0,0085. У *Th. longipes* наоборот высокая удельная суточная продукция (0,038) наблюдается в годы, когда поверхностная температура воды ниже среднемноголетних значений и приток тихоокеанских вод минимален. Удельная суточная продукция *Th. raschii* в теплые годы немного ниже среднемноголетних отметок 0,033, а в холодные годы мало отличается от среднемноголетних значений 0,0505 (рисунок 2).

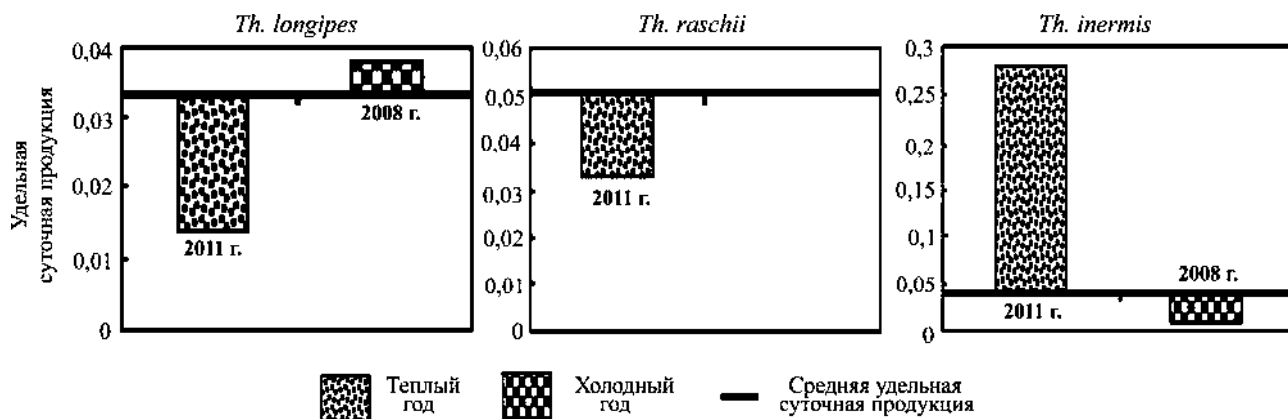


Рисунок 2 – Изменение удельной суточной продукции эвфаузиид в западной части Берингова моря в летне-осенний период в зависимости от типа года

Расчетные значения удельной суточной продукции и Р/В-коэффициента у рассматриваемых видов эвфаузиид, полученные нами для Берингова моря сопоставимы с результатами работ из северной Атлантики, дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Так в Северном море Р/В-коэффициент у *Th. raschii* составляет 1,3-4,1, у *Th. inermis* 2,3-3,3 [Lindley, 1980]. Удельная суточная продукция *Th. inermis* на севере Норвегии меняется в пределах 0,007-0,012 [Hopkins, Tande, Gronvik, Sargent, 1984], а в зал. Аляска она составляет 0,023 [Pinchuk, Hopcroft, 2007]. По данным В. И. Чучукало с соавторами [Чучукало, Шебанова, Дулепова, Горбатенко, 2013] в Охотском море удельная суточная продукция у *Th. raschii* и *Th. inermis* в два раза ниже, чем в Беринговом (соответственно 0,0280 и 0,0145), а у *Th. longipes* почти совпадает 0,0370. Некоторые отличия в величине удельной суточной продукции анализируемых видов, связаны, прежде всего, с особенностями их жизни, на которую, накладывают отпечаток гидрологические условия водоема (температура, течения и т. д.).

В Беринговом море наиболее благоприятными для воспроизводства *Th. raschii* являются воды Анадырского залива, корякского шельфа и Берингова пролива. Для *Th. longipes* это воды северо-западной и юго-восточной частей Анадырского залива, а также воды над Корякским свалом глубин. Для *Th. inermis* это воды юго-восточной части Анадырского залива летом и наваринского шельфа осенью. В течение года в этих районах в большей или меньшей степени встречаются все стадии развития, что свидетельствует об их успешном размножении и развитии.

Эвфаузииды вовлечены в основные пищевые цепи планктона и нектона. Рацион эвфаузиевых весьма разнообразен и состоит из диатомей, кремнежгутиковых, фораминифер, копепоид, сагитт, ойкоплеур, медуз, декапод, амфипод, эвфаузиид, птеропод. В пище молоди преобладает микрозоопланктон (до 83 %), у взрослых особей его количество снижается до 51,3 % [Park, Kang, Suh, 2011]. Из растительноядных копепоид в пище эвфаузиевых встречаются *Neocalanus cristatus*, *Pseudocalanus* sp., *Metridia pacifica* [Nakagawa, Ota, Endo et al., 2004]. Суточный рацион эвфаузиид в среднем составляет 12,7 % массы тела [Bamstedt, Karlson, 1998].

В Беринговом море за летне-осенний период эвфаузииды создают 14,61 млн т. органического вещества (*Th. raschii* – 6,98, *Th. longipes* – 5,76, *Th. inermis* – 1,87). Для создания такого количества продукции им необходимо переработать 175,2 млн т органического вещества.

В Беринговом море *Th. longipes*, *Th. raschii* и *Th. inermis* являются ключевыми компонентами в питании минтая, сельди, тихоокеанских лососей, кальмаров, сайры, морских окуней, молоди терпугов и других планктоноядных рыб, а также морских птиц и млекопитающих [Кузнецова, 2005; Чучукало, 2006]. Доля эвфаузиид в питании этих объектов составляет в среднем от 14 до 56 % [Чучукало, 2006]. Примерное потребление рыбами рассматриваемых видов эвфаузиид за летне-осенний период в Беринговом море составляет 7,76 млн т, что в два раза ниже, чем продукция, создаваемая этими видами. Больше всего эвфаузиид потребляют минтай 4,21 млн т и северный одноперый терпуг 2,36 млн т.

Библиографические ссылки

Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Продукция зоопланктона и распределение его биомассы по акватории океана // Биологические ресурсы океана. М.: Агропром издат., 1985. С. 71-86.

Волков А. Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании нектона: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Владивосток, 1996. 70 с.

Горбатенко К. М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря: дис. ... докт. биол. наук. Владивосток. 1997. 219 с.

Дулепова Е. П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2002. 274 с.

Кузнецова Н. А. Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2005. 235 с.

Погодин А. Г. Скорость роста *Euphausia pacifica* в северной части Японского моря // Биол. морск. планктона. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1990. С. 92-100.

Чучукало В. И. Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях : монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2006. 484 с.

Чучукало В. И., Шебанова М. А., Дулепова Е. П., Горбатенко К. М. Жизненные циклы, соматическая продукция эвфаузиид в Охотском море // Известия ТИНРО. 2013. Т. 173. С. 164-173.

Bamstedt U., Karlson K. Euphausiid on copepods in coastal waters of the Northeast Atlantic // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1998. Vol. 172. P. 149-168.

Boysen-Jensen P. Valluation of the Limfjord. I Studies on the Fish-Food in the Limfjorg 1909-1917 // Rep. Danish Biol. St. 1919. Vol. 26. P. 1-44.

Hopkins C. C. E., Tande K. S., Gronvik S., Sargent J. R. Ecological investigation of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (Lubbock), *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Thysanoessa inermis* (Kroyer) and *T. raschii* (M. Sars) // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1984. Vol. 82. P. 77-99.

Lindley J. A. Population dynamics and production of euphausiids. II. *Thysanoessa inermis* and *T. raschii* in the North Sea and American coastal waters // Mar. Biol. 1980. Vol. 59. P. 225-233.

Nakagawa Y., Ota T., Endo Y. et al. Importance of ciliates as prey of the euphausiid *Euphausia pacifica* in the NW North Pacific // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2004. Vol. 271. P. 261-266.

Park J., Kang C., Suh H. Ontogenetic diet shift in the euphausiid *Euphausia pacifica* quantified using stable isotope analysis // Mar. Ecol. Progr. Ser. 2011. Vol. 429. P. 103-109.

Pinchuk A. I., Hopcroft R. R. Seasonal variations in the growth rates of euphausiids (*Thysanoessa inermis*, *T. spinifera* and *Euphausia pacifica*) from the northern Gulf of Alaska // Mar. Biol. 2007. Vol. 151. P. 257-269.

Smith S. L. Growth, development and distribution of the euphausiid *Thysanoessa raschii* (M. Sars) and *Thysanoessa inermis* (Kroyer) in the southeastern Bering Sea // Polar Res. 1991. Vol. 10. P. 461-478.

УДК 574.583:574.9+574.523

С. М. Шишлянников, Ю. С. Букин, А. А. Никонова,

О. А. Тимошкин, А. Г. Горшков

(Лимнологический институт Сибирского
отделения РАН, Иркутск, Россия)

sershilin@gmail.com

ТРОФИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ ЖИРНЫХ КИСЛОТ В ПРИБРЕЖНОМ И ПЕЛАГИЧЕСКОМ ФИТОПЛАНКТОНЕ ОЗЕРА БАЙКАЛ

В последние десятилетия наблюдается значительные изменения в литоральной зоне морских и пресноводных экосистем, и в самом большом и глубоководном пресноводном озере мира – Байкал. Отмечены изменения в структуре и численности бентосных водорослей [Timoshkin et al., 2016], фитопланктоне [Bondarenko and Logacheva, 2017], гибель эндемичных байкальских губок [Khanaev et al., 2017], увеличение содержания хлорорганических поллютантов – полихлорированных бифенилов в водах озера [Горшков и др., 2017; Самсонов и др., 2017]. К основным причинам негативного воздействия на прибрежную зону относят увеличение в последние десятилетия антропогенной нагрузки на оз. Байкал.

Фитопланктон является важным индикатором воздействия неблагоприятных факторов на водную экосистему. Фитопланктонные организмы – важное звено в трофической цепи не только пелагиали оз. Байкал, но и прибрежной зоны озера. Например, жизненные стадии многих бентосных организмов, обитающих в литорали озера, непосредственно связаны с максимумом цветения именно фитопланктона, который является для них основным источником питания в периоды репродукции [Sitnikova et al., 2012].

Анализ трофических маркеров жирных кислот дает возможность оценить продуктивность фитопланктона, как поставщика незаменимых соединений в высшие звенья трофической цепи. Определение трофического индекса фитопланктона основано на определении содержания в нем незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК). ПНЖК как правило, синтезируются фотосинтетическими организмами и таким образом, являются необходимыми соединениями для развития и роста как первичных, так и вторичных консументов, которые они получают только в процессе питания. Среди ПНЖК особенно важными соединениями являются омега-3 и омега-6 длинноцепочечные жирные кислоты (ДЦПНЖК) с длинной углеродной цепи от 20 и выше. Таким образом, чем выше содержание ДЦПНЖК, тем выше питательная ценность фитопланктона.

В данной работе, мы провели сравнительный анализ содержания трофических маркеров жирных кислот в прибрежном и пелагическом фитопланктоне оз. Байкал. Так как отдельные виды фитопланктона могут отличаться по качественному и количественному содержанию трофических маркеров кислот, мы проводили анализ на пробах фитопланктона с доминированием одного вида диатомовых водорослей *Flagilaria radians* (ранее известной, как *Synedra acus* subsp. *radians*).

Целью данной работы было протестировать гипотезу, что в условиях негативного влияния внешних факторов на прибрежную зону оз. Байкал происходит снижение трофического индекса прибрежного фитопланктона.

Пробы фитопланктона были отобраны в ходе экспедиций 2014 г. и 2016 г. по всей акватории Байкала. Отбор проб производился в прибрежной зоне (8 станций), а также 11 станций (8 в 2014 г. и 3 в 2016 г.) в открытой части Байкала. Интегральные пробы фитопланктона были отобраны сетью Джеди (20 м глубина опускания) с размером ячеек от 40 до 60 мкм. Пробы были собраны в период весенней гомотермии. Температура воды на станциях находилась в диапазоне от +3 до +7 °С. Пробы были фиксированы раствором Люголя. Состав фитопланктона был идентифицирован микроскопически. Для последующего химического анализа пробы фитопланктона хранили в замороженном виде в алюминиевой фольге при – 20 °С. Пробы, в которых вклад зоопланктона составлял не более 10 % в общую биомассу предварительно фильтровались на фильтре с диаметром пор 400 мкм, а пробы, в которых доминировали представители зоопланктона исключались из дальнейшего анализа. Для сравнительного анализа трофических маркеров жирных кислот в сетных пробах прибрежного и пелагического фитопланктона оз. Байкал были взяты прибрежные пробы 2016 г. и пелагиальные пробы 2016 г. и 2014 г. В 2016 г. диатомовая водоросль *F. radians* доминировала как в прибрежных, так и пелагических сетных пробах. Доля *F. radians* в анализируемых пробах составляла более 95 %. Данные по анализу трофических маркеров жирных кислот в пелагическом фитопланктоне 2014 г. были опубликованы ранее [Shishlyannikov et al., 2018].

Определение жирных кислот проводили в виде метиловых эфиров ЖК (МЭЖК). Количественное определение МЭЖК проводили на газовом хроматографе GC-2010 Plus (Shimadzu, Япония) с колонкой «Optima-17MS» 30 м × 0,25 мм (MACHEREY-NAGEL, Германия) и пламенно-ионизационным детектором. Качественный анализ МЭЖК проводили на хромато-масс-спектрометре «6890B GC System, 7000C GC/MS Triple Quad» (Agilent, США) с колонкой «Optima-17MS» 30 м × 0,25 мм (MACHEREY-NAGEL, Германия).

В нашей недавней работе по исследованию ЖК состава пелагического фитопланктона были выявлены сходства и различия трофических маркеров в фитопланктоне оз. Байкал в пелагических пробах, в которых доминировала *F. radians* [Shishlyannikov et al., 2018]. Так как в пробах 2016 г. также доминировала данная диатомея, мы провели сравнительный ЖК анализ прибрежных проб с пелагическими. В соответствии с проведенным статистическим анализом имелись значимые отличия по составу ЖК у прибрежных и пелагических проб фитопланктона. Полученные данные по сопоставлению средних значений содержания ЖК в пробах и интегральных жирно-кислотных показателей, характеризующих прибрежные и пелагические пробы, представлены на рисунке.

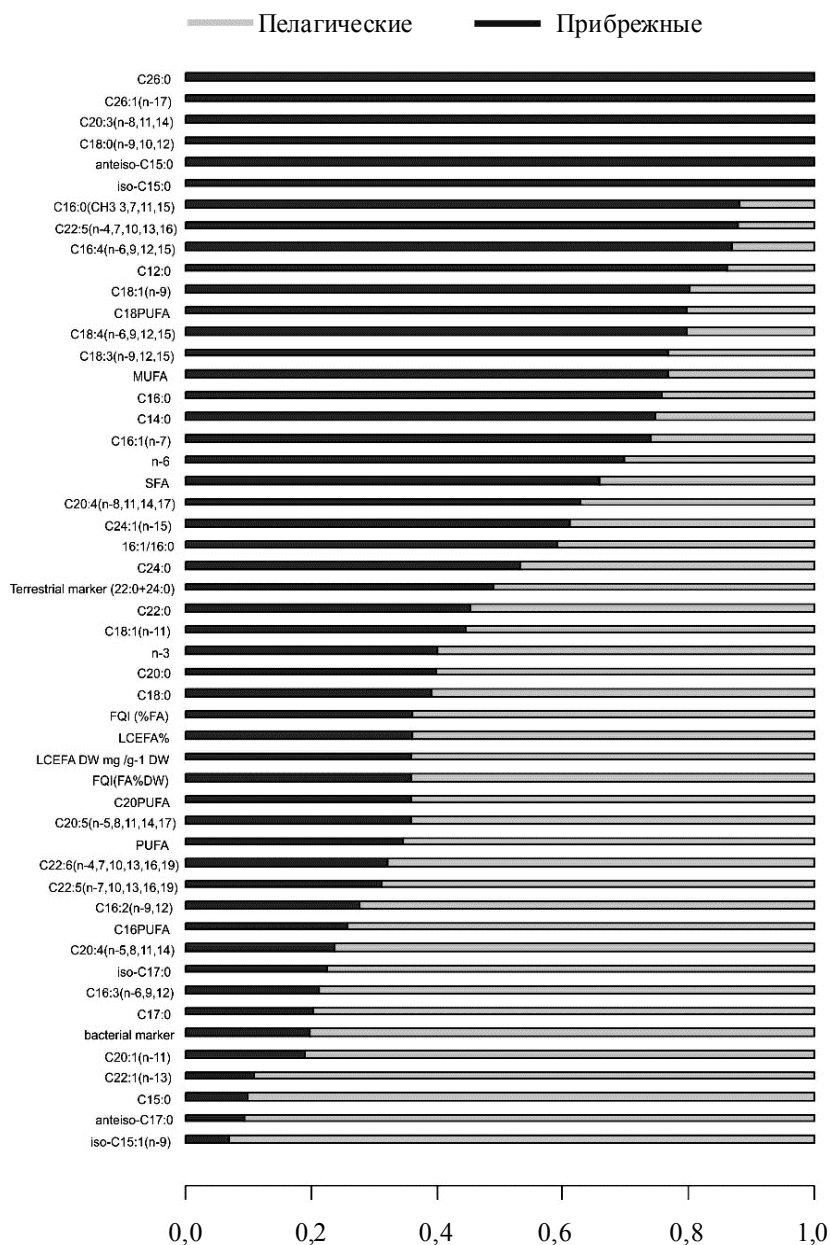


Рисунок 1 – Столбчатая диаграмма, отражающая долевое различие между средними значениями концентрации жирных кислот и других жирно-кислотных показателей в пелагических и прибрежных пробах

Сумма двух средних значений показателя для пелагических и прибрежных проб бралась за 1, затем рассчитывался долевой вклад в сумму среднего значения для пелагической пробы и для прибрежной пробы; столбцы на диаграмме отсортированы в порядке убывания вклада прибрежных проб

Интересно отметить, что диатомовые маркеры 16:1n-7 и 20:5n-3 в фитопланктоне по-разному выявляются в пелагических и прибрежных пробах. Из литературных данных известно, при доминировании диатомей в природных пробах соотношение 16:1n-7/16:0 составляет около и более 1. В целом прибрежный и пелагический фитопланктон характеризуется большим содержанием 16:1 и высоким соотношением 16:1n-7/16:0 (см. рисунок), что подтверждает доминирование диатомовых водорослей в анализируемых пробах, выполненный при помощи световой микроскопии. Хотя средние значения соотношений 16:1n-7/16:0 в пелагических пробах 2014 г. были ниже, чем в пробах 2016 г., при этом все значения находились в диапазоне, характерном для доминирования диатомовых водорослей. Варьирование значений 16:1n-7/16:0 было связано с разным содержанием 16:1n-7 в исследуемых пробах, при относительно одинаковом содержании 16:0. Как показали ранее проведенные нами исследования по миксотрофному культивированию *F. radians* [Shishlyannikov et al., 2014], более низкие значения 16:1n-7/16:0 соответствуют экспоненциальной стадии роста диатомей (0,65), а на стационарной стадии роста это соотношение достигает значения 4. Рост значений 16:1n-7/16 на стационарной фазе роста, сопряжен со снижением скорости деления клеток диатомей вследствие истощения питательных веществ. Как ранее показали наши микроскопические исследования на стационарной стадии *F. radians* увеличение 16:1n-7 положительно коррелирует с увеличением размеров липидных тел в цитоплазме клеток, где 16:1n-7 является одной из доминирующих ЖК в составе триацилглицеридов. В этой же работе нами показано, что при нехватке питательных веществ в культуральной среде происходит значительное снижение синтеза PUFA диатомей *F. radians* [Shishlyannikov et al., 2014]. В пелагических пробах, значение 20:5n-3 было выше по сравнению с прибрежными пробами. Содержание других трофических маркеров – ПНЖК и ДЦПНЖК также положительно коррелировало с пелагическими пробами. Таким образом, можно предположить, что увеличение значений 16:1n-7/16:0 и снижение синтеза ПНЖК в прибрежных пробах и может быть связано, с уменьшением скорости деления клеток диатомей в прибрежной зоне оз. Байкал.

Основными лимитирующими факторами развития фитопланктона является освещенность, температура и доступность питательных соединений (фосфат, нитрат, кремний (для диатомей, хризофитовых и др)). Прибрежные зоны водных экосистем характеризуются нестабильным содержанием биогенных элементов вследствие не интенсивного обмена вод с пелагическими водами, а также в связи с конкурентным потреблением их бентосной флорой [Вотинцев, 1961]. Таким образом, данное явление совместно с антропогенным фактором могут отрицательно сказываться на продуктивности фитопланктона и соответственно всей трофической пирамиды прибрежной зоны.

Полученные данные показывают, что пищевая ценность первичной продукции фитопланктона оз. Байкал в прибрежной зоне ниже, чем в пелагической зоне.

Работа выполнена в рамках федерального проекта ФАНО № 0345-2016-0001 (АААА-А16-116122110059-3). Отбор проб осуществлен при частичном финансировании из проекта ФАНО № 0345-2016-0009АААА-А16-116122110067-8). Хроматографический анализ проведен на оборудовании «Приборного центра коллективного пользования физико-химического ультрамикрoанализа ЛИН СО РАН» и финансировании в рамках проекта ФАНО № 0345-2016-0008(АААА-А16-116122110065-4).

Библиографические ссылки

- Вотинцев К. К. Гидрохимия озера Байкал. М.: АН СССР, 1961. Т. 311. С. 8.
- Горшков А. Г. и др. Полихлорированные бифенилы в водной экосистеме Байкала // Химия в интересах устойчивого развития. 2017. Т. 25 (3). С. 269-278.
- Самсонов Д. П. и др. Содержание стойких органических загрязнителей в компонентах уникальной экологической системы озера Байкал // Метеорология и гидрология. 2017. № 5. С. 105-115.

Bondarenko N. A., Logacheva N. F. Structural Changes in Phytoplankton of the Littoral Zone of Lake Baikal // *Hydrobiological J.* 2017. T. 53, № 2.

Khanaev I. V. et al. Current state of the sponge fauna (Porifera: Lubomirskiidae) of Lake Baikal: Sponge disease and the problem of conservation of diversity // *J. of Great Lakes Research.* 2017.

Shishlyannikov S. M. et al. Effect of mixotrophic growth on the ultrastructure and fatty acid composition of the diatom *Synedra acus* from Lake Baikal // *J. of Biological Research-Thessaloniki.* 2014. T. 21, № 1. C. 15.

Shishlyannikov S. M. et al. Fatty acid trophic markers in Lake Baikal phytoplankton: A comparison of endemic and cosmopolitan diatom-dominated phytoplankton assemblages // *Ecological Indicators.* 2018. T. 85. C. 878-886.

Sitnikova T. et al. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology // *Hydrobiologia.* 2012. T. 682, № 1. C. 75-90.

Timoshkin O. A. et al. Rapid ecological change in the coastal zone of Lake Baikal (East Siberia): Is the site of the world's greatest freshwater biodiversity in danger? // *J. of Great Lakes Research.* 2016. T. 42, № 3. C. 487-497.

УДК 595.182

**Г. В. Шурганова, Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев,
Т. В. Золотарева, Д. С. Ручкин**
(Национальный исследовательский Нижегородский
государственный университет им. Н. И. Лобачевского,
Нижний Новгород, Россия)
galina.nngu@mail.ru

**НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ
ВИДА-ВСЕЛЕНЦА *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908)
(ROTIFERA: BRACHIONIDAE) В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ
НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ**

В связи с участвовавшими находками вселенца – американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) в водоёмах и водотоках России актуальной является задача обобщения сведений о её местонахождении и экологических потребностях в отдельных регионах. В Нижегородской области к 2017 г. североамериканская коловратка *K. bostoniensis* зарегистрирована в 32 водных объектах (19 водотоках и 13 водоёмах) от 55° до 56° с.ш. и от 42° до 43° в.д. [Bayanov, 2014; Shurganova et al., 2017].

Коловратка обитает в разнотипных водоёмах и водотоках, расположенных на территориях, различающихся по геологическому строению, рельефу, климату, почвенному и растительному покрову, гидрографии и степени хозяйственного использования, а также морфометрии, скорости течения, прозрачности и цветности воды, уровню pH, электропроводности. Различен трофический статус водных объектов (от олиготрофно-мезотрофного до эвтрофного), а также уровень антропогенного воздействия – класс качества воды по гидрохимическим показателям от II – чистые воды до VI – экстремально грязные воды [Shurganova et al., 2017].

Целью настоящей работы являлось обобщение сведений о новых находках инвазийного вида коловратки *K. bostoniensis* в разнотипных водных объектах Нижегородской области, а также анализ его экологических потребностей.

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, отобранные в летний период 2017 г. на акватории речной части Чебоксарского водохранилища, некоторых его притоках первого и третьего порядка, а также пойменных водоёмах р. Керженец, расположенных на территории ГПБЗ «Керженский». Пробы зоопланктона отбирались с использованием количественной сети Джеди путём тотальных обловов от дна до поверхности или процеживанием 50 л воды через сеть Апштейна (нейлоновое сито с ячейей 70 мкм) и фиксировались 4 %-ным раствором формалина. Камеральная обработка выполнялась по стандартной методике [Методические рекомендации ..., 1982]. При определении *K. bostoniensis* руководствовались информацией, содержащейся в ряде работ [De Paggi, 2002; Жданова, Добрынин, 2011; Лазарева, Жданова, 2014].

В результате гидробиологических исследований 2017 г. американская коловратка *K. bostoniensis* впервые была обнаружена в 13 водных объектах: устьевых областях притоков первого порядка верхней речной части Чебоксарского водохранилища (р. Трестьянка и р. Пыра), притоков первого порядка средней речной части Чебоксарского водохранилища (р. Везлома, р. Сундовик и р. Керженец), в пойменных водоёмах р. Керженец, расположенных на территории ГПБЗ «Керженский» (оз. Сиротинное, оз. Чёрный Яр, оз. Драничное, оз. Чернозёрское-1, оз. Чернозёрское-2, оз. Гришино, оз. Новая старица). Исследованные водные объекты достаточно сильно различаются морфометрическими, гидрофизическими, гидрохимическими и гидрологическими параметрами. Так, глубина в Чебоксарском водохранилище достигала 12,00 м, а в реках-притоках водохранилища составляли 0,20-3,50 м. В мелководных пойменных водоёмах ГПБЗ «Керженский» глубина изменялась от 1,10 до 3,20 м. Диапазон величины рН водных объектов также был достаточно широким: от 4,60 (пойменный водоём р. Керженец оз. Новая старица) до 8,12 (устьевая область р. Везлома и средняя речная часть Чебоксарского водохранилища). Пойменные водоёмы ГПБЗ «Керженский» обладали низкой цветностью (143,3° Pt-Co шкалы) и электропроводностью (31,50-63,50 мкС/см). В устьевых областях притоков Чебоксарского водохранилища, в которых отмечена *K. bostoniensis*, значения электропроводности существенно выше: от 115,30 мкС/см (р. Керженец) до 580,00 мкС/см (р. Трестьянка). Вселенец обитает как в водотоках со скоростью течения 0,30 м/с (р. Пыра), так и бессточных водоёмах (пойменные озёра р. Керженец). Кроме того, коловратка обнаружена в водных объектах как богатых растворённым кислородом (9,50 мг/л – р. Пыра), так и бедных (3,10 мг/л – пойменные водоёмы р. Керженец).

В водоёмах Пустынского заказника и р. Серёже, р. Оке, р. Вьюнице верхней речной части Чебоксарского водохранилища, а также в некоторых водотоках г. Нижний Новгород коловратка *K. bostoniensis* в 2017 г. также была обнаружена (первые находки вида-вселенца в этих водных объектах были зарегистрированы в предыдущие годы). При этом в озёрной части Горьковского водохранилища в летний период 2017 г., как и в предыдущие годы, коловратка обнаружена не была.

Количественные характеристики коловратки *K. bostoniensis* в разных водных объектах существенно различались. На акватории средней речной части Чебоксарского водохранилища и устьевых областях рек Трестьянка, Пыра, Сундовик, Везлома и Керженец коловратка была немногочисленной: от 0,01 тыс. экз./м³ (устьевая область р. Сундовик) до 0,5 тыс. экз./м³ (устьевая область р. Керженец). При этом доля коловратки от общей численности зоопланктона не превышала 7,7 %, а от общей численности коловраток 17,9 %. Максимальные характеристики количественного развития коловратки *K. bostoniensis* были зафиксированы в ряде пойменных водоёмов р. Керженец, расположенных на территории ГПБЗ «Керженский». Так, в оз. Чернозёрское-2 её численность составляла 65,6 тыс. экз./м³ (17,6 % от общей численности зоопланктона). В достаточно молодом оз. Новая старица коловратка также входила в число доминирующих видов (13,5 % от общей численности зоопланктона), её численность составляла 1,5 тыс. экз./м³. В остальных пойменных водоёмах, несмотря на достаточно высокую численность (11,8 и 16,5 тыс. экз./м³), *K. bostoniensis* не входила число доминирующих видов.

Таким образом, в 2017 г. в Нижегородской области было обнаружено 13 новых местообитаний американской коловратки *K. bostoniensis*. Это позволяет расширить список водных объектов Нижегородской области, в которых она обитает, с 32 до 45. Новые местообитания расположены в районе Нижегородского Заволжья (р. Керженец и её пойменные водоёмы, локализованные в среднем её течении на территории ГПБЗ «Керженский») и Предволжья (реки – притоки Чебоксарского водохранилища: Трестьянка, Пыра, Везлома, Сундовик).

Нижегородское Заволжье и Преволжье различаются по геологическому строению, рельефу и степени антропогенной нагрузки. Водные объекты, в которых обнаружена инвазийная коловратка, различаются по глубинам, происхождению, морфометрии, скорости течения, прозрачности, уровню pH, цветности и электропроводности.

Результаты наших исследований соответствуют данным, полученным группой авторов, исследовавших разнотипные водоёмы и водотоки Европейской России [Жданова и др., 2016]. В 2017 г. выявлена самая северная находка *K. bostoniensis* – р. Трестьянка (56.58° с.ш.), а также самая восточная – р. Сундовик (45.02° в.д.) в Нижегородской области. Были обнаружены местообитания с наиболее низкими для Нижегородской области значениями pH (4,6 – оз. Новая старица) и низкой электропроводностью 31,5 мкС/см (оз. Сиротинное). Все обследованные в 2017 г. водные объекты являются преимущественно умеренно загрязнёнными.

Широкое распространение *K. bostoniensis* в Нижегородской области и способность к обитанию в различающихся по комплексу природных факторов водоёмах и водотоках свидетельствует о высокой экологической пластичности вида и возможности его расселения.

Библиографические ссылки

Жданова С. М., Добрынин А. Э. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Биология внутр. вод. 2011. № 1. С. 45-52.

Жданова С. М., Лазарева В. И., Баянов Н. Г., Лобуничева Е. В., Родионова Н. В., Шурганова Г. В., Кулаков Д. В., Ильин М. Ю. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах Европейской России // Российский журн. биологич. инвазий. 2016. № 3. С. 8-22.

Лазарева В. И., Жданова С. М. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водохранилищах Верхней Волги // Биология внутр. вод. 2014. № 3. С. 63-68.

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

Bayanov N. G. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in lakes of the Nizhniy Novgorod region // Russian J. of Biological Invasions. 2014. Vol. 5, № 2. P. 111-114.

De Paggi J. New Data on the Distribution of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae): Its Presence in Argentina // Zool. Anzeiger. 2002. № 241. P. 363-368.

Shurganova G. V., Gavrillo D. E., Il'in M. Iu., Kudrin I. A., Makeev I. S., Zolotareva T. V., Zhikhaev V. S., Golubeva D. O., Gorkov A. S. Distribution of Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Water Bodies and Watercourses of Nizhny Novgorod Oblast // Russian J. of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, № 4. P. 393-402.

Г. В. Шурганова, Т. В. Золотарева, М. Ю. Ильин,
И. А. Кудрин, Д. Е. Гаврилко, В. С. Жихарев
(Национальный исследовательский Нижегородский государственный
университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия)
tanyakuklina.nn@yandex.ru

**МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
КОЛОВРАТКИ *KELLICOTTIA BOSTONIENSIS* (ROUSSELET, 1908)
ДВУХ КАРСТОВЫХ ОЗЕР НИЖЕГОРОДСКОГО ПРЕДВОЛЖЬЯ**

В XXI веке североамериканская коловратка *K. bostoniensis* активно осваивает водоемы и водотоки Европейской части России. В Нижегородской области этот вид обитает в 32 озерах и реках с различными гидрохимическими и гидрологическими условиями, в «чистых» и «экстремально грязных» [Шурганова и др., 2017]. В случае его натурализации значительный интерес представляет изучение адаптационных возможностей, в частности, морфометрических признаков, которые определяются комплексом факторов среды. К сожалению, публикации, содержащие сведения о морфометрических характеристиках инвазийного вида *K. bostoniensis* и связи их с абиотическими и биотическими факторами среды немногочисленны [Крайнев и др., 2018; Bezerra-Neto et al., 2004; Zdanova, Dobrynin, 2011; Lazareva, Zhdanova, 2014 и др.]. Целью нашей работы был сравнительный анализ межгодовых изменений количественного развития и морфометрических характеристик коловратки *K. bostoniensis* в зоопланктонных сообществах двух карстовых озер Пустынской озерно-речной системы.

Сбор материала проводился на постоянных станциях акваторий оз. Великое и оз. Свято в середине июля разных лет (2013, 2014, 2016, 2017 гг.). Пробы зоопланктона отбирали путем тотальных ловов от дна до поверхности сетью Джеди в пелагиали озер. Кроме того, в 2017 г. было проведено исследование вертикального распределения зоопланктона по глубинам. Обработка материала проводилась в соответствии с общепринятыми в практике исследований методами [Методические рекомендации ..., 1982]. Для анализа морфометрической изменчивости *K. bostoniensis* промеряли по 30 экз. из каждого водоема в каждый год исследования. Промеры (общая длина тела, длина панциря, самого длинного и короткого передних шипов, правого и левого боковых шипов, заднего шипа, а также ширина тела коловраток) проводили с использованием микроскопа Meiji Techno MT4200L. Оценку нормальности распределения полученных значений морфометрических характеристик проводили с помощью W-теста Шапиро-Уилка (Shapiro-Wilk's W test). Для сравнения полученных данных и выявления различий морфометрических характеристик особей одного водного объекта в разные годы исследований применялся критерий Краскела-Уоллиса (Kruskal-Wallis ANOVA). Выявление отличий морфометрических характеристик коловраток разных озер в один и тот же год исследований проводилось с использованием критерия Манна-Уитни (Mann-Whitney test). Расчеты осуществлялись в программе Statistica 10 [Халафян, 2007].

Исследованные водоемы расположены на территории Пустынского заказника Арзамасского района Нижегородской области. Оба озера имеют карстовое происхождение, однако значительно различаются по ряду морфометрических и физико-химических характеристик. Общая площадь оз. Великого составляет 91,2 га, средняя глубина 3,5 м, максимальная – 5,5 м. Вода озера мягкая (жесткость составляет 2,4 мг-экв/л), минерализация слабая. Площадь оз. Свято составляет 26,5 га, средняя глубина – 6 м, максимальная – 14 м. Для оз. Свято характерна большая прозрачность воды (средние значения составляют 1,5-1,6 м), по сравне-

нию с оз. Великим (0,7 м). Значение электропроводности воды оз. Великого значительно выше (219 мкСм/см), чем оз. Свято (69 мкСм/см). Также в оз. Великом в два раза выше концентрация растворенного кальция, магния и гидрокарбонатов, по сравнению с оз. Свято [Шурганова и др., 2013]. Известно, что озера различаются по трофическому статусу: оз. Великое является мезотрофно-эвтрофным водоемом, оз. Свято – олиготрофно-мезотрофным [Шурганова и др., 2017].

В результате исследований, проведенных в 2017 г., нами было зафиксировано изменение вертикального распределения физико-химических факторов озер Великое и Свято по глубинам. В оз. Великом выявлено незначительное изменение показателей. При продвижении от поверхности к глубине отмечено небольшое понижение температуры (от 17,2 °С до 15,4 °С). В оз. Свято, в отличие от оз. Великого, была выявлена температурная стратификация водной толщи. Согласно полученным нами результатам, мощность эпилимниона составила около 1 м, металимниона – 5 м, гиполимниона – 6 м. Температура воды эпилимниона составляла 17 °С, металимниона – 11 °С, гиполимниона – 4 °С.

Вид-вселенец *K. bostoniensis* был идентифицирован в составе зоопланктона обоих озер во все годы наблюдений. Коловратка доминировала в сообществе зоопланктона оз. Свято в 2013 г. и 2014 г. Численность вида составляла 43,6 % (163,9 тыс. экз./м³) от общей численности зоопланктона в 2013 г. и 36,9 % (45,3 тыс. экз./м³) в 2014 г. В 2016 г. чужеродный вид являлся субдоминантом, численность составляла 5,2 % (6,0 тыс. экз./м³) от общей численности зоопланктона. В 2017 г. вид-вселенец *K. bostoniensis* входил в число доминантов эпи- и металимниона оз. Свято. Его численность составляла 13 % (5,5 тыс. экз./м³) и 10 % (12,5 тыс. экз./м³) соответственно. В гиполимнионе количественное развитие чужеродного вида было крайне низким. Численность *K. bostoniensis* в оз. Великом во все годы исследований была значительно меньше, чем в оз. Свято, и не превышала 3,4 % (15,2 тыс. экз./м³) от общей численности зоопланктона.

Общая длина тела коловратки исследованных озер изменялась от 274 до 438 мкм, длина панциря – от 91 до 125 мкм, длина заднего шипа – от 62 до 148 мкм, длина самого длинного переднего шипа – от 93 до 175 мкм, длина короткого переднего шипа – от 27 до 48 мкм, ширина тела – от 43 до 66 мкм. Длины правого и левого боковых шипов являлись наименее вариabельными признаками и изменялись от 12 до 33 мкм. Были применены непараметрические методы статистического анализа, так как распределение значений морфометрических характеристик отличалось от нормального ($p < 0,05$). Установлено, что общая длина тела, длина панциря, длинного и короткого передних шипов, правого бокового шипа, а также ширина тела коловраток оз. Великого статистически значимо различались в разные годы исследований ($p < 0,05$). Размеры заднего и левого бокового шипов изменялись незначительно. Большинство морфометрических характеристик особей *K. bostoniensis* оз. Свято, за исключением длины левого шипа и ширины тела, также имели статистически значимые межгодовые различия ($p < 0,05$). Следовательно, морфометрические признаки *K. bostoniensis* исследованных озер являются довольно вариabельными. Для оценки этих характеристик обязательным является анализ структуры зоопланктоценозов в каждый год исследований. Большинство изученных признаков в 2013 г. характеризовалось меньшими значениями, чем в другие годы. Согласно литературным данным, при несущественных межгодовых изменениях физико-химических факторов водоемов, наличие мелких размеров *K. bostoniensis* может быть связано с низким количественным развитием хищных коловраток рода *Asplanchna* [Жданова, Добрынин, 2011]. Результаты наших исследований показали, что в 2013 г., когда значения морфометрических признаков инвазийного вида были наименьшими за весь период исследований, численность коловраток рода *Asplanchna* была низкой.

При сравнении морфометрических признаков коловраток *K. bostoniensis* разных водоемов также были выявлены статистически значимые различия ($p < 0,05$). В целом, морфометрические характеристики инвазийного вида олиготрофно-мезотрофного оз. Свято были значительно больше характеристик особей мезотрофно-эвтрофного оз. Великого в течение всего периода изучения. Так, общая длина тела *K. bostoniensis* оз. Свято составляла $371 \pm 0,04$ мкм, а оз. Великого – $321 \pm 0,02$. В то же время, длина правого и левого боковых шипов, ширина тела особей обоих водоемов практически не отличались. Результаты наших исследований согласуются с литературными данными. Так, представители семейства Brachionidae, обитающие в олиготрофных и холодноводных водоемах характеризуются большими размерами шипов. Особи теплых и эвтрофных озер имеют более короткие шипы [Green, 2005].

В результате проведенных нами исследований выявлены значительные отличия количественного развития и морфометрических характеристик вида-вселенца *K. bostoniensis* карстовых озер Великое и Свято. На протяжении всего периода исследований численность коловратки была наибольшей в оз. Свято. Значительного развития вид достигал в эпи- и металимнионе озера. В оз. Великом отмечена низкая численность чужеродного вида. Установлены статистически значимые различия морфометрических характеристик коловраток *K. bostoniensis* исследованных озер. Особи олиготрофно-мезотрофного оз. Свято, характеризовались большими размерными характеристиками, чем мезотрофно-эвтрофного оз. Великого. При проведении дальнейших исследований необходим анализ, который позволил бы выявить наиболее существенные факторы, определяющие морфометрические характеристики вида-вселенца.

Библиографические ссылки

Крайнев Е. Ю., Целищева Е. М., Лазарева В. И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (р. Кама, Россия) // Биология внутр. вод. 2018. № 1. С. 55-59.

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

Халафян А. А. Statistica 6. Статистический анализ данных: Учебник. М.: Бином, 2007. 512 с.

Шурганова Г. В., Гаврилко Д. Е., Ильин М. Ю., Кудрин И. А., Макеев И. С., Золотарёва Т. В., Жихарев В. С., Голубева Д. О., Горьков А. С. Распространение коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах и водотоках Нижегородской области // Российский журн. биологич. инвазий. 2017. Т. 10, № 3. С. 122-133.

Шурганова Г. В., Ильин М. Ю., Кудрин И. А. Видовая структура и пространственное размещение зоопланктоценозов некоторых водоемов Пустынской озерно-речной системы Нижегородского Поволжья // Вестник Нижегородского университета им. Н. И. Лобачевского. 2013. № 5(1). С. 148-152.

Bezerra-Neto J. F., Aguila L. R., Landa G. G., Pinto-Coelho R. M. The exotic rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the zooplankton community in a tropical reservoir // Lundiana. 2004. Vol. 5, № 2. P. 151-153.

Green J. Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in a backwater of the River Thames // Hydrobiologia. 2005. Vol. 546. P. 189-196.

Lazareva V. I., Zhdanova S. M. American Rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in Reservoirs of the Upper Volga Basin // Inland Water Biology. 2011. Vol. 4, № 1. P. 39-46.

Zhdanova S. M., Dobrynin A. E. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera, Brachionidae) in waterbodies of European Russia // Inland Water Biology. 2014. Vol. 7, № 3. P. 259-263.

**DOES THE WORLD NEED FAUNISTS?
REFLECTIONS ON THE ROLE OF FAUNISTIC
RESEARCH IN ECOLOGY**

Most studies of large-scale patterns concern terrestrial vertebrates and plants, whereas smaller organisms, and in particular, freshwater invertebrates like rotifers receive less attention. Among reasons of the phenomenon there are: (1) troubles with species identification, which is complex as traditional species concepts are not applicable to mostly asexual animals; (2) difficultness in sampling rotifers in the field, thus rotiferologists must rely on a few point samples; (3) rotiferologists' works are not respected by editors and reviewers of high-quality-journals and usually described as «descriptive» or «of local significance» and rejected. The result is that rotifers are not animals intensively studied, thus any generalizations of their diversity, biogeography, ecology and evolution are very difficult – if possible. As a result, «rotiferologists' effect», i. e. sampling intensity, is among factors the most influencing observed, global or local, species richness [Segers, 2008, Fontaneto et al., 2012].

Populations of most species are not very numerous, and very few species have very large populations. Because there are much more small, limited, isolated patches of habitats available to the specialists, there are more specialized than the ubiquitous species. Therefore most of the species are rare. Although rotiferologists believe that in the case of rotifers, this rule does not apply, and most species are cosmopolitan, a relation of their global frequency (i. e. number of the occupied continents) with the number of species shows that in this case rotifers are subject to the general principles described for other animal groups. Unfortunately, it makes their situation even worse, as rare species are usually difficult to recognize and very experienced specialists are necessary to record and describe them.

What do we need such specialized taxonomic research for? Their important purpose is the registration of indigenous species. Inflow of alien species and the so-called the homogenization of organisms' communities is currently one of the greatest threats to the preservation of natural fauna. However, if we do not recognize the composition of natural communities, we will not be able to recognize the invaders. The second important goal is to enable the tracking of long-term changes in species diversity of rotifer fauna. Rotifers seem to be sensitive enough to climate change and pollution of the aquatic environment, so that the tracking of long-term changes in their species structure could determine the rate of these changes and their direction.

What is the expected future of faunistic research? It seems that, for reasons described above, this field of scientific research will be still necessary, however due to technological progress, faunistics perhaps will exist without faunists.

References

- Fontaneto D., Barbosa A. M., Segers H., Pautasso M. The 'rotiferologist' effect and other global correlates of species richness in monogonont rotifers // *Ecography*. 2012. № 35. P. 174-182.
- Segers H. Global diversity of rotifers (Rotifera) in freshwater // *Hydrobiologia*. 2008. № 387/388. P. 27-33.

S. G. Farahani¹, A. Wojtal-Frankiewicz², P. Frankiewicz², Z. Buseva¹
 (¹*Scientific and Practical Center for Bioresources of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus;*
²*University of Lodz, Lodz, Poland*)
sh.farahani1986@gmail.com

ATOMIC ANALYSIS OF C, N, P CONCENTRATION IN INDIVIDUAL CLADOCERA AND COPEPODA

The Redfield ratio elicited from the gain of nutrient concentration with depth represents a mean value of plankton elemental composition, and can alter accordingly with changes in the planktonic community [Redfield, 1934]. A review of the current literature illustrates that this ratio spans at least one order of magnitude [Evans, Eadie, Glover, 1998] and alternates at two levels: differences between species and larger taxonomic groups, and phenotypic variation between populations that are habituated to different physical or chemical parameters [Quigg, 2003; Quigg, Irwin, Finkel, 2010]. The aim of this study was to determine the differences in the stoichiometry (C, N, and P content as well as C : N, C : P, N : P ratios) of Cladocera and Copepods, as the dominant systematic groups of Obsterno lake, inhabited four different habitats of this ecosystem: pelagial, littoral, rush beds and nymphaea. Our analysis may provide insight into topics like nutritional and energetic status of different types of lake's habitats, as well as planktonic trophic interactions.

The study area was the mesotrophic Lake Obsterno, which is located in the south of Miory district of Vitebsk region (north-west of Belarus). Its maximum and mean depths are 12 and 5 m. The zooplankton samples were collected in September 2016 via tow net with 25 cm diameter and 100 µm mesh size from three littoral zones (approximate depth of 1,2-1,5 m) and one pelagic station (depth of 5 meters) using GPS coordinates. During sampling there were no wind and no wave in lake and transparency amounted 4 meters. In littoral 3 stations were chosen: one from the open water including open sandy intertidal zone covering Chara sp.(clean littoral) and two among the macrophytes – one of them with common rush beds (*Schoenoplectus lacustris*), and the second one among nymphaea (*Nuphar lutea*), extending from the bottom to the surface (in pelagic zone – once and other three stations two/three times) in order to filter water. This volume for pelagial, clean littoral, rush beds and nymphaea were respectively 206,06; 235,5; 105,13 and 168,9 liters. All biotope sample collections were taken once a day in 3 replicates at 10-12 a. m., then fixed by 95 % ethanol then transformed to the lab to choose dominant species in each location. Taxonomic identification was performed by under a stereo microscope MBS-10 and samples were fixed in formalin 4 %.

Atomic elemental analysis of carbon, nitrogen and phosphorus content in zooplankton tissues was performed using a Phenom ProX desktop scanning electron microscope (LOT-QuantumDesign) equipped with a thermionic CeB6 source and a high sensitivity multi-mode backscatter electron (BSE) detector, 15 Kv EHT (primary-beam energy) for animals with ≤1,5 mm length. Finally 26 Cladocera and Copepoda were used for analysis.

For each animal five homogeneous zones of the same area was determined for the detection of three major elements: atomic carbon (% C), atomic nitrogen (% N) and atomic phosphorus (% P). For some under detection phosphorus atomic ratios, an amount of <0,2 % has been considered for atomic weight fractions. Moreover, fixation and dehydration, critical point drying, coating with gold and using sputter coater image processing (software Scandium) was done in order to make a SEM pictures of the zooplankton individuals. Analysis using Phenom Prox Scanning Elektron Microscope (SEM) with an elemental detection system (EDS), were conducted at Faculty of Biology and Environmental Protection University of Lodz, Department of Applied Ecology in December 2016.

All statistical analyses were conducted using Statistica 12.0 (StatSoft, Inc; license of Faculty BEP UL: JPZP605E651727AR-T). Elemental atomic ratios were estimated as the average of individual ratios in a given population. To test for the effect of habitat type on the animals' stoichiometry, a one-way ANOVA was used with Tukey post hoc test. The dominant species in the corresponding habitats were determined by the mentioned abundance percentage of total zooplankton community, as follow: a) in bare littoral: *Eudiaptomus graciloides* 38,83 %, *Diaphanosoma brachyurum* 12,62 %, *Thermocyclops oithonoides* 10,67 % and *Mesocyclops leuckarti* 10,67 %; b) in pelagial: *Eud. graciloides*. 56,39 % and *D. brachyurum* 19,30 %; c) in rushbeds: *Allonella* sp. 24,48 %, *Ceriodaphnia pulchella* 20,91 %, *Th. oithonoides* 16,32 % and *M. leuckarti* 9,18 %; d) in nymphae: *Bosmina* sp. 25,19 %, *C. pulchella* 18,89 %, *Allonella* sp. 16,19 %, *Th. oithonoides* 10,79 % and *M. leuckarti* 6,29 %. According to the statistical analysis atomic weight fractions of carbon and nitrogen in tissues of Copepoda did not differ between habitats. Significant differences among habitats were found in the case of phosphorus ($F_{3,61}=4,56$; $p<0,01$). Its content was significantly higher in tissues of Copepoda from pelagial than from nymphaea habitat. In the case of Cladocera contents of all three elements differed significantly among habitats ($F_{2,26}=11,62$, $p<0,001$; $F_{2,26}=12,54$, $p<0,001$ and $F_{2,28}=7,46$, $p<0,01$ for carbon, nitrogen and phosphorus, respectively). Content of carbon in tissues of Cladocera from pelagial was significantly higher than those from other two habitats. In turn carbon contents did not differ between Cladocera from nymphaea and rush beds habitats. Analysis of atomic nitrogen in tissues of Cladocera revealed that content of nitrogen is significantly lower in pelagial than those in other two habitats. Similarly as in the case of carbon nitrogen contents did not differ between nymphaea and rush beds habitats. Statistical analysis of phosphorus in tissues of Cladocera showed that its content was significantly higher in rush beds than in pelagial. Other differences were not significant. The phosphorus content was more variable than the nitrogen content in Copepoda. However no significant differences among Copepoda have been found.

As a conclusion, the body content of P, N, and C in consumers is one indicator of their demands for these elements [Frost, Elser, 2002; Steinman et al., 1996]. In our research, P amount of pelagic Copepods in fall was higher than pelagic Cladocera – it could be due to *Eudiaptomus* which is a long living zooplankton and saves more energy for resting period in comparison with Cladocera. Zooplankton has a relatively constant, species-specific C : N ratio [Urabe, 1993]. Our survey revealed that in pelagial zone where owns the highest zooplankton abundance of Copepoda species (*Eudiaptomus graciloides*), has relatively high C : N ratio in comparison with the other habitats where dominant copepods' species were different from pelagial. Thus, it seems that *Diaptomidae* store more carbon and less nitrogen. This could be due to high energy cost on many physiological processes or as Cole [Cole et al., 2011] reported for *Diaptomus* sp. because of feeding on a higher trophic level than feeding on different basal food sources or both. According to Speas and Duffies [Speas, Duffy, 1998] research, *Daphnia* is not significant to its C balance because there is an evidence that some zooplankton, especially Cladocera, will ingest numerous kinds of particles but this C balance controlling Cladocera is still unclear in our investigate because different species were dominated in fall in Lake Obsterio. On the other side, *Daphnia* has an especially low N : P compared to all other zooplankton so far measured. This caused the low N : P ratios of rushbeds Cladocera as well as C : P. We conclude that taxon-specific differences in the N : P ratio in these species are mostly attributable to differences in P content. Despite a known wide variation in the elemental ratios in their food, the N and P-content of individual zooplankton species show a remarkably stable N : P ratio in cladocerans from pelagial and littoral. The literature reports a range in C : N : P atomic ratios for zooplankton among habitats and taxa. Zooplankton are selective feeders, some taxa more than others, and phytoplankton is usually a preferred food. As methods improve and more studies are conducted, we expect considerable variation in support of consumers, which should lead to the development of models that explain this variation among ecosystems. Further, improved stable isotopes in food web such as $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ that better incorporate uncertainty in sources and to estimate the relative contribution of diet sources to food web compartments will likely aid in producing better models.

References

- Cole J. J., Carpenter S. R., Kitchell J., Pace M. L., Solomon C. T., Weidel B. Strong evidence for terrestrial support of zooplankton in small lakes based on stable isotopes of carbon, nitrogen, and hydrogen // *Proceedings of the National Academy of Sci. USA*. 2011. Vol. 108, № 5. P. 1975-1980.
- Evans M. S., Eadie B. J., Glover R. M. Sediment trap studies in southeastern Lake Michigan: Fecal pellet express or the more traveled route? // *J. of Great Lakes Research*. 1998. Vol. 24, № 3. P. 555-568.
- Frost P. C., Elser J. J. Growth responses of littoral mayflies to the phosphorus content of their food // *Ecology Letters*. 2002. № 5. P. 232-240.
- Quigg A. The evolutionary inheritance of elemental stoichiometry in marine plankton // *Nature*. 2003. Vol. 425. P. 291-294. DOI: <http://dx.doi.org/10.1038/nature01953> PMid:13679916.
- Quigg A., Irwin A. J., Finkel Z. V. Evolutionary imprint of endosymbiosis of elemental stoichiometry: testing inheritance hypotheses // *Proceedings of the Royal Society Biological Sci.* 2010. Vol. 278. P. 526-534. DOI:10.1098/rspb.2010.1356.
- Redfield A. C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. James Johnstone Memorial Volume // *Liverpool: University Press of Liverpool*, 1934. P. 170-192.
- Speas D. W., Duffy W. G. Uptake of dissolved organic carbon (DOC) by *Daphnia pulex* // *J. of Freshwater Ecology*. 1998. № 13. P. 457-463.
- Steinman A. D. Effects of grazers on freshwater benthic algae // *Algal ecology freshwater benthic ecosystems* / R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, R. L. Lowe (et al.). San Diego, 1996. P. 341-373.
- Urabe J. N and P cycling coupled by grazers' activities: food quality and nutrient release by zooplankton // *Ecology*. 1993. Vol. 74. P. 2337-2350.

УДК 574.583:574.9+574.523

N. Kuczyńska-Kippen

(Department of Water Protection, Faculty of Biology,
Adam Mickiewicz University of Poznań, Poznań, Poland)
kippen@hot.pl

MICROCRUSTACEANS (CLADOCERANS AND COPEPODS) AS INDICATORS OF ANTHROPOGENIC DISTURBANCE IN THE POND'S CATCHMENT

Small water bodies belong to freshwater ecosystems which are known to be critical for maintaining high biodiversity in various scales. Along with mid-field woodlots, ditches, oxbows, wetlands but also small rivers and streams they are an important element for the preservation and especially enrichment of biodiversity, both in the biological, habitat and landscape aspects. They also create an optimal habitat for the occurrence of many groups of organisms, both plants and animals [Biggs et al., 2017]. Ponds in Poland are often a source of many rare and unique species, e.g. oligochaets [Krodkiewska, 2011], molluscs [Kołodziejczyk & Lewandowski, 2017], beetles [Pakulnicka et al., 2015], gastropods [Lewin & Smoliński, 2006], large branchiopods [Gołdyn et al., 2012], annelids [Spyra & Krodkiewska, 2013] but also plankton species from among algae [Dembowska, 2013] and also zooplankton [Kuczyńska-Kippen et al., 2014; Joniak & Kuczyńska-Kippen, 2016]. Even though small water bodies are aquatic ecosystems that can be prone to anthropogenic stress in the direct catchment area [Williams et al. 2004; Downing et al., 2006] they often remain undamaged and thus are able to create a refuge for diverse organisms, which may have disappeared from more transformed aquatic systems [Biggs et al., 2017].

Ponds, despite having very useful functions, have never been objects of a wide centre of interest in the scientific community and have not been included in monitoring studies [Céréghino et al., 2008; Biggs et al., 2017]. However, due to their restricted morphology (small size and depth) they can be exposed to severe human disturbances [Williams et al., 2004; Biggs et al., 2017]. Freshwater biodiversity declines in response to changes in land use, eutrophication and habitat destruction [Stendera et al., 2012].

Cladocerans are often designated as model organisms in biological studies. They can also be a very suitable instrument for ecological analyses, such as biological relationships but also those targeted at environmental analyses including the role of the type of surrounding area as a determinant of the community structure of freshwater cladocerans and copepods.

The sampling area was composed of 365 small water bodies with different trophic conditions. They were mainly kettle holes, although a small participation of oxbows as well as man-made (clay-pits) were also included. Due to the need to restrict the strong structuring effect of macrophytes, reflecting habitat heterogeneity, on crustacean occurrence, only the open water sites were chosen. The studied ponds were located within four geographical regions in central-western Poland (Wielkopolskie, Kujawsko-Pomorskie, Lubuskie and Dolnośląskie provinces).

The research was aimed at establishing a pattern of crustacean diversity and the occurrence of certain species in ponds differing in respect to the type of surrounding area (low vs. high human-induced impact; field vs. forest catchment). It was hypothesized that cladocerans and copepods have a high indicative value for human-originated disturbances and thus can serve as a valuable tool for detecting the level of anthropogenic transformation in the direct vicinity of small and shallow aquatic ecosystems.

Over 90 crustacean species (59 cladocerans, 33 copepods) were identified from all ponds. In the examined material the presence of crustaceans which are designated as rare for the Polish fauna was recorded. From among cladocerans species such as e.g. *Alona karelica* Stenroos, *Alona rustica* Scott, *Chydorus gibbus* Sars, *Chydorus ovalis* Kurz, *Dunhevedia crassa* King, *Leydigia acanthocercoides* (Fischer), *Moina brachiata* (Jurine), *Scapholeberis kingi* Sars or *Tretocephala ambigua* (Lilljeborg) were found. A clear separation was observed between the pelagic and littoral community.

All basic biocoenotic features of cladocerans (the mean number of species, community abundance, Shannon-Weaver index) revealed higher values in the case of low human-impacted ponds, while for copepods only the mean number of species and Shannon-Weaver index were higher in low human-transformed ponds, while community abundance did not differ both types of studied water bodies. Mainly small species of crustaceans, including eutrophic species such as *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Mesocyclops leuckarti* (Claus), *Thermocyclops oithonoides* (Sars) or *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), prevailed here. The species composition of both groups of crustaceans was significantly lower in human-transformed ponds (cladocerans: 3 on average in a pond, copepods: 1) than in non-transformed ponds (5, 2, respectively). More stable conditions in low human-impacted ponds were also confirmed by a more diverse composition of the dominating species, among which large daphnids (such as *Daphnia pulex*, *D. longispina* and *D. galeata*), filter feeders that contribute to the improvement of water quality, dominated in high frequency. Moreover, in this type of pond generally more diverse crustacean fauna, with more rare species of high ecological value, were recorded. The two types of ponds also differed significantly in respect to some abiotic parameters. The level of pH, oxygen saturation and water conductivity were on average higher in human-transformed ponds.

Taking into consideration the direct type of catchment area (field vs. forest ponds) it was found that higher concentrations of phosphorus and chlorophyll a were attributed to field water bodies, while forest ponds were significantly larger and had a higher share of trees around the pond, which contributed to a higher level of overshadowing of the water surface. The species diversity as well as the Shannon-Weaver index of cladocerans was substantially higher in forest-associated ponds (6 species on average) compared to field-surrounded water bodies (4). A separation of species referring to the body size (small and large species) was observed for both types of ponds.

Generally, the pelagic fraction of crustaceans decreased in ponds with large macrophyte cover and increased in ponds with high water reactivity. On the contrary, the littoral community had a higher share in ponds with extensive macrophyte cover and increased in ponds with lower water reactivity. Fish and macrophyte cover were the most important factors responsible for crustacean species distribution in the CCA analyses for two division types of examined ponds (low vs. high human-induced impact; field vs. forest catchment).

It can be concluded that crustacean species composition can be implemented for distinguishing various levels of anthropogenic disturbance, which occurs in the direct surrounding of a water body. Therefore, the structure of crustacean species along with their size, habitat preferences and/or ecological requirements can be used for predicting changes in the food web of a pond. The obtained results also confirmed the higher ecological value of low-transformed ponds.

References

Biggs J., von Fumetti S., Kelly-Quinn M. The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers // *Hydrobiologia*. 2017. № 793. P. 3-39.

Cérèghino R., Biggs J., Oertli B., Declerck S. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat // *Hydrobiologia*. 2008. № 597. P. 1-6.

Dembowska E. A. New and rare species of Volvocaceae (Chlorophyta) in the Polish phycoflora // *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*. 2013. № 82/4. P. 259-266.

Downing J. A., Prairie Y. T., Cole J. J., Duarte C. M., Tranvik L. J., Striegl R. G., McDowell W. H., Kortelainen P., Caraco N. F., Melack J. M., Middelburg J. J. The global abundance and size distribution of lakes, ponds and impoundments // *Limnology and Oceanography*. 2006. № 51. P. 2388-2397.

Gołdyn B., Bernard R., Czyż M., Jankowiak A. Diversity and conservation status of large branchiopods (Crustacea) in ponds of western Poland // *Limnologica*. 2012. № 42/4. P. 264-270.

Joniak T., Kuczyńska-Kippen N. Habitat features and zooplankton community structure of oxbows in the limnophase: reference to transitional phase between flooding and stabilization // *Limnetica*. 2016. № 35/1. P. 37-48.

Kołodziejczyk A., Lewandowski K. Water bodies of a city park as habitats of rare, protected and alien species of molluscs // *Folia Malacologica*. 2017. № 25. P. 257-265.

Krodkiewska M. Freshwater Oligochaeta in mining subsidence ponds in the Upper Silesia region of southern Poland // *J. of Freshwater Ecology*. 2011. № 21. P. 177-179.

Kuczyńska-Kippen N., Basińska A. M. Habitat as the most important influencing factor for the rotifer community structure at landscape level // *International Review of Hydrobiology*. 2014. № 99/1-2. P. 58-64.

Lewin I., Smoliński A. Rare, threatened and alien species in the gastropod communities in the clay pit ponds in relation to the environmental factors (The Ciechanowska Upland, Central Poland) // *Biodiversity and Conservation*. 2006. № 15. P. 3617-3635.

Pakulnicka J., Górski A., Bielecki A. Environmental factors associated with biodiversity and the occurrence of rare, threatened, thermophilous species of aquatic beetles in the anthropogenic ponds of the Masurian Lake District // *Biodiversity and Conservation*. 2015. № 24. P. 429-445.

Spyra A., Krodkiewska M. The significance of woodland ponds in the conservation of rare species: a case study of *Placobdella costata* (F. Müller) (Hirudinida: Glossiphoniidae) // *Polish J. of Ecology*. 2013. № 61/3. P. 613-619.

Stendera S., Adrian R., Bonada N., Canedo-Arguelles M., Hugueny B., Januschke K., Pletterbauer F., Hering D. Drivers and stressors of freshwater biodiversity patterns across different ecosystems and scales: a review // *Hydrobiologia*. 2012. № 696. P. 1-28.

Williams P., Whitfield M., Biggs J., Bray S., Fox G., Nicolet P., Sear D. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England // *Biological Conservation*. 2004. № 115. P. 329-341.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ

- | | | | | | |
|----|--------------------|------------------|-----|-------------------------|--------------|
| 1 | Абросимова Э. В. | 57 | 51 | Жданова С. М. | 52 |
| 2 | Аганесова Л. О. | 211 | 52 | Жихарев В. С. | 223, 226 |
| 3 | Александров С. В. | 9 | 53 | Завиша А. Г. | 86 |
| 4 | Амосова В. М. | 12 | 54 | Зайцева К. А. | 144 |
| 5 | Архипов А. Г. | 15 | 55 | Звездин А. О. | 171 |
| 6 | Аршевская О. В. | 104 | 56 | Зезера А. С. | 12 |
| 7 | Аршевский С. В. | 104 | 57 | Зинченко Т. Д. | 24, 57 |
| 8 | Аюушсурэн Ч. | 118 | 58 | Золотарева Т. В. | 223, 226 |
| 9 | Баянов Н. Г. | 19 | 59 | Зурхаева У. Д. | 65 |
| 10 | Бензик А. Н. | 75 | 60 | Иванов М. В. | 174 |
| 11 | Бердиева М. А. | 22 | 61 | Иванова Т. С. | 174 |
| 12 | Бойкова О. С. | 113 | 62 | Изюмова Е. И. | 115 |
| 13 | Болотов С. Э. | 24, 27 | 63 | Ильин М. Ю. | 226 |
| 14 | Бонк Т. В. | 31, 129 | 64 | Имант Е. Н. | 86 |
| 15 | Бугранова О. С. | 32 | 65 | Калинина В. О. | 22 |
| 16 | Букин Ю. С. | 219 | 66 | Калинина Н. А. | 12 |
| 17 | Булатов А. В. | 181 | 67 | Калиновска К. | 210 |
| 18 | Васильева Т. Г. | 12 | 68 | Канищева О. В. | 144 |
| 19 | Вежновец В. В. | 36 | 69 | Капков В. И. | 91 |
| 20 | Витченко Т. В. | 38 | 70 | Карасева Е. М. | 94, 96 |
| 21 | Воденеева Е. Л. | 40, 193 | 71 | Карпещук Е. В. | 98 |
| 22 | Воякина Е. Ю. | 43, 187 | 72 | Карпович М. | 210 |
| 23 | Гаврилко Д. Е. | 47, 223, 226 | 73 | Карпушевский И. В. | 12 |
| 24 | Гарбазей О. А. | 50, 64 | 74 | Касперович В. Ю. | 36 |
| 25 | Гасанова А. Ш. | 65 | 75 | Климова Н. Б. | 101 |
| 26 | Герасимов Ю. В. | 52 | 76 | Козлов О. В. | 104 |
| 27 | Гладышев М. И. | 199, 210 | 77 | Колозин В. А. | 107 |
| 28 | Гордеева А. С. | 54, 75 | 78 | Коломина К. Е. | 40 |
| 29 | Горохова О. Г. | 57 | 79 | Корнева Л. Г. | 110 |
| 30 | Горшков А. Г. | 219 | 80 | Коровчинский Н. М. | 113 |
| 31 | Грабко О. Г. | 60 | 81 | Костшевска-Шлаковска И. | 210 |
| 32 | Губанова А. Д. | 50, 64, 146 | 82 | Котов А. А. | 115, 155 |
| 33 | Гусейнов К. М. | 65 | 83 | Кочешкова О. В. | 116 |
| 34 | Гусейнов М. К. | 65 | 84 | Кречик В. А. | 169 |
| 35 | Давидович П. | 210 | 85 | Крылов А. В. | 27, 118, 199 |
| 36 | Дальпададо П. | 54 | 86 | Кудрин И. А. | 47, 226 |
| 37 | Демерецкиене Н. Е. | 67 | 87 | Кузьмина Л. И. | 121 |
| 38 | Демчук А. С. | 174, 190 | 88 | Кулизин П. В. | 40 |
| 39 | Деревенская О. Ю. | 70 | 89 | Кучерявый А. В. | 171 |
| 40 | Джаяни Е. А. | 72 | 90 | Лазарева В. И. | 123 |
| 41 | Дзиаловский Э. Р. | 210 | 91 | Лайус Д. Л. | 174 |
| 42 | Долгов А. В. | 54, 75, 144 | 92 | Ланге Е. К. | 126, 127 |
| 43 | Драганова Е. В. | 144 | 93 | Левицкий А. Л. | 86, 159 |
| 44 | Дулупова Е. П. | 77 | 94 | Лепская Е. В. | 129 |
| 45 | Думнич Н. В. | 136 | 95 | Лидванов В. В. | 60 |
| 46 | Евсеева Е. В. | 144 | 96 | Литвинюк Д. А. | 132 |
| 47 | Ежова Е. Е. | 81, 96, 116, 187 | 97 | Лобуничева Е. В. | 136 |
| 48 | Ермолаева Н. И. | 83 | 98 | Майсак Н. | 210 |
| 49 | Жапецкий М. | 210 | 99 | Македонская И. Ю. | 159 |
| 50 | Жаров А. А. | 115 | 100 | Макушенко М. Е. | 127 |

- | | | | | | |
|-----|---------------------|--------------------|-----|-----------------------|---------------|
| 101 | Малин М. И. | 52 | 140 | Саушкина Д. Я. | 179 |
| 102 | Малинина Ю. А. | 138 | 141 | Сахонь Е. Г. | 148, 176 |
| 103 | Манжос Л. А. | 146, 148 | 142 | Свиридов И. И. | 156, 181 |
| 104 | Матанцева О. В. | 141, 165 | 143 | Симонова Т. А. | 15 |
| 105 | Махутова О. Н. | 199 | 144 | Скарлато С. О. | 165, 184, 205 |
| 106 | Мельников И. А. | 143 | 145 | Смирнова М. М. | 81, 187 |
| 107 | Мингазова Н. М. | 70 | 146 | Соколова Е. А. | 123 |
| 108 | Митропольская И. В. | 110 | 147 | Соловьева В. В. | 110 |
| 109 | Михина А. С. | 144 | 148 | Старков А. И. | 190 |
| 110 | Москвин Л. Н. | 181 | 149 | Старцева Н. А. | 40, 193 |
| 111 | Муханов В. С. | 132, 146, 148, 176 | 150 | Стельмах Л. В. | 196 |
| 112 | Мэндсайхан Б. | 118 | 151 | Столбунов И. А. | 199 |
| 113 | Науменко Е. Н. | 151 | 152 | Студёнова М. А. | 86 |
| 114 | Неретина А. Н. | 115, 153, 154, 155 | 153 | Судник С. А. | 202 |
| 115 | Нестерова В. Н. | 75, 144 | 154 | Сущик Н. Н. | 199, 210 |
| 116 | Никитина С. М. | 156 | 155 | Телеш И. В. | 165, 205 |
| 117 | Никонова А. А. | 219 | 156 | Тимофеева И. И. | 181 |
| 118 | Новикова Ю. В. | 159 | 157 | Тимошкин О. А. | 219 |
| 119 | Новичкова А. А. | 162 | 158 | Унковская Е. Н. | 70 |
| 120 | Новосёлов А. П. | 86 | 159 | Ушакова А. Ю. | 207 |
| 121 | Охапкин А. Г. | 40, 193 | 160 | Фенева И. Ю. | 210 |
| 122 | Павленко А. В. | 104 | 161 | Феттер Г. В. | 83 |
| 123 | Павлов Д. Д. | 199 | 162 | Филатова Н. А. | 165 |
| 124 | Пак Р. А. | 15 | 163 | Ханайченко А. Н. | 211 |
| 125 | Пака В. Т. | 169 | 164 | Цветков А. И. | 118 |
| 126 | Патокина Ф. А. | 12 | 165 | Целищева Е. М. | 213 |
| 127 | Петросян В. Г. | 210 | 166 | Чернова Е. Н. | 81, 190 |
| 128 | Печковская С. А. | 165 | 167 | Чибисова Н. В. | 181 |
| 129 | Поздняков И. А. | 167 | 168 | Шебанова М. А. | 216 |
| 130 | Полунина Ю. Ю. | 156, 169 | 169 | Шишлянников С. М. | 219 |
| 131 | Полякова Н. В. | 171, 174, 190 | 170 | Шишов А. Ю. | 181 |
| 132 | Прокопчук И. П. | 75 | 171 | Шурганова Г. В. | 47, 223, 226 |
| 133 | Разлуцкий В. И. | 210 | 172 | Эйсмонт-Карабин И. | 210 |
| 134 | Родионова Н. В. | 116 | 173 | Buseva Z. | 230 |
| 135 | Рудинская Л. В. | 9 | 174 | Ejsmont-Karabin J. | 229 |
| 136 | Русских Я. В. | 81 | 175 | Farahani S. G. | 230 |
| 137 | Ручкин Д. С. | 47, 223 | 176 | Frankiewicz P. | 230 |
| 138 | Рылькова О. А. | 146, 148, 176 | 177 | Kuczyńska-Kippen N. | 232 |
| 139 | Сабитова Р. З. | 123 | 178 | Wojtal-Frankiewicz A. | 230 |

Подпись в печать 14.08.2018 Формат 70 × 100/16 Гарнитура «Таймс»

Ризограф Объем 6,4 п. л. Тираж 100 Заказ 257

236022, г. Калининград, АтлантНИРО, ул. Дм. Донского, 5, тел. 215645