

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

**Журнал Сибирского
федерального университета
Биология**

**Journal of Siberian
Federal University
Biology**

2021 14 (2)

ISSN 1997-1389 (Print)
ISSN 2313-5530 (Online)

2021 14(2)

Издание индексируется Scopus (Elsevier), «Russian Science Citation Index» и «Zoological Record» на платформе «Web of Science» (Clarivate Analytics), Российским индексом научного цитирования (НЭБ), представлено в международных и российских информационных базах: Ulrich's periodicals directory, ProQuest, EBSCO (США), Google Scholar, Centre for Agriculture and Biosciences International (CABI), DOAJ, КиберЛенинка. Включено в список Высшей аттестационной комиссии «Рецензируемые научные издания, входящие в международные реферативные базы данных и системы цитирования».

Журнал Сибирского федерального университета Биология

Journal of Siberian Federal University Biology

Журнал Сибирского федерального университета. Биология.
Journal of Siberian Federal University. Biology.

Учредитель: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Сибирский федеральный университет» (СФУ)

Главный редактор: *Е.С.Кравчук*. Редактор *И.А.Вейсиг*. Корректор *С.В.Хазаржан*.
Компьютерная верстка *Е.В. Гревцовой*

№ 2. 30.06.2021. Индекс: 42325. Тираж: 1000 экз.

Свободная цена

Адрес редакции и издательства: 660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 79, оф. 32-03.

Отпечатано в типографии Издательства БИК СФУ
660041 г. Красноярск, пр. Свободный, 82а.

*Свидетельство о регистрации СМИ ПИ № ФС 77-28725 от 29.06.2007 г.,
выданное Федеральной службой по надзору в сфере массовых коммуникаций,
связи и охраны культурного наследия.*

<http://journal.sfu-kras.ru>

Подписано в печать 15.06.2021. Формат 84х108/16. Усл. печ. л. 11,7.

Уч.-изд. л. 11,2. Бумага тип. Печать офсетная. Тираж 1000 экз. Заказ № 14065.

Возрастная маркировка в соответствии с Федеральным законом № 436-ФЗ: 16+

CHIEF EDITOR

Michail Gladyshev, Corresponding Member of RAS, Professor, Institute of Biophysics SB RAS, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia.

SCIENCE EDITOR

Elena Kravchuk, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

EDITORIAL BOARD

- Sergey Bartsev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Andrey Degermendzhy, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Nikolay Gaevsky, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Joseph Gitelzon, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Viktor Glupov, Corresponding Member of RAS, Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia
- Malcolm Hughes, University of Arizona, Tucson, USA
- Mikhail Karpinsky, Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, Russia
- Valentina Kratasyuk, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- John Lee, University of Georgia, Athens, USA
- Elena Muratova, Institute of Forest SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Akira Osawa, Kyoto University, Kyoto, Japan
- Vitaliy Semenchenko, Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Belarus
- Nadezhda Sushchik, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Sabu Thomas, Mahatma Gandhi University, Kottayam, India
- Aristidis Tsatsakis, University of Crete, Heraklion, Greece
- Eugene Vaganov, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia
- Tatiana Volova, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia
- Egor Zadereev, Institute of Biophysics SB RAS, Krasnoyarsk, Russia

CONTENTS

Tatiana D. Zinchenko, Vladimir K. Shitikov and Larisa V. Golovatyuk Bottom Communities and Abiotic Factors: Analysis of Statistical Relationship Using the Instability Index and Virtual Species Distribution	119
Egor S. Zadereev, Anton V. Drobotov, Alexander P. Tolomeev, Olesya V. Anishchenko, Olesya E. Yolgina and Anzhelika A. Kolmakova The Effect of Salinity and Nutrient Load on the Ecosystems of Selected Lakes in the South of Siberia.....	133
Yuri V. Barkhatov, Vladimir V. Zykov, Elena B. Khromechek, Igor G. Prokopkin and Denis Y. Rogozin Measuring Alloxanthin as a Proxy Approach in a Study of Trophic Relationships between Zooplankton and Cryptophyte Algae in Lake Shira	154
Galina A. Finenko, Boris E. Anninsky and Natalya A. Datzyk Spatial Distribution, Population Structure, and Predatory Impact of Gelatinous Predators on Zooplankton Community in Inshore Waters off Crimean Coast of the Black Sea	168
Alexandra Y. Andreyeva, Ekaterina S. Kladchenko, Oksana Y. Vyalova and Tatiana A. Kukhareva Morphological and Functional Characterization of Hemocytes of the Black Sea Bivalves: Pacific Oyster (<i>Crassostrea gigas</i>) and Mussel (<i>Mytilus galloprovincialis</i>).....	182
Aleksandra Y. Andreyeva, Tatiana A. Kukhareva, Ekaterina S. Kladchenko and Alexander A. Soldatov Comparative Characterization of the Cellular Composition of the Black Scorpionfish (<i>Scorpaena porcus</i> L.) Hematopoietic Organs during the Spawning Season and the Period of Reproductive Inactivity.....	195
Elena S. Kravchuk, Olga P. Dubovskaya, Svetlana P. Shulepina, Olesya V. Anishchenko, Elena A. Ivanova, Larisa A. Glushchenko, Nadezhda N. Sushchik, Olesia N. Makhutova, Anzhelika A. Kolmakova, Alexander P. Tolomeev, Anton V. Drobotov, Alexander V. Ageev, Inna I. Morozova, Yuliya D. Anishchenko and Michail I. Gladyshev Effect of Anthropogenic Factors on the Ecosystem of the Yenisei River Anabranh within the City of Krasnoyarsk.....	208
Ivan T. Kishchenko Growth and Development of the Introduced <i>Picea</i> L. (Karst.) Species in the Taiga Zone (Karelia).....	238

СОДЕРЖАНИЕ

Т. Д. Зинченко, В. К. Шитиков, Л. В. Головатюк

Донные сообщества и абиотические факторы: анализ статистической связи
с использованием индекса неустойчивости и метода виртуальных видов..... 119

**Е. С. Задереев, А. В. Дроботов, А. П. Толмеев,
О. В. Анищенко, О. Е. Ёлгина, А. А. Колмакова**

Влияние солености и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озер юга Сибири 133

**Ю. В. Бархатов, В. В. Зыков,
Е. Б. Хромечек, И. Г. Прокопкин, Д. Ю. Рогозин**

Каротиноид аллоксантин как индикатор трофической связи зоопланктона
с криптофитовыми водорослями в озере Шира 154

Г. А. Финенко, Б. Е. Аннинский, Н. А. Дацьк

Пространственное распределение, структура популяций желетелых хищников
и пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах
Крымского побережья Черного моря 168

**А. Ю. Андреева, Е. С. Кладченко,
О. Ю. Вялова, Т. А. Кухарева**

Морфологические и функциональные характеристики гемоцитов двустворчатых
черноморских моллюсков устрицы (*Crassostrea gigas*) и мидии (*Mytilus galloprovincialis*) 182

**А. Ю. Андреева, Т. А. Кухарева,
Е. С. Кладченко, А. А. Солдатов**

Сравнительная характеристика клеточного состава кроветворных органов
морского ерша (*Scorpaena porcus* L.) в период нереста и функционального покоя 195

**Е. С. Кравчук, О. П. Дубовская, С. П. Шулепина,
О. В. Анищенко, Е. А. Иванова, Л. А. Глушенко,
Н. Н. Сущик, О. Н. Махутова, А. А. Колмакова,
А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, А. В. Агеев,
И. И. Морозова, Ю. Д. Анищенко, М. И. Гладышев**

Влияние антропогенных факторов на экосистему протоки р. Енисей
в черте города Красноярск 208

И. Т. Кищенко

Рост и развитие интродуцированных видов *Picea* L (Karst.)
в таежной зоне (Карелия) 238

DOI 10.17516/1997-1389-0344

УДК 574.58(282.247.431.2)

Bottom Communities and Abiotic Factors: Analysis of Statistical Relationship Using the Instability Index and Virtual Species Distribution

Tatiana D. Zinchenko*,
Vladimir K. Shitikov and Larisa V. Golovatyuk
*Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of Volga River Basin RAS
Togliatti, Russian Federation*

Received 16.11.2020, received in revised form 03.03.2021, accepted 10.04.2021

Abstract. Statistical procedures for quantifying the relationships between the community structure and abiotic variables start with selecting a minimum set of uncorrelated environmental factors that determine the ecological conditions essential for each of the species. This is especially important when constructing models of spatial distribution of species which are key to ecology of communities and conservation of nature. The aim of the study is to explore whether some applications of information theory can be used to rank environmental factors with respect to their contribution to the formation of the ecological structure of aquatic communities. We consider the applicability of the instability index, which is a special case of the Kullback-Leibler entropy divergence and reflects the information gain from the displacement of a particular realization of a random variable relative to its mean value. Using of instability indices allows to reduce multidimensional data sets on species structure of communities and abiotic factors to lower dimension sets of commensurate standardized variables and to explore the relationships between the latter. The initial data we used were the results of the long-term (1990–2019) hydrobiological survey of benthic communities in small and medium-sized rivers in the Middle and Lower Volga regions. We consider the indices of instability calculated for each of 147 taxa of macrozoobenthos and 8 geophysical and hydrochemical indicators. Based on these data, we constructed random forest regression models and calculated potential weights of environmental factors that determine ecological preferences of species. The most significant explanatory variables were used to construct distribution maps of «virtual species», which were compared with the corresponding empirical data. A habitat suitability map of chironomids (Diptera, Chironomidae), the Prodiamesinae subfamily, is presented. Instability indices can be effectively used for exploratory analysis of various ecosystems, e. g. ranking

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: zinchenko.tdz@yandex.ru

ORCID: 0000–0002–4435–1166 (Zinchenko T.); 0000–0002–8385–1913 (Shitikov V.); 0000–0003–4773–5277 (Golovatyuk L.)

habitats according to the degree of environmental instability and / or species associations, selecting the most informative abiotic variables that determine the population density of the taxa, etc.

Keywords: community structure, macrozoobenthos, environmental data, variable selection, Instability index, Kullback-Leibler divergence, virtual species distribution.

Acknowledgements. The authors are grateful to Prof. Cástor Guisande González (University of Vigo, Spain) and the anonymous peer reviewers for their methodological support and invaluable suggestions on improving the manuscript.

The research was carried out in accordance with State Order AAAA–A17–117112040040–3 «Current biodiversity in the ecosystems of the Volga River Basin and its change forecast due to natural and anthropogenic factors» and supported by the Russian Foundation for Basic Research (RFBR) grant 17–04–00135.

Citation: Zinchenko T. D., Shitikov V. K., Golovatyuk L. V. Bottom communities and abiotic factors: analysis of statistical relationship using the instability index and virtual species distribution. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 119–132. DOI: 10.17516/1997-1389-0344

Донные сообщества и абиотические факторы: анализ статистической связи с использованием индекса неустойчивости и метода виртуальных видов

Т. Д. Зинченко, В. К. Шитиков, Л. В. Головатюк
*Самарский федеральный исследовательский центр РАН
Институт экологии Волжского бассейна РАН
Российская Федерация, Тольятти*

Аннотация. Количественная оценка связи между структурой сообществ и абиотическими переменными предполагает использование статистических процедур, выполняющих селекцию минимального набора некоррелированных факторов среды, которые с высокой вероятностью определяют экологические условия существования каждого вида. Это особенно важно при построении моделей пространственного распределения видов, играющих ключевую роль в экологии сообществ и охране природы. Целью исследования является анализ применения некоторых приложений теории информации для ранжирования факторов среды по их вкладу в формирование экологической структуры сообществ гидробионтов. Рассматривается индекс неустойчивости, являющийся частным случаем дивергенции энтропии Кульбака-Лейблера и отражающий информационный выигрыш от смещения конкретной реализации случайной величины относительно ее среднего значения. Использование индексов неустойчивости позволяет редуцировать многомерные данные о видовой структуре сообществ и абиотических факторах в наборы соизмеримых стандартизованных переменных и оценить тесноту связи

между ними. В качестве исходных данных используются результаты многолетней (1990–2019 гг.) гидробиологической съемки донных сообществ малых и средних рек на территории Среднего и Нижнего Поволжья. Обобщены результаты расчетов индексов нестабильности для каждого из 147 таксонов макрозообентоса и 8 геофизических и гидрохимических показателей. На основе этих данных построены регрессионные модели «случайного леса» и рассчитаны веса потенциальной важности факторов среды, определяющих экологические предпочтения видов. Наиболее значимые объясняющие переменные использовались для построения карт распределения «виртуальных видов», которые сравнивались с соответствующими эмпирическими данными. Представлена карта распределения хирономид подсемейства Prodiamesinae (Diptera, Chironomidae) в оптимальных условиях среды обитания. Индексы нестабильности могут эффективно применяться для разведывательного анализа различных экосистем, в том числе ранжирования местообитаний по степени нестабильности окружающей среды и/или видовых ассоциаций, а также отбора наиболее информативных абиотических переменных, определяющих популяционную плотность таксонов.

Ключевые слова: структура сообществ, макрозообентос, факторы среды, отбор переменных, индекс нестабильности, дивергенция Кульбака-Лейблера, распределение виртуальных видов.

Благодарности. Авторы выражают признательность проф. К. Гисанду (University of Vigo, Spain) и двум анонимным рецензентам за методическую поддержку и важные замечания по ходу подготовки рукописи.

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

Цитирование: Зинченко, Т. Д. Донные сообщества и абиотические факторы: анализ статистической связи с использованием индекса нестабильности и метода виртуальных видов / Т. Д. Зинченко, В. К. Шитиков, Л. В. Головатюк // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 119–132. DOI: 10.17516/1997–1389–0344

Введение

Современной парадигмой количественной оценки связи между структурой сообществ и окружающей средой является моделирование пространственно-временного распределения видов в природе (SDM – *Species Distribution Models*, Peterson et al., 2011). За последние 20 лет этой тематике посвящены сотни публикаций – см. обзоры (Franklin, 2009; Guisan et al., 2017; Лисовский и др., 2020), – однако до сих пор в полной мере отсутствует не только единая теория, но и конкретные

практические рекомендации. Это обусловлено как объективно существующим многообразием изучаемых экологических сообществ, природно-климатических зон, жизненных форм и техник проведения наблюдений, так и большим арсеналом разработанных методов компьютерной обработки и верификации моделей, выбор которых в значительной мере определяется субъективными взглядами исследователей. В частности, развернутый анализ результатов использования 33 моделей SDM на сообществах птиц, бабочек, дере-

вьев и травянистой растительности показал (Norberg et al., 2019), что успех моделирования зависит от природы изучаемого сообщества на 36 %, постановки задачи (интерполяция или экстраполяция) на 26 %, выбранного алгоритма на 33 % и объема выборки только на 2 %.

Построение моделей SDM требует высокой квалификации аналитика. В частности, в экологических исследованиях для большинства организмов и ситуаций достоверно можно оценить только наличие того или иного вида в точках отбора проб, тогда как надежные данные об «ареалах отсутствия» не могут быть эмпирически обоснованы. Это обусловило разработку различных алгоритмов, основанных на многократном случайном выборе подмножества точек, где, как предполагается, вид отсутствует (*pseudo-absence*, или «background» points). Из таких алгоритмов можно отметить часто используемый метод максимальной энтропии, реализованный в программе MaxEnt (Phillips et al., 2006). Однако показано (Hastie, Fithian, 2013), что эта процедура оценивает не столько искомую вероятность присутствия вида, сколько неоднородность использованных эмпирических данных, а местоположение и количество точек «псевдо-отсутствия» вида очень зависят от протяженности и характера доступной географической территории. Отмечается также (Лисовский, Дудов, 2020), что работа алгоритма во многом зависит от выбора формы частных функций, предварительной фильтрации исходных данных, использования слоев коррекции и др., а в отсутствие объективных критериев проверки результатов прогноза кажущаяся успешность моделирования может легко ввести в заблуждение.

Перечисленные проблемы побудили разработку математически «простых» процедур, позволяющих выбрать минимальное коли-

чество некоррелированных факторов среды, определяющих с высокой вероятностью экологические предпочтения вида, роль которых также может быть обоснована и биологическими причинами. Например, экологический анализ факторов ниши (ENFA; Hirzel et al., 2002) основан на оценке маргинальности M (то есть экологического расстояния между оптимумом вида, полученным из данных его изучения, и средним значением в пределах эталонной области) и специализации S (отношения глобальной дисперсии анализируемого фактора к дисперсии в точках, где обнаружен вид).

Сходный смысл имеет индекс флуктуации Дюбуа (Dubois, 1973), который был в различных вариантах модифицирован под названием индекса нестабильности¹ I (Guisande et al., 2006, 2017). Применение этого индекса для отбора подмножества информативных предикторов позволяет свести к минимуму влияние коллинеарности на результат любых моделей SDM, но целенаправленно он используется в составе модулей вычислительной среды ModestR (García-Roselló et al., 2014). Этот свободно распространяемый пакет программ обеспечивает комплексную обработку данных о встречаемости видов и абиотических факторов, включая доступ к всемирным базам географической, климатической и ресурсной информации и создание комплекта тематических карт. Включенная в его состав процедура NOO (*niche of occurrence* – García-Roselló et al., 2019) выполняет интуитивно понятное моделирование вероятностного распределения видов на основе выборочных данных об их присутствии, блокируя попыт-

¹ Использование термина «нестабильность» в этом контексте следует признать неудачным, поскольку традиционно в экологии под нестабильностью сообщества или факторов окружающей среды понимается их неустойчивость или изменчивость во времени. Однако прямой перевод Instability index не оставляет иных возможностей.

ки выхода прогнозов за пределы доступной области SDM. Важным компонентом ModestR является база по пресноводным ресурсам мира, на основании которой построены карты распределения рыбных сообществ (González-Vilas et al., 2016).

Цель настоящей статьи – анализ результатов апробации индекса неустойчивости на примере донных сообществ малых и средних рек в бассейне Средней и Нижней Волги для ранжирования факторов среды и оценки их роли в формировании экологических предпочтений различных таксонов гидробионтов. Наиболее значимые объясняющие переменные использовались для построения карт распределения «виртуальных видов», которые сравнивались с соответствующими эмпирическими данными.

Материал и методика

Анализ взаимосвязи донных сообществ с факторами среды с использованием индексов неустойчивости проводили по результатам многолетних (1990–2019 гг.) исследований на территории Среднего и Нижнего Поволжья (Зинченко, 2009, 2011; Golovatyuk et al., 2018). Гидробиологическую съемку макрозообентоса осуществляли в разные месяцы вегетационного периода на 90 малых и 12 средних равнинных реках, притоках Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ, в том числе, на шести реках аридного региона бассейна оз. Эльтон (рис. 1, карта). Средние реки были разделены на приблизительно однородные участки: верхнее, среднее, нижнее течение и устье, а каждая малая река принималась как целостный объект. Таким образом,

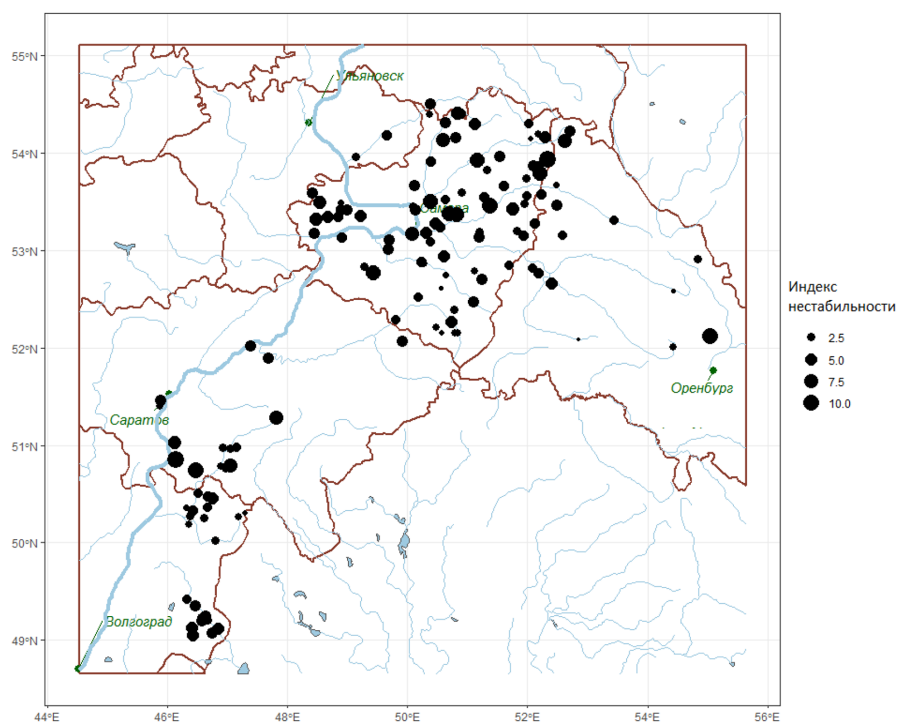


Рис. 1. Карта проведения исследований; размер точек, обозначающих районы проведения гидробиологической съемки, пропорционален индексу неустойчивости таксономического состава макрозообентоса

Fig. 1. Map of research area: dots indicate the hydrobiological survey sites; dot size is proportional to the index of instability of macrozoobenthos taxonomic composition

было исследовано 132 локальных сообщества, в каждом из которых по стандартным методикам выделено до 40 видов макрозообентоса.

Всего было собрано 1400 проб с идентификацией 740 видов и таксонов рангом выше вида, которые для дальнейшего анализа были ограничены списком из 147 видов, встретившихся не менее чем в 15 пробах или на 10 участках из 132. Как единый таксон рассматривалось подсемейство Prodiamesinae в составе трех видов *Monodiamesa bathyphila*, *Odontomesa fulva* и *Prodiamesa olivacea*. Средняя удельная численность (экз/м²) предварительно подвергалась нормирующему преобразованию, приводящему к χ^2 -дистанции, которое является, по всей вероятности, наиболее разумным компромиссом при учете как роли ведущих компонент, так и вклада редких или малочисленных таксонов (Legendre, Gallagher, 2001). На основе этих данных формировалась матрица TAXA 132×147.

На станциях отбора проб параллельно проводился мониторинг 30 факторов среды, включающих гидрологические параметры водотоков, показатели качества воды и содержание основных химических ингредиентов (состав донных грунтов, насыщение воды кислородом, минерализация и др.). Растровые таблицы, содержащие основные метеорологические и геоморфологические показатели для региона исследований с разрешением 2.5', загружались с серверов свободно распространяемой информации WorldClim и ENVIREM (ENVironmental Rasters for Ecological Modeling). Поскольку между всеми этими переменными наблюдалась сильная корреляционная связь, проводили анализ индексов инфляции дисперсии VIF (*Variance Inflation Factor* – Джеймс и др., 2016) и избыточные предикторы со значениями VIF более 30 удаляли из рассмотрения. В результате было отобрано 8 факторов среды, коллинеарность

которых считалась приемлемой: среднегодовая температура MTemp, °C; осадки самого засушливого квартала PrecDQ, мм; высота Alt, м; индекс шероховатости рельефа TRI; минерализация воды Miner, мг/л; аммонийный азот NH₄, мг/л; насыщение кислородом O₂, мг/л и категория грунтов Ground в баллах от 1 до 6. На основе этих данных формировалась матрица VAR132×8.

Индекс нестабильности I_{ij} произвольно-го показателя x_i для каждого участка отбора проб $j, j = 1...m$, рассчитывали по формуле дивергенции энтропии Кульбака-Лейблера

$$I_{ij} = p_{ij} \log_2 p_{ij} / p_{im},$$

где p_{ij} – доля x_{ij} в сумме значений этого показателя на всех участках; p_{im} – среднее p_{ij} для m участков (Guisande et al., 2006). Значение I_{ij} велико при больших отклонениях x_i от своего среднего и равняется 0 при $p_{ij} = p_{im}$. Индексы нестабильности вычислялись как для каждого таксона TAXA, так и каждой переменной VAR, а их суммы I_{TAXAj} и I_{VARj} отражали соответственно нестабильность донного сообщества и факторов окружающей среды, наблюдаемые на участке j .

Для оценки связи между подмножествами индексов I_{TAXA} и I_{VAR} строились модели множественной регрессии методом случайного леса (*Random Forest* – Шитиков, Мاستицкий, 2017), в результате чего для каждого таксона устанавливались величины вклада W_i каждого фактора среды, пропорционального их важности (*importance*). Оценку последней рассчитывали по среднему снижению точности предсказания на оставшихся данных после исключения тестируемого показателя.

Метод распределения «виртуальных видов» (Hirzel et al., 2001) полностью абстрагируется от данных экспедиционных исследований о встречаемости таксонов и моделирует

ячеистое пространство виртуальной экологической ниши в n -мерном пространстве, основываясь исключительно на факторах среды. Для каждой ячейки устанавливается количественно вероятность принадлежности к нише, что фактически является индексом пригодности среды обитания (*environmental suitability*) для всех видов, у которых экологический оптимум соответствует параметрам априори заданной функции ниши. Для ее определения задавали форму функций отклика для каждого из отобранных абиотических переменных, которые затем обобщались в виде аддитивного или мультипликативного выражения (Leroy et al., 2016).

Расчеты выполнялись с использованием языка статистической среды R3.6. Подробное описание выполненных расчетов и тексты кодов R представлены в файле дополнительных материалов к статье, размещенном на сайте журнала. (<http://journal.sfu-kras.ru/article/141374>)

Результаты

По результатам расчетов получены две матрицы индексов нестабильности: I_{TAXA} 132×147 для каждого таксона гидробионтов на каждом участке и I_{VAR} 132×8 для наблюдаемых абиотических переменных. Пространственное распределение суммы индексов I_{TAXA} , рассчитанных по всему их видовому составу, представлено на рис. 1.

Строилась модель Random Forest зависимости суммарной нестабильности видов на участках рек от нестабильности абиотических факторов для тех же биотопов и оценивалась относительная важность предикторов. Вклады W (%), представленные на рис. 2А, дают основание сделать вывод, что флуктуации условий среды в этом регионе, в наибольшей мере влияющие на структуру сообществ, определяются, в основном, статистически

«эластичными» показателями, такими как минерализация (Miner), содержание ионов аммония (NH_4) и кислорода (O_2), а также среднегодовой температурой (MTemp).

Однако 147 частных регрессионных моделей, связывающих подмножества индексов I_{TAXA} и I_{VAR} и обобщающих влияние факторов среды на нестабильность численности каждого из видов донных сообществ, обнаруживают более сложную картину. Оценки вклада W (%) абиотических переменных в вариацию обилия некоторых таксонов макрозообентоса, представленные в табл. 1, показывают, что экологические предпочтения видов чаще всего определяются не одним каким-то фактором, а их различными нестационарными комбинациями. В частности, отдельные виды имеют высокую статистическую зависимость от количества осадков или геоморфологических показателей. В результате обобщения этой информации по всем 147 видам вариация вклада W каждой из абиотических составляющих в изменчивость обилия различных таксонов, имела весьма широкие пределы (рис. 2Б). Если ориентироваться на медианные значения, то структура видового состава донных сообществ по региону определяется, в первую очередь, среднегодовой температурой (MTemp, $W = 22,8$), минерализацией (Miner, $W = 18,9$) и NH_4^+ ($W = 17,5$) в отличие от расчлененности рельефа рек (TRI, $W = 1,2$).

Вклады индексов нестабильности предлагается использовать (Guisande et al., 2017) в качестве исходных данных для метода виртуальных видов. В частности, как отражено в табл. 1, численности видов подсемейства Prodiamesinae, обнаруженных на 41 участке рек из 132 обследованных, в наибольшей степени определяются четырьмя геофизическими показателями. Однако для метода виртуальных видов необходимо также указать, каков характер этой связи — прямо или

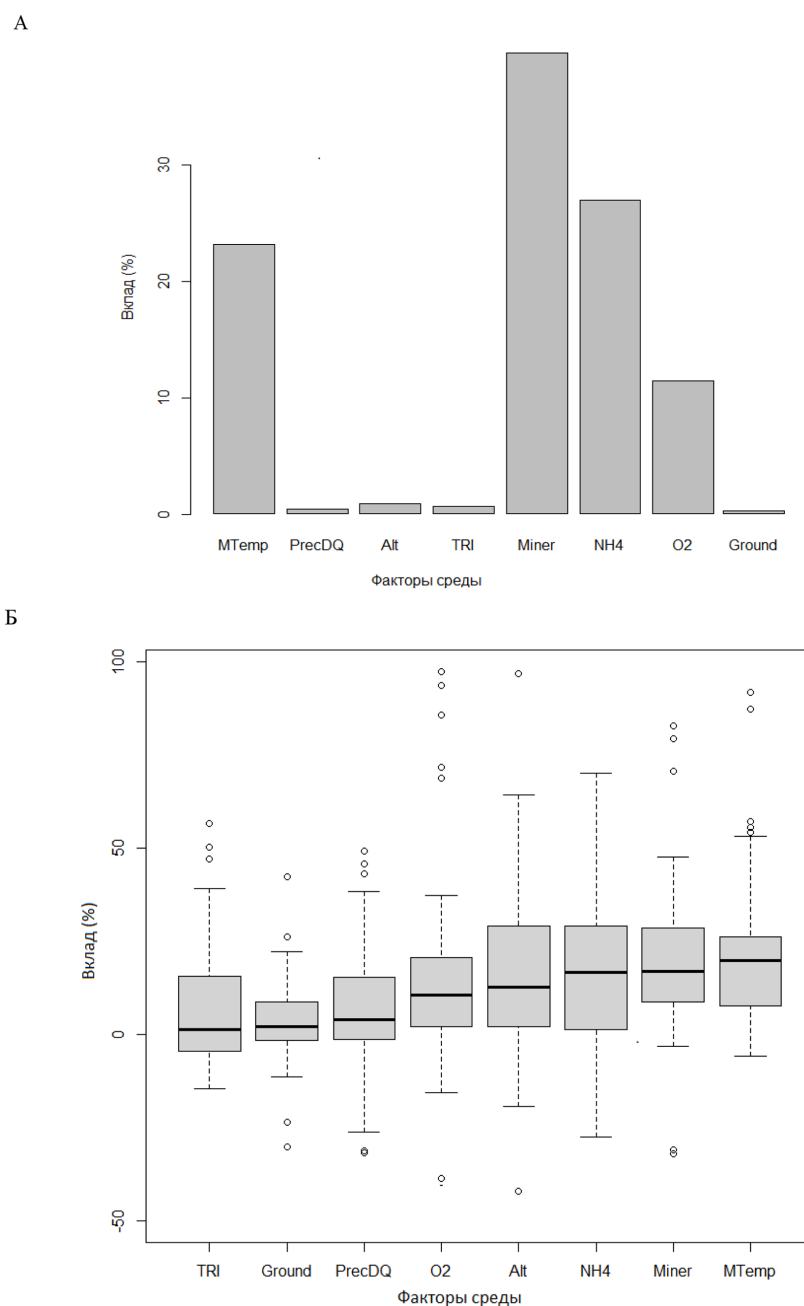


Рис. 2. Вклады отдельных факторов среды в суммарную нестабильность донного сообщества (А) и ранжирование их вариации по отношению к нестабильности каждого из 147 видов (Б). Обозначения показателей: метеорологических – среднегодовая температура (MTemp), осадки самого засушливого квартала (PrecDQ); геоморфологических – высота (Alt), индекс шероховатости рельефа (TRI); гидрохимических – минерализация воды (Miner), аммонийный азот (NH4), насыщение кислородом (O2) и категории грунтов (Ground)

Fig. 2. Shares of environmental factors in total instability of bottom communities (A) and their variation ranked in relation to the instability of each of the 147 species (B). Bars: meteorological factors – average annual temperature (MTemp) and precipitation of the driest quarter (PrecDQ); geomorphological factors – height (Alt) and terrain roughness index (TRI); hydrochemical factors – mineralization of water (Miner), ammonium nitrogen (NH4), oxygen saturation (O2) and soil categories (Ground)

Таблица 1. Оценки вклада W (%) в нестабильность численности некоторых таксонов макрозообентоса различных факторов окружающей среды (m – количество проб, в которых встретился вид, из общего числа 1400; обозначения остальных столбцов см. на рис. 2)

Table 1. Estimates of various environmental factors' contribution (W , %) to population instability for some macrozoobenthos taxa: m – number of samples where the species was found (out of the total of 1400); see Figure 2 for the other columns' names

Наименование	Подсемейство	m	MTemp	PrecDQ	Alt	TRI	Miner	NH4	O2	Ground
<i>Euglesa acuminata</i>	Euglesidae	27	10,82	29,98	15,02	1,65	23,10	8,05	5,20	6,18
<i>Pisidium amnicum</i>	Pisidiidae	33	18,89	8,68	0,29	1,77	22,99	33,85	11,04	2,50
<i>Ablabesmyia monilis</i>	Tanypodinae	78	21,93	3,42	11,48	2,83	-2,06	16,48	39,47	6,46
<i>Chironomus salinarius</i>	Chironomini	148	32,66	12,36	-0,46	-1,60	22,39	17,84	12,62	4,18
<i>Cladotanytarsus mancus</i>	Tanytarsini	323	5,57	14,02	-9,26	16,96	19,89	32,41	13,29	7,13
<i>Cricotopus salinophilus</i>	Orthoclaadiinae	211	21,71	-1,83	0,23	2,65	32,70	41,21	3,89	-0,55
<i>Dicrotendipes nervosus</i>	Chironomini	90	20,19	7,20	3,14	-0,14	40,89	19,45	9,22	0,06
<i>Paratendipes albimanus</i>	Chironomini	61	33,37	0,05	51,33	3,22	6,52	2,12	3,13	0,25
<i>Polypedilum nubeculosum</i>	Chironomini	448	6,30	8,05	29,58	1,87	31,89	9,68	11,55	1,09
<i>Procladius ferrugineus</i>	Tanypodinae	395	22,89	15,78	11,93	-6,85	29,63	5,15	7,07	14,41
<i>Psectrocladius sordidellus</i>	Orthoclaadiinae	75	36,88	0,42	2,97	-8,96	17,81	26,38	21,63	2,86
<i>Paratanytarsus confusus</i>	Tanytarsini	123	32,35	15,59	-2,49	-0,99	13,10	18,69	23,23	0,52
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	Chironomini	112	37,54	12,53	2,22	-9,19	10,18	12,26	16,22	18,24
<i>Tanytus punctipennis</i>	Tanypodinae	112	21,23	13,24	18,44	27,72	3,29	-1,40	11,65	5,82
<i>Haliplus ruficollis</i>	Haliplidae	29	38,18	-3,89	3,21	-1,69	13,03	29,61	18,12	3,44
<i>Asellus aquaticus</i>	Asellidae	86	31,19	11,31	-3,88	-0,56	10,00	6,07	39,69	6,17
<i>Cloeon dipterum</i>	Baetidae	35	46,61	5,98	25,40	12,85	-1,88	7,57	4,03	-0,55
<i>Caenis robusta</i>	Caenidae	59	48,90	6,53	10,25	15,31	7,72	5,04	4,03	2,21
<i>Ephemerella ignita</i>	Ephemerellidae	32	-0,27	56,81	-5,96	23,75	2,58	1,74	17,70	3,65
<i>Plea minutissima</i>	Pleidae	27	29,99	0,51	2,17	1,21	21,07	12,56	32,53	-0,04
<i>Sialis sordida</i>	Sialidae	30	26,37	5,70	10,34	0,89	12,95	9,54	35,26	-1,05
<i>Gomphus vulgatissimus</i>	Gomphidae	30	21,60	6,66	20,16	0,19	8,92	25,27	17,37	-0,19
<i>Ischnura elegans</i>	Coenagrionidae	20	52,74	0,41	34,77	8,01	4,08	7,48	-7,41	-0,09
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Tubificidae	444	34,59	1,42	0,22	2,24	24,79	23,72	10,79	2,23
<i>Stylaria lacustris</i>	Naididae	56	39,18	10,00	4,57	16,48	13,09	8,49	7,49	0,69
<i>Tubifex tubifex</i>	Tubificidae	272	2,95	-2,97	9,44	21,25	28,82	9,93	9,18	21,41
<i>Ecnomus tenellus</i>	Ecnomidae	61	25,14	15,18	6,92	3,81	9,73	26,28	10,48	2,45
<i>Prodiamesa</i> sp.	Prodiamesinae	227	21,78	18,84	36,05	8,16	6,70	1,21	1,11	6,15

Примечание: отрицательные значения вклада W свидетельствуют об отсутствии влияния фактора (модель в отсутствие этой переменной делает меньше ошибок при прогнозировании).

обратно пропорциональный, чего ни по индексам нестабильности, ни по оценке их важности установить нельзя. Поэтому по этим предикторам строили модель логистической регрессии, которая имеет вид

$$V = -0,069 \text{ MTemp} + 0,0075 \text{ PrecDQ} + 0,0099 \text{ Alt} + 0,0118 \text{ TRI}, \quad (1)$$

т.е. вероятность встречаемости продиаめзин V прямо зависит от количества летних осадков PrecDQ, высоты Alt и шероховатости рельефа TRI и обратно пропорциональна среднегодовой температуре MTemp. В качестве нишевой

функции задавали правую часть уравнения (1) и с использованием метода виртуальных видов и известных геофизических данных по 7280 точкам раstra строили карту пригодности среды обитания для продиаめзин (и всех других видов с аналогичной зависимостью от абиотических факторов). Затененная часть карты на рис. 3 показывает область с вероятностью встречи этого виртуального таксона более 0,75. Она охватывает северо-восточную часть и правобережье Волги, т. е. более гористую и увлажненную территорию по сравнению с континентальным и степным левобережьем.

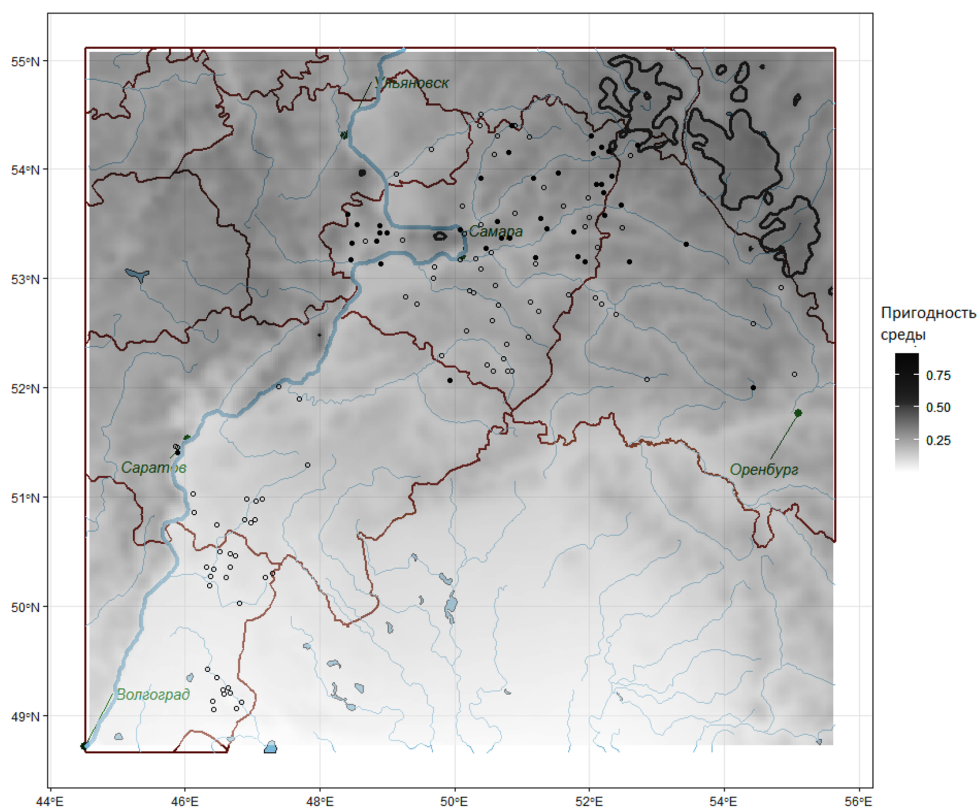


Рис. 3. Пространственное распределение экологических предпочтений Prodiamesinae; контуром отмечена область, где вероятность обнаружения виртуального таксона превышает 0,8. • – точки в районе гидробиологической съемки, где обнаружены виды этого подсемейства, о – отсутствие в пробе

Fig. 3. Habitat suitability map of Prodiamesinae: contoured areas correspond to the probability of finding the virtual subfamily > 0.8; dots illustrate the hydrobiological survey data (• – sites where the subfamily species were found, o – sites where the subfamily species were absent)

Обсуждение

После появления индекса видового разнообразия Шеннона использование информационных показателей постоянно в фокусе экологии сообществ (Шитиков и др., 2005). Дивергенция Кульбака-Лейблера имеет смысл меры различия энтропии двух эмпирических распределений, а в частном случае индексов нестабильности, отражая тот информационный выигрыш, который исследователь получает, рассматривая конкретную реализацию случайной величины вместо ее выборочного среднего значения. Вычисление сумм I_{ij} для отдельных участков по всем факторам среды или численностям видов в теории информации считается корректным.

Сравнительный анализ индексов нестабильности дает возможность рассмотреть нетривиальные научные гипотезы о роли переменных среды или характерных особенностях таксономической структуры отдельных местообитаний. Моделирование пространственного распределения индексов позволяет выделить в составе изученной территории области со стабильным или нестабильным уровнем популяционной плотности производного таксона или величины фактора среды. В рамках геостатистического анализа мы рассматривали наличие тренда, степень автокорреляции и характер функции приращения в зависимости от расстояния между опорными точками. Однако статистически значимых закономерностей распределения точек на рис. 1 обнаружить не удалось. Это приводит к выводу, что значимые однородные кластеры или иные общие тенденции изменчивости структуры сообществ в рамках всего региона не обнаруживаются, что не отрицает существования интересных феноменов в пределах отдельных рек или их локальных сетей.

Как показано выше, величина индекса нестабильности пропорциональна абсолют-

ному отклонению показателя в конкретной точке пространства от его среднего значения в пределах всей изучаемой области. При этом остается за рамками характер зависимости, т. е. экстремальным значениям индекса может соответствовать как минимум, так и максимум анализируемого фактора, что часто имеет решающее значение. Поэтому использовать непосредственно индексы нестабильности для построения карт виртуальных видов, как это предложено в статье (Guisande et al., 2017), следует лишь убедившись в одинаковом характере функции связи каждого предиктора с индексом пригодности среды обитания виртуального таксона.

Метод виртуальных видов связывают с понятием экологической ниши – «области в многомерном пространстве всех потенциальных переменных, так или иначе определяющих существование каждого вида и его численность» (G. Hutchinson, цит. по: Пузаченко, 2004, с. 240). Селекция «потенциальных переменных» при наличии необходимого комплекта исходных данных для любого вида или их однородной группы – стандартная, хотя и не простая статистическая процедура. Мы в приведенном примере использовали логистическую регрессию и получили результаты, вполне согласующиеся с биологическими представлениями, что личинки хирономид подсемейства Prodiamesinae являются выраженными рео- и оксибионтами и обитают на каменно-песчаных биотопах проточных рек арктоальпийского типа (Макарченко, Макарченко, 1999). Разумеется, ведущие факторы – высота над уровнем моря и среднегодовая температура – не непосредственно параметры фундаментальной ниши и далеко ими не исчерпываются. Однако они косвенным образом определяют механизмы экологических процессов и характеристики биотопов, а выделенная на рис. 3 область эко-

логических предпочтений территориально близка к эмпирически построенному ареалу Prodiamesinae, в основном ограниченному реками Бугульминско-Белебеевской возвышенности лесостепной провинции Высокого Заволжья (Зинченко, 2011).

Заключение

Использование индексов нестабильности в модификации К. Гисанда с соавторами (Guisande et al., 2017) позволяет редуцировать многомерные данные о видовой струк-

туре сообществ и абиотических факторов в наборы соизмеримых стандартизованных переменных и оценить тесноту связи между ними. Метод может применяться для предварительного разведывательного анализа компонентов и связей различных экосистем, в том числе для ранжирования местообитаний по степени нестабильности окружающей среды и/или видовых ассоциаций, а также отбора наиболее информативных абиотических переменных, определяющих популяционную плотность таксонов.

Список литературы / References

- Джеймс Г., Уиттон Д., Хасты Т., Тибширани Р. (2016) *Введение в статистическое обучение с примерами на языке R*. М., ДМК Пресс, 450 с. [James G., Witten D., Hastie T., Tibshirani R. (2017) *An introduction to statistical learning (8th ed.)*. New York, Springer Science+Business Media, 426 p.]
- Зинченко Т.Д. (2009) Биоиндикационная роль хирономид (Diptera, Chironomidae) в водных экосистемах: проблемы и перспективы. *Успехи современной биологии*, 129(3): 257–270 [Zinchenko T.D. (2009) The bioindicative role of Chironomids (Diptera, Chironomidae) in aquatic ecosystems: problems and perspectives. *Advances in Modern Biology* [Uspekhi sovremennoi biologii], 129(3): 257–270 (in Russian)]
- Зинченко Т.Д. (2011) *Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас)*. Тольятти, Кассандра, 258 с. [Zinchenko T.D. (2011) *Ecological and faunal review of chironomids (Diptera, Chironomidae) small rivers in Middle and Low Volga basin (Atlas)*. Togliatti, Kassandra, 258 p. (in Russian)]
- Лисовский А. А., Дудов С. В. (2020) Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 2. *MaxEnt. Журнал общей биологии*, 81(2): 135–146 [Lisovsky A. A., Dudov S. V. (2020) Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 2. *MaxEnt. Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 81(2): 135–146 (in Russian)]
- Лисовский А. А., Дудов С. В., Оболенская Е. В. (2020) Преимущества и ограничения методов экологического моделирования ареалов. 1. Общие подходы. *Журнал общей биологии*, 81(2): 123–134 [Lisovsky A. A., Dudov S. V., Obolenskaya E. V. (2020) Advantages and limitations of application of the species distribution modeling methods. 1. A general approach. *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 81(2): 123–134 (in Russian)]
- Макарченко Е. А., Макарченко М. А. (1999) Chironomidae. Комары-звонцы. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Высшие насекомые. Двукрылые*. СПб., ЗИН РАН, с. 210–296 [Makarchenko E. A., Makarchenko M. A. (1999) Chironomidae. Ringer mosquitoes. *Identification keys for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4. Higher insects. Dipterous*. Saint Petersburg, ZIN RAS, p. 210–296 (in Russian)]

Пузаченко Ю. Г. (2004) *Математические методы в экологических и географических исследованиях*. М., Академия, 416 с. [Puzachenko Yu.G. (2004) *Mathematical methods in ecological and geographical research*. Moscow, Akademiya, 416 p. (in Russian)]

Шитиков В. К., Мастицкий С. Э. (2017) *Классификация, регрессия и другие алгоритмы Data Mining с использованием R*. Электронная книга: 351 с. URL: <https://stok1946.blogspot.com> (дата обращения 10.10.2020) [Shitikov V.K., Mastitsky S.E. (2017) *Classification, regression and other Data Mining algorithms using R*. E-book: 351 p. URL: <https://stok1946.blogspot.com> (date of access 10.10.2020) (in Russian)]

Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. (2005) *Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения: в 2-х кн.* Москва, Наука, Кн. 1: 281 с.; Кн. 2: 337 с. [Shitikov V.K., Rosenberg G.S., Zinchenko T.D. (2005) *Quantitative hydroecology: methods, criteria, solutions: in 2 books*. Moscow, Nauka, Book 1: 281 p.; Book 2: 337 p. (in Russian)]

Dubois D.M. (1973) An index of fluctuations, Do, connected with diversity and stability of ecosystems: applications in the Lotka-Volterra model and in an experimental distribution of species. *Rapport de sythèse III, Programme National sur l'environnement Physique et Biologique, Project Mer. Commision Interministérielle de la Politique Scientifique. Liège*

Franklin J. (2009) *Mapping species distributions: spatial inference and prediction*. Cambridge, Cambridge University Press, 320 p.

García-Roselló E., Guisande C., González-Vilas L., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costas E., Lobo J. (2019) A simple method to estimate the probable distribution of species. *Ecography*, 42(9): 1613–1622

García-Roselló E., Guisande C., Heine J., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., González-Vilas L., González-Dacosta J., Vaamonde A., Granado-Lorencio C. (2014) Using ModestR to download, import and clean species distribution records. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(7): 708–713

Golovatyuk L. V., Shitikov V. K., Zinchenko T. D. (2018) Estimation of the zonal distribution of species of bottom communities in lowland rivers of the Middle and Lower Volga basin. *Biology Bulletin*, 45(10): 1262–1268

González-Vilas L., Guisande C., Vari R., Pelayo-Villamil P., Manjarrés-Hernández A., García-Roselló E., González-Dacosta J., Heine J., Pérez-Costas E., Granado-Lorencio C., Palau-Ibars A., Lobo J.M. (2016) Geospatial data of freshwater habitats for macroecological studies: an example with freshwater fishes. *International Journal of Geographical Information Science*, 30(1): 126–141

Guisan A., Thuiller W., Zimmermann N.E. (2017) *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge, Cambridge University Press, 478 p.

Guisande C., Barreiro A., Maneiro I., Riveiro I., Vergara-Castano A.R., Vaamonde A. (2006) *Tratamiento de datos*. Madrid, Ediciones Diaz de Santos, 365 p.

Guisande C., Garcia-Rosello E., Heine J., Gonzalez-Dacosta J., Gonzalez-Vilas L., Garcia-Perez B.J., Lobo J.M. (2017) SPEDInstabR: an algorithm based on a fluctuation index for selecting predictors in species distribution modeling. *Ecological Informatics*, 37: 18–23

Hastie T., Fithian W. (2013) Inference from presence-only data; the ongoing controversy. *Ecography*, 36(8): 864–867

Hirzel A.H., Helfer V., Metral F. (2001) Assessing habitat-suitability models with a virtual species. *Ecological Modelling*, 145(2–3): 111–121

Hirzel A.H., Hausser J., Chessel D., Perrin N. (2002) Ecological-niche factor analysis: how to compute habitat suitability maps without absence data? *Ecology*, 83(7): 2027–2036

Legendre P., Gallagher E. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2): 271–280

Leroy B., Meynard C.N., Bellard C., Courchamp F. (2016) virtualspecies, an R package to generate virtual species distributions. *Ecography*, 39(6): 599–607

Norberg A., Abrego N., Blanchet F.G., Adler F.R., Anderson B.J., Anttila J., Araújo M.B., Dallas T., Dunson D., Elith J., Foster S.D., Fox R., Franklin J., Godsoe W., Guisan A., O'Hara B., Hill N.A., Holt R.D., Hui F.K.C., Husby M., Kålås J.A., Lehtikoinen A., Luoto M., Mod H.K., Newell G., Renner I., Roslin T., Soininen J., Thuiller W., Vanhatalo J., Warton D., White M., Zimmermann N.E., Gravel D., Ovaskainen O. (2019) A comprehensive evaluation of predictive performance of 33 species distribution models at species and community levels. *Ecological Monographs*, 89(3): e01370

Peterson A.T., Soberón J., Pearson R.G., Anderson R.P., Martínez-Meyer E., Nakamura M., Araújo M. (2011) *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton, Princeton University Press, 328 p.

Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. (2006) Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3–4): 231–259

DOI 10.17516/1997-1389-0343

УДК 574.58:556.114.5(571.5)

The Effect of Salinity and Nutrient Load on the Ecosystems of Selected Lakes in the South of Siberia

**Egor S. Zadereev^{a,b*}, Anton V. Drobotov^a,
Alexander P. Tolomeev^{a,b}, Olesya V. Anishchenko^a,
Olesya E. Yolgina^{a,b} and Anzhelika A. Kolmakova^a**

*^aInstitute of Biophysics
Krasnoyarsk Research Center SB RAS
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*^bSiberian Federal University
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 28.09.2020, received in revised form 14.01.2021, accepted 05.02.2021, published online 06.05.2021

Abstract. Salinity largely determines the species diversity and structure of the food web in lake ecosystems. Many studies have been focused on the salinity tolerance of various plankton species. There are fewer studies investigating the modifications in the food web interactions under the effect of salinity. An appropriate system for such studies is closely located lakes of different salinity. We took samples during the summer stratification and analyzed the physicochemical and biological characteristics of 20 lakes (salinity 0.1–35 g/l) in southern Siberia in order to provide general description of this system and to test a number of hypotheses about the effect of salinity on the structure of the food web. The analysis revealed two key factors structuring ecosystems of the studied lakes. The species composition of zooplankton was determined by salinity, with a decrease in the number of species and the transformation of the community from a diverse community of zooplankton (salinity up to 3 g/l) to the dominance of large daphnia (3–8 g/l), copepods (> 8 g/l), small cladocerans and rotifers (20–30 g/l), and *Artemia* (> 30 g/l). The top predator (fish) was eliminated at salinity above 10 g/l. The biomass of zooplankton did not depend on salinity, but significantly increased in lakes with an increased nutrient load. The nutrient load also had a significant effect on the concentration of total phosphorus, turbidity and transparency of water, and the concentration of chlorophyll “a”. Thus, we recorded the structuring effect of the nutrient load (bottom-up control) on the biomass of the trophic levels and the parameters of water transparency, while salinity transformed the trophic chain from the

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: egor@ibp.ru

ORCID: 0000-0003-2366-8604 (Zadereev E.); 0000-0002-9124-4566 (Tolomeev A.); 0000-0002-1976-599X (Anishchenko O.)

top, leading to the disappearance of fish and a change in the dominant species of zooplankton. At the same time, salinity did not affect the biomass of the trophic levels. In order to detect top-down effects in the ecosystems of saline lakes, it is necessary to perform a comparative analysis of the seasonal dynamics of ecosystems of lakes with different salinity.

Keywords: phytoplankton, zooplankton, top-down effects, saline lakes, bottom-up control, food web.

Acknowledgements. The study was supported by Krasnoyarsk Regional Scientific Foundation, The Governance of Krasnoyarsk Krai and Russian Foundation for Basic Research, Grant No. 19-44-240010. The authors are grateful to two anonymous reviewers for their valuable comments.

Citation: Zadereev E.S., Drobotov A.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Yolgina O.E., Kolmakova A.A. The effect of salinity and nutrient load on the ecosystems of selected lakes in the south of Siberia. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 133–153. DOI: 10.17516/1997-1389-0343

Влияние солености и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озер юга Сибири

**Е. С. Задереев^{а, б}, А. В. Дроботов^а, А. П. Толмеев^{а, б},
О. В. Анищенко^а, О. Е. Ёлгина^{а, б}, А. А. Колмакова^а**

*^аИнститут биофизики
ФИЦ КНЦ СО РАН*

Российская Федерация, Красноярск

*^бСибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Соленость во многом определяет видовое разнообразие и структуру трофической цепи озерных экосистем. Большое количество работ было посвящено исследованию толерантности различных видов планктона к солености. Последствия модификаций звеньев трофической цепи для функционирования экосистемы рассматривают реже. Удобным объектом для таких исследований являются близкорасположенные озера различной солености. Мы провели отбор проб в период летней стратификации и проанализировали физико-химические и биологические характеристики 20 озер (общее количество растворенных солей от 0,1 до 35 г/л) на юге Сибири с целью общего описания экосистем и проверки ряда гипотез о влиянии солености на структуру трофической цепи. Анализ выявил два ключевых фактора, оказывающих влияние на экосистемы исследованных озер. Видовой состав зоопланктона определялся соленостью с уменьшением числа видов и трансформацией сообщества от разнообразного сообщества зоопланктона (солености до 3 г/л) к доминированию крупных дафний (3–8 г/л), копепод (> 8 г/л), мелких ветвистоусых и коловраток (20–30 г/л) и артемий (> 30 г/л). Верхнее трофическое звено (рыбы) элиминировалось при солености выше 10 г/л. Биомасса зоопланктона не зависела от солености, но возрастала в озерах с увеличенной биогенной нагрузкой. Биогенная нагрузка также достоверно влияла

на содержание общего фосфора в воде, мутность и прозрачность воды, концентрацию хлорофилла «а». Таким образом, зафиксирован структурирующий эффект биогенной нагрузки (bottom-up-контроль) на биомассу звеньев трофической цепи и показатели прозрачности воды, тогда как солёность трансформировала трофическую цепочку сверху, приводя к исчезновению рыб и смене доминирующих видов зоопланктона. При этом солёность не влияла на биомассу звеньев трофической цепи. По всей видимости, чтобы обнаружить каскадные эффекты в экосистемах солёных озёр, требуется провести сравнительный анализ сезонных динамик развития экосистем озёр различной солёности.

Ключевые слова: фитопланктон, зоопланктон, каскадные эффекты, биогенный контроль, солёные озёра, трофическая цепь.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке гранта Краевого фонда науки, Правительства Красноярского края и Российского фонда фундаментальных исследований № 19–44–240010. Авторы благодарны двум анонимным рецензентам за ценные замечания.

Цитирование: Заdereев, Е. С. Влияние солёности и биогенной нагрузки на экосистемы ряда озёр юга Сибири / Е. С. Заdereев, А. В. Дроботов, А. П. Толмеев, О. В. Анищенко, О. Е. Ёлгина, А. А. Колмакова // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 133–153. DOI: 10.17516/1997-1389-0343

Введение

Солёные озёра находятся под постоянным давлением различных факторов окружающей среды, в том числе таких, как изменение климата и антропогенные воздействия (Zadereev et al., 2020). Действие этих факторов приводит к вариациям уровня воды и солёности, что влияет на функционирование экосистем солёных озёр. Примеры таких событий наблюдали и в прошлом, так как изменчивость уровня воды, солёности и связанные с этим перестройки в структуре трофической цепи экосистем солёных озёр можно считать характерными чертами этих природных объектов (например, Langbein, 1961; Comín et al., 1992). Однако в настоящее время наблюдается беспрецедентное ускорение этих процессов. При этом ученые отмечают отсутствие единообразного тренда в изменении солёности в озёрах для разных регионов мира (Gozlan et al., 2019; Zadereev et al., 2020). Резкие изменения солёности приводят к потере биоразнообразия, сказываются

на способности экосистем предоставлять экосистемные услуги, создают проблемы для заинтересованных водопользователей (Williams, 2002). В критических ситуациях, например в случае Аральского моря, речь идет об экологических катастрофах (Micklin, 2007). В связи с этим крайне актуально понимать основные закономерности реакции экосистем озёр на изменение солёности.

Зоопланктон является одним из ключевых звеньев трофической цепи озерных экосистем. С одной стороны, его развитие ограничено прессом верхнего трофического уровня (рыб и других хищников), с другой – он зависит от биомассы и качественного состава нижнего трофического уровня (фитопланктона). В результате сообщество зоопланктона и его структурные особенности отражают важность и относительный вклад восходящего (bottom-up) и нисходящего (top-down) контроля в водной экосистеме (Jeppesen et al., 2011). Современные исследования показали,

что с ростом солености в структуре сообщества зоопланктона происходят резкие изменения, часто они наблюдаются при достижении определенных пороговых значений солености, например когда в экосистеме исчезает рыба (Lin et al., 2017). Остается не до конца понятным, как на такие изменения влияют другие факторы, например содержание биогенных элементов, доступность пищи, температура и проч.

Озера разного размера, глубины и солености, расположенные в непосредственной близости друг от друга, можно рассматривать в качестве идеальной естественной лаборатории для исследования взаимодействий между компонентами трофической цепи. Подобные системы озер можно найти в различных регионах мира (например, в Сибири, Тибете, Турции, Казахстане, Крыму и других местах). В последнее время этим «природным лабораториям» уделяется большое внимание, поскольку практически одновременный отбор проб из таких озер дает уникальную информацию о влиянии солености на функционирование озерных экосистем (например, Lin et al., 2017; Shadrin, Anufrieva, 2020; Afonina and Tashlykova, 2020).

На юге Сибири, в частности на территории Красноярского края и Республики Хакасия, расположены десятки озер разной солености, различающиеся размером и глубиной, экологической и рекреационной ценностью (Parnachev and Degermendzhy, 2002). Некоторые из этих водоемов, например озеро Шира, широко известны как лечебные озера, десятки мелких озер зачастую используются для дикого отдыха или как места выпаса скота. Подробное описание физико-химических и экологических свойств некоторых озер, расположенных на территории Хакасии, было выполнено в обзорных работах середины и конца прошлого века и в начале двухтысяч-

ных (Гидроминеральные ресурсы района озера Шира, 1959; Басков и др., 1972; Кусковский, Кривошеев, 1989; Гусева и др., 2012). Однако эти описания часто были фрагментарны, фокусировались на химических свойствах воды (Гусева и др., 2012) или группировали озера на основе их географического расположения (Parnachev and Degermendzhy, 2002). Учитывая изменчивость уровня воды и солености во многих озерах, общие описания со временем теряют актуальность. Лишь о некоторых озерах, таких как Шира, Шунет, Учум, опубликованы серии статей с детальным описанием физико-химических характеристик озер, структуры, сезонной и межгодовой динамики развития экосистем (Degermendzhy et al., 2010; Rogozin et al., 2017b; Rogozin et al., 2018). При этом в литературе не представлены результаты одновременных наблюдений за экосистемами озер, ранжированных в градиенте солености, что может быть крайне важным для анализа влияния этого фактора на их функционирование.

Учитывая, что подобные объекты представляют огромный интерес для исследования совместного действия солености и других биотических и абиотических факторов на функционирование озерных экосистем, в данной работе приводим общее описание выбранного нами ряда озер по градиенту солености, которые могут быть использованы для решения различных теоретических и прикладных задач лимнологии. Кроме того, на полученном массиве данных мы проверили ряд современных гипотез о влиянии солености на структуру трофической цепи в озерных экосистемах: 1) с ростом солености уменьшается количество видов зоопланктона и сложность трофической цепи; 2) перестройка видового состава и структуры трофической цепи происходит скачкообразно, при критических уровнях солености; 3) смена

функциональных групп зоопланктона, различающихся типом питания, с изменением солености приводит к изменениям в составе фитопланктона.

Материалы и методы

Объектами исследования были озера Белё (Малое и Большое), Ши́ра, Иткуль, Вла́сьево, Тус, Джирим, Ути́чи 1 и 3, Шунет, Матарак, Чаласколь, Киприно, Фыркал, Слабительное, Красненькие 2 и 3, Красненькое, Сухое (Чебаково-Балахтинская впадина, Республика Хакасия) и озеро Учум (Красноярский край) (рис. 1).

Измерения и отбор проб проводили с 17 по 21 июля 2019 г., на небольших озерах – в центре озера, который определяли по GPS-навигатору с загруженной картой озера, на крупных озерах – на расстоянии 1 км от берега. Координаты отбора проб и общие характеристики озер, в том числе режим водопользования и характер стратификации в момент отбора проб, приведены в табл. 1.

Для каждого озера были проведены следующие измерения. Прозрачность воды определяли с помощью диска Секки. Погружным зондом YSI Ехo (США) измеряли вертикальные профили температуры, удельной элек-

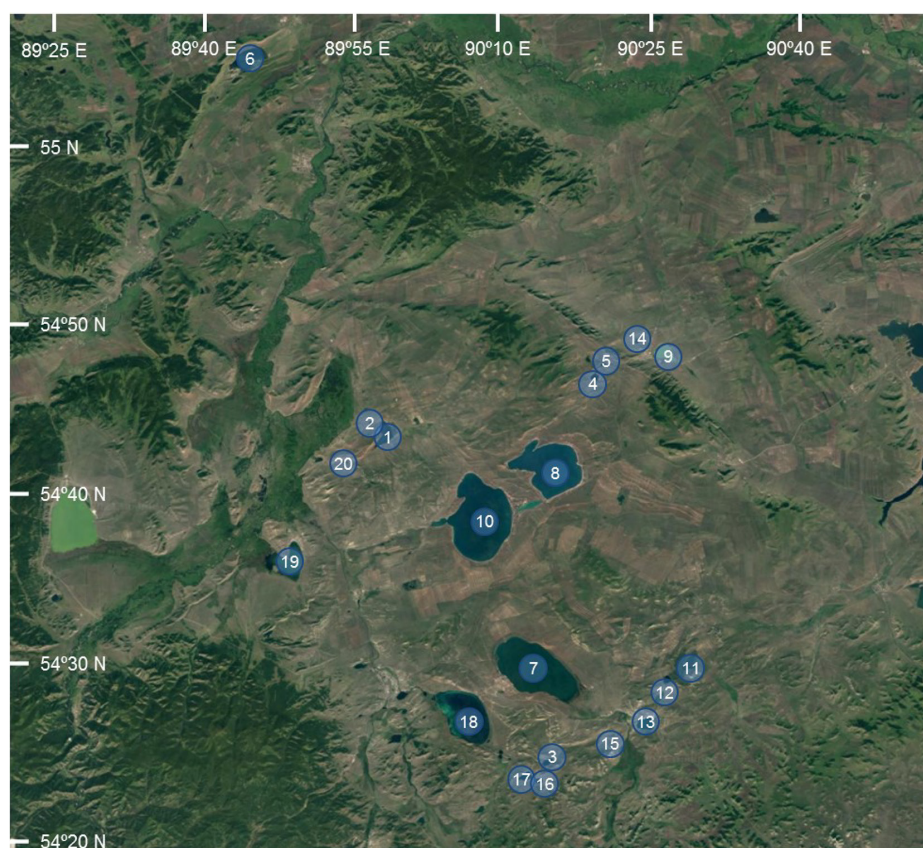


Рис. 1. Карта расположения озер, на которых проведены комплексные отборы проб. Нумерация озер соответствует перечислению озер в табл. 1. Карта в интерактивном формате доступна по ссылке <https://www.google.com/maps/d/edit?mid=1f3Aw36YdUF2WIF226jeXgJ1zS3cvhs7k&usp=sharing>

Fig. 1. Map of the location of the lakes from which the samples were collected. Numbers corresponds to the list of lakes in Table 1. An interactive map is available at <https://www.google.com/maps/d/edit?mid=1f3Aw36YdUF2WIF226jeXgJ1zS3cvhs7k&usp=sharing>

Таблица 1. Общие характеристики озер различной солёности, выбранных в качестве объектов исследования

Table 1. General characteristics of studied lakes with different salinity

Номер	Озеро	Координаты отбора проб	Площадь, км ²	Глубина в месте отбора проб/глубина забора воды, м	Характер стратификации/ Наличие кислорода около дна ²	Тип водополь- зования ³
1	Тус	54.739596°, 89.957181°	2,54	2,9/0,5	2*/1	2
2	Слабительное	54.758119°, 89.926589°	0,16	1,1/0,5	2*/0	4
3	Шунет	54.419047°, 90.228202°	0,56	6,5/2	3/0	2
4	Красенькое 3	54.789130°, 90.309674°	0,20	1,4/0,5	1/1	4
5	Красенькое 2	54.801329°, 90.320764°	0,61	1,3/0,5	1/1	4
6	Учум	55.094143°, 89.716882°	5,66	8,1/2	3/0	2
7	Шира	54.504697°, 90.201220°	39,13	24,2/2	3/0	1, 2
8	Белё Малое	54.682150°, 90.228909°	28,26	17,1/2	2/1	2
9	Джирим	54.810638°, 90.429847°	2,27	6,2/2	1/0	4
10	Белё Большое	54.642512°, 90.146674°	45,02	18,3/2	2/1	1, 2
11	Утичье 3	54.512453°, 90.463401°	1,67	6,4/2	2/0	3
12	Утичье 1	54.481329°, 90.414246°	0,41	1,8/1	1/0	4
13	Власьево	54.457138°, 90.383218°	1,20	6,5/0,5	2/1	3
14	Сухое	54.823422°, 90.377964°	0,34	4,2/2	1/1	3, 4
15	Красенькое	54.445164°, 90.337008°	0,14	1,3/0,5	1/1	4
16	Чаласколь	54.401568°, 90.213695°	0,34	2,7/1	1/1	3, 4
17	Матарак	54.406200°, 90.193142°	0,79	5,8/2	1/0	2, 3
18	Иткуль	54.468351°, 90.110088°	20,51	9,6/2	2/1	1, 2
19	Фыркал	54.602622°, 89.802478°	8,95	1,5/0,5	1/1	2, 3
20	Киприно	54.710063°, 89.848019°	0,31	3,8/2	1/0	2

¹ 1 – озеро перемешанное, 2 – озеро стратифицированное, 3 – озеро меромиктическое. * – обратная стратификация.² 1 – наличие кислорода около дна, 0 – истощение кислорода около дна.³ 1 – озеро или его часть являются частью заповедника, 2 – озеро используется для организованного или дикого отдыха, 3 – озеро используется для любительского лова рыбы, 4 – озеро подвержено повышенной биогенной нагрузке, связанной со скотоводством.

тропроводности, концентрации кислорода. В дальнейших анализах для классификации озер по категориям солености использовали значение общего содержания растворенных солей (г/л), рассчитанное в автоматическом режиме зондом на основе значений удельной электропроводности.

Погружным многоканальным флуориметром FluoroProbe (BBe, Германия) измеряли вертикальные профили распределения мутности, флуоресценции, связанной с возбуждением различных фотосинтетических пигментов. На основе этих измерений прибор автоматически рассчитывал общую концентрацию хлорофилла «а», а также доли флуоресцентного сигнала, связанного с присутствием в воде зеленых, диатомовых, криптофитовых водорослей и цианобактерий.

Интегральную пробу зоопланктона отбирали с помощью сети Джеди от дна до поверхности. Пробу фиксировали 70%-ным этанолом. Оценку численности, измерение организмов и идентификацию до видов или родов проводили во всей пробе.

В каждом озере в эпилимнионе (глубина отбора проб отражена в табл. 1) с помощью вакуумного шлангового пробоотборника (погружной шланг с открытой воронкой диаметром 10 см) отбирали 5 л воды для следующих анализов.

Для анализа содержания органического углерода в сестоне предварительно профильтрованную через планктонную сеть с диаметром ячеек 115 мкм воду фильтровали через стекловолоконный фильтр GF/F (Whatman). Стекловолоконные фильтры предварительно прокаливали при температуре 400 °С в течение 4 ч. После фильтрации фильтры высушивали и хранили в темном сухом месте до проведения анализов. Содержание углерода измеряли с помощью элементного анализа

топа Flash-2000 (ThermoScientific, Германия) (Gladyshev et al., 2007).

Для гидрохимических анализов два литра воды, профильтрованной через планктонную сеть с диаметром ячеек 115 мкм, замораживали и позже анализировали в аналитической лаборатории Института биофизики СО РАН.

Содержание сульфатов определяли титриметрическим методом с хлоридом бария (РД 52.24.406–2018), хлоридов – argentометрически (РД 52.24.407–2017). Аммонийный азот определяли по методу Несслера (Kalacheva et al., 2002; ПНД Ф 14.1:2.4.262–10), нитритный азот – с использованием реактива Грисса (РД 52.24.381–2017), нитратный азот переводили в нитритный редукцией на кадмиевой колонке (РД 52.24.380–2017), общий фосфор после минерализации и окисления персульфатом калия согласно (РД 52.24.387–2019) определяли по реакции с молибдатом аммония и аскорбиновой кислотой с образованием молибденовой сини (РД 52.24.382–2019) с последующим измерением оптической плотности на фотоэлектроколориметре КФК-2МП (Россия). Содержание карбонатов и гидрокарбонатов устанавливали титрованием 0,1 N или 0,01 N раствором HCl до pH 4,3, pH оценивали с помощью стационарного pH метра PB-11 (Sartorius, Германия). Общее содержание элементов (K, Na, Ca, Mg, S, B, Ba, Be, Bi, Ga, Ni, Pb, Fe, Mn, Mo, Cu, Co, Cd, Cr, Sr, Se, Sb, As, Al, Li, Ti, Tl, V, Zn) определяли методом спектromетрии с индуктивно-связанной плазмой (ИСП) на спектрометре iCAP 6300 Duo (Thermo Scientific, Англия). Определение сухого остатка в воде проводили выпариванием при 105 °С, зольности – после прокаливания полученного осадка в муфельной печи при 450 °С до постоянной массы. Массу осадка определяли на аналитических весах Pioneer 214C (Ohaus, США) с точностью до 0,0001 г.

Для анализа данных мы разделили все озера на четыре класса солености, совпадающие по общему содержанию растворенных солей с градацией озер по Зайцеву (Зайцев, 1986), однако с отличиями для удобства использования названиями: пресные озера (соленость до 0,5 г/л), пресно-соленые озера (соленость 0,5–3,0 г/л), слабосоленые озера (соленость 3,0–10,0 г/л), соленые озера (соленость выше 10,0 г/л). Долговременное присутствие в пелагиали озера рыбы (1=да или 0=нет) определяли на основании литературных данных, разговоров с местными жителями, наличия на берегу озера рыбаков. Повышенную биогенную нагрузку, связанную с воздействием скота (1=да или 0=нет), определяли по наличию на берегу озера выраженных мест водопоя скота, близости ферм или мест временного содержания животных.

Анализ влияния факторов солености (для четырех классов озер, разделенных по солености) и биогенной нагрузки (1 или 0) на различные физико-химические и биологические характеристики озер проводили с помощью дисперсионного анализа. Взаимосвязи между различными характеристиками для всего массива данных устанавливали с помощью регрессионного анализа. Все расчеты осуществляли в программе STATISTICA 8.0.

Результаты

Физико-химические характеристики озер

Исследованные нами озера расположились в градиенте общего содержания растворенных солей (данные зонда YSI Ехo, далее будем использовать термин «соленость») от 0,1 до 31,5 г/л (табл. 2). В выбранных нами категориях солености пробы были взяты в трех пресных озерах (соленость до 0,5 г/л), четырех пресно-соленых (соленость 0,5–3,0 г/л), шести слабосоленых (соленость 3,0–10,0 г/л) и семи соленых озерах (соленость выше

10,0 г/л). Основными химическими элементами, определяющими солевой состав исследованных озер, были Na, Cl, Mg, S. Содержание этих элементов, а также Ca и K достоверно коррелировало с соленостью (табл. 2). На всем массиве данных зависимость содержания HCO_3 и CO_3 в воде от солености была недостоверной. При усреднении содержания карбонатов и бикарбонатов по категориям озер в пресных озерах концентрация HCO_3 (147,8 мг/л) была достоверно ниже концентрации HCO_3 в слабосоленых и соленых озерах (869,8 и 765,4 мг/л соответственно).

Озера существенно различались размером (диапазон площадей 0,14–45,02 км²) и глубиной в месте отбора проб (диапазон глубин 1,1–24,2 м), которая не всегда совпадала с максимальной глубиной. По типу стратификации в 10 озерах водная толща была перемешана до дна, семь озер были стратифицированы, три – известны нам на основании многолетних наблюдений как меромиктические. Тип стратификации зависел от двух основных параметров – глубины и солености озера. Для озер с соленостью до 10 г/л все водоемы глубиной до 6 м были перемешаны, глубже 6 м – стратифицированы. Для озер с соленостью выше 10 г/л характер стратификации был более сложный. Три озера в силу особенностей рельефа и ряда ранее описанных факторов меромиктические, в двух мелких озерах с соленостью до 20 г/л толща воды была перемешана. В двух мелких озерах соленостью выше 20 г/л наблюдалась обратная стратификация с резким повышением температуры и солености около дна (табл. 1).

Мы зафиксировали достаточно большой диапазон концентраций общего фосфора (от 0,004 до 1,203 мг/л) и форм азота в воде (от 0,032 до 1,447 мг/л) (табл. 3). Наименьшие концентрации биогенных элементов наблюдались в пресных озерах. Однако различия

Таблица 2. Содержание основных химических элементов и соединений в озерах различной солености, расположенных на юге Сибири. Тип солености: П – пресные, ПС – пресно-соленые, СС – слабосоленые, С – соленые

Table 2. The contents of the main chemical elements and compounds in a set of lakes with different salinity located in the south of Siberia. Salinity categories: П – fresh, ПС – subsaline, СС – hyposaline, С – saline

Тип	Озеро	Концентрация элемента или соединения, мг/л								Показатель солености, г/л		
		Ca	K	Mg	Na	S	Cl	CO ₃	HCO ₃	SO ₄	Сухой остаток	Зольность
С	Тус	145,1	133,0	4650,0	9612,2	6080,2	10360,0	180,0	573,4	18240,6	66,8	44,9
	Слабительное	89,6	90,5	1473,6	9955,6	5673,2	3920,0	360,0	1061,4	7800,0	35,6	33,3
	Шунет	120,1	41,2	2431,1	4906,6	2712,9	2660,0	24,0	436,6	4050,0	28,0	23,8
	Красненькое 3	155,2	29,5	504,6	5875,2	3456,2	2940,0	72,0	512,4	10368,7	24,3	22,8
	Красненькое 2	111,4	49,7	445,6	5618,6	3372,4	1190,0	108,0	573,4	10117,2	21,2	20,3
СС	Учум	19,7	40,6	266,1	4964,2	2957,8	1890,0	600,0	1390,8	5100,0	18,9	18,3
	Шира	60,3	36,5	1244,3	3397,6	2853,3	1820,0	192,0	810,0	2250,0	16,6	14,5
	Белё Малое	22,7	51,2	970,6	2755,8	1970,5	1120,0	348,0	1110,2	1950,0	12,7	11,1
	Джирим	26,9	23,0	227,1	3270,9	1141,3	2100,0	216,0	976,0	2400,0	10,1	9,5
	Белё Большое	28,0	35,2	444,9	1391,3	873,7	735,0	216,0	756,0	2621,0	8,1	7,1
ПС	Утичьё 3	115,0	33,5	451,5	999,9	670,6	980,0	24,0	449,0	1500,0	6,2	5,2
	Утичьё 1	27,1	32,8	362,2	1069,6	415,1	532,0	264,0	1390,8	1245,3	5,1	4,7
	Власьёво	14,1	32,0	374,1	713,6	379,7	360,0	120,0	536,8	960,0	3,3	2,6
	Сухое	34,0	9,2	51,0	541,4	141,8	140,0	96,0	805,2	288,0	1,8	1,5
	Красненькое	49,6	19,5	91,2	295,3	134,9	164,5	144,0	329,4	404,8	1,4	1,1
П	Чалосколь	39,4	12,4	83,5	162,4	61,5	49,0	84,0	439,2	192,0	1,0	0,8
	Матарак	38,1	8,4	82,2	152,6	67,2	49,0	43,2	468,5	26,4	0,8	0,6
	Иткуль	34,6	4,2	46,8	42,7	21,9	35,0	36,0	231,8	67,2	0,4	0,3
	Фыркал	13,5	1,4	33,6	21,4	8,2	11,6	36,0	170,0	26,8	0,2	0,1
	Киприно	18,3	0,2	7,0	17,9	9,2	21,0	19,2	41,5	24,0	0,2	0,02
Достоверность корреляции с TDS		R²=0,53	R²=0,81	R²=0,68	R²=0,96	R²=0,96	R²=0,81	R²=0,13	R²=0,10	R²=0,84	R²=0,95	R²=0,97
		P<0,001	P<0,001	P<0,001	P<0,001	P<0,001	P<0,001	P<0,11	P<0,18	P<0,001	P<0,001	P<0,001

TDS – общее количество растворенных солей, рассчитанное на основании значений удельной электропроводности воды.

Таблица 3. Характеристики качества воды в 20 озерах различной солености в период летней стратификации
 Table 3. Characteristics of water quality in 20 lakes of different salinity during the summer stratification

Озеро	C _{seston} , мг/л	Мутность, NTU	Прозрачность воды по диску Секки, м	P _{общ} , мг/л	N _{раст} , мг/л
Тус	0,95	2,74	2,7	0,138	0,461
Слабительное	0,48	3,37	1,2	0,126	0,132
Шунет	1,34	0,72	4,0	0,062	0,131
Красненькие 1	0,64	3,07	1,5	0,102	0,445
Красненькие 2	2,81	5,13	1,1	0,163	0,181
Учум	0,40	1,51	4,0	0,071	0,278
Шира	1,77	0,79	3,2	0,030	0,266
Белё Малое	0,93	1,65	2,5	0,031	0,084
Джирим	3,09	8,00	0,7	0,557	0,071
Белё Большое	0,54	0,68	4,7	0,008	0,114
Утичьё 3	0,35	0,36	4,5	0,020	0,215
Утичьё 1	1,56	6,05	1,3	1,203	1,447
Власьево	4,22	3,01	1,5	0,023	0,053
Сухое	2,03	7,44	0,8	0,503	0,370
Красненькое	0,70	1,35	1,5	0,318	0,292
Чаласколь	3,67	10,89	0,7	0,043	0,210
Матарак	2,04	2,57	1,6	0,017	0,095
Иткуль	0,33	0,45	5,2	0,004	0,032
Фыркал	0,69	0,86	1,7	0,009	0,123
Киприно	0,81	0,98	2,9	0,008	0,078

C_{seston} – концентрация органического углерода в сестоне на глубине забора воды, P_{общ} – концентрация общего фосфора на глубине забора воды, определенная стандартным гидрохимическим методом, N_{раст} – сумма растворенных форм азота NH₄, NO₂ и NO₃ на глубине забора воды, определенных стандартными гидрохимическими методами. Глубина забора воды для каждого озера приведена в табл. 1.

в содержании биогенных элементов между группами озер, разделенных по солености, были недостоверными. Прозрачность воды по диску Секки (разброс значений от 0,7 до 5,2 м), мутность воды (разброс значений от 0,36 до 10,89 NTU) и общее количество взвешенного углерода (разброс значений от 0,33 до 4,22 мг/л) также не зависели от солености (табл. 3).

Повышенная биогенная нагрузка была значимым фактором, влияющим на концентрацию биогенных элементов, глубину видимости диска Секки и мутность воды (табл. 4). Общее содержание фосфора, прозрачность

воды по диску Секки и мутность в водоемах, которые используются для водопоя или находятся вблизи мест массового выпаса скота, отличались от таковых в озерах, не используемых для этих целей (p<0,05). Для концентрации азота разница была недостоверна.

Экологические характеристики озер

Концентрация хлорофилла «а» в эпилимнионе озер варьировала в диапазоне от 1 до 63 мкг/л (рис. 2). В озерах, отнесенных к категории пресно-соленых, концентрация хлорофилла «а» (28,9±13,7 мкг/л) достоверно превышала таковую для остальных озер

Таблица 4. Влияние повышенной биогенной нагрузки на ряд экосистемных параметров 20 озер юга Сибири

Table 4. The effect of increased nutrient load on a number of ecosystem parameters of 20 lakes in southern Siberia

Параметр	Озеро не используется для водопоя и не находится в зоне выпаса животных		Озеро используется для водопоя или находится в зоне выпаса животных		Достоверность различия между средними (one-way ANOVA)
	Mean	SE	Mean	SE	
$P_{\text{общ}}$, мг/л	0,04	0,01	0,38	0,14	$p<0,05$
$N_{\text{раст}}$, мг/л	0,16	0,04	0,39	0,16	$p>0,05$
Прозрачность воды по диску Секки, м	3,21	0,37	1,10	0,12	$p<0,05$
Мутность, NTU	1,36	0,27	5,66	1,09	$p<0,05$
Концентрация хлорофилла «а», мкг/л	4,94	0,97	18,45	7,72	$p<0,05$
Биомасса зоопланктона, г/м ³	159,4	35,6	349,3	88,9	$p<0,05$

$P_{\text{общ}}$ – концентрация общего фосфора, определенная стандартным гидрохимическим методом, $N_{\text{раст}}$ – сумма растворенных форм азота NH_4 , NO_2 и NO_3 , определенных стандартными гидрохимическими методами, Mean – среднее значение, SE – стандартная ошибка.

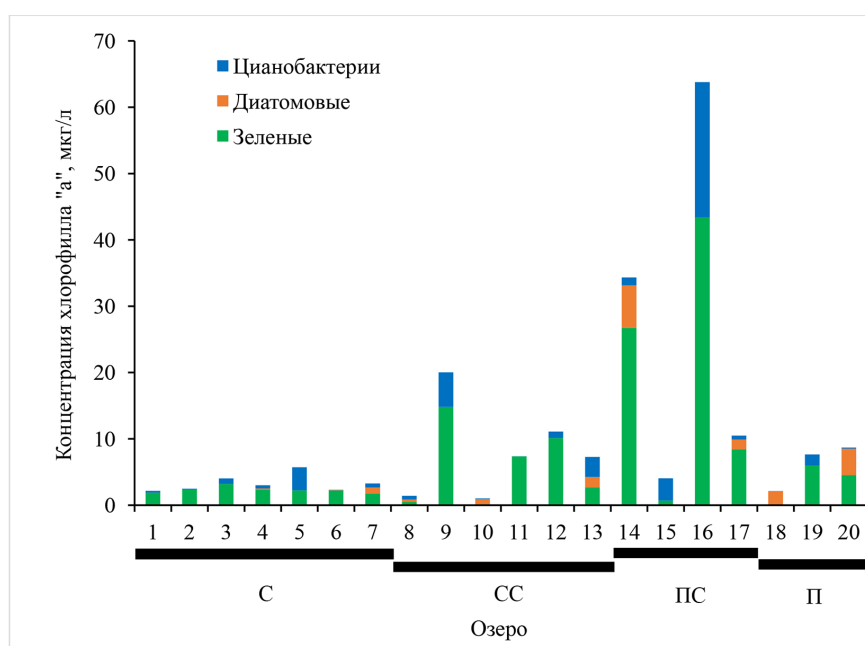


Рис. 2. Биомассы основных групп фитопланктона, выраженные в единицах хлорофилла «а», в исследованных озерах в период летней стратификации. Нумерация озер в градиенте солености от соленых к пресным, буквенные обозначения категорий солености соответствуют табл. 1. Биомассы приведены для глубины отбора проб воды (см. табл. 1)

Fig. 2. Biomasses of the main phytoplankton groups expressed in units of chlorophyll «a» in the studied lakes during the summer stratification. Lakes are numbered in the salinity gradient from saline to fresh, letter designations of salinity categories correspond to Table 1. Biomasses are presented for the depth of water sampling (see Table 1)

($5,7 \pm 1,2$ мкг/л). Антропогенная биогенная нагрузка была значимым фактором для концентрации хлорофилла «а» (табл. 4). Также были зафиксированы достоверные положительные корреляции между концентрацией хлорофилла «а» и концентрацией углерода в сестоне ($r=0,59$, $p<0,001$), мутностью ($r=0,84$, $p<0,001$), глубиной видимости диска Секки ($r=-0,48$, $p=0,03$) и биомассой зоопланктона ($r=0,46$, $p=0,04$).

В составе фитопланктона большинства озер доминировали зеленые водоросли (рис. 2). Как и для общего содержания хлорофилла «а», концентрация хлорофилла зеленых водорослей в пресно-соленых озерах ($19,8 \pm 9,6$ мкг/л) превышала таковую в других озерах ($3,9 \pm 0,9$ мкг/л). Аналогично в озерах с антропогенной биогенной нагрузкой концентрация хлорофилла зеленых водорослей

была выше ($12,8 \pm 5,4$ мкг/л), чем в озерах без таковой ($3,2 \pm 0,8$ мкг/л). Ни соленость, ни биогенная нагрузка не влияли на долю концентрации хлорофилла какого-либо из выделенных таксономических отделов (зеленые и диатомовые водоросли, цианобактерии) в общем составе фитопланктона (Tukey post-hoc test, $p>0,05$). Также мы не нашли корреляционных зависимостей между изменением биомассы зоопланктона и его отдельных групп (ветвистоусые и веслоногие ракообразные, коловратки) и изменением долей таксономических отделов в составе фитопланктона.

Биомасса зоопланктона варьировала в диапазоне от 32 до 720 г/м³ (рис. 3). Биомасса зоопланктона, его отдельных таксономических групп (ветвистоусые, веслоногие, коловратки) или доли этих групп в биомассе не зависела от солености. Значимое воз-

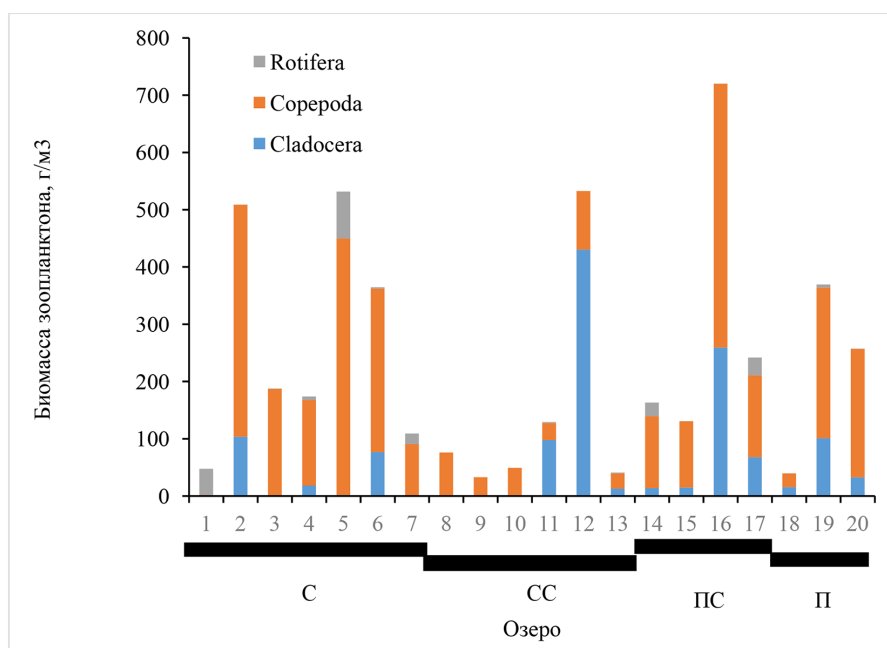


Рис. 3. Биомассы основных групп зоопланктона в пелагиали исследованных озер в период летней стратификации. Нумерация озер в градиенте солености от соленых к пресным и буквенные обозначения категорий солености соответствуют табл. 1

Fig. 3. Biomasses of the main groups of zooplankton in the pelagic zone of the studied lakes during the summer stratification. The numbering of lakes in the salinity gradient from saline to freshwater and the letter designations of the salinity categories correspond to Table 1

действие на биомассу зоопланктона оказала биогенная нагрузка (табл. 4). Соленость достоверно влияла на видовой состав зоопланктона. С ростом солености падало как общее количество видов зоопланктона в пелагиали озер, так и количество видов ветвистоусых и веслоногих рачков (табл. 5).

С ростом солености в сообществе зоопланктона наблюдались определенные изменения. Мы рассмотрели их для ветвистоусых ракообразных, так как этой группе присущ неселективный тип питания, что часто является основанием считать их группой зоопланктона, способной контролировать развитие фитопланктона. В озерах с соленостью до 3 г/л сообщество ветвистоусых было достаточно разнообразным, с доминированием мелких *Daphnia* sp., *Bosmina* sp., других видов. В диапазоне соленостей 4–8 г/л мы зафиксировали присутствие в озерах крупно-

го представителя Cladocera *Daphnia magna*. Далее в озерах с соленостью 13–23 г/л ветвистоусые были представителями рода *Moina* (рис. 4).

Доля озер, в которых зафиксировано присутствие рыб, снижалась с ростом солености, рыбы исчезали в озерах при солености выше 10 г/л (табл. 5). Достоверные эффекты двух структурирующих факторов, биогенной нагрузки и солености на компоненты и характеристики экосистем ряда озер представлены в виде наглядной схемы (рис. 5).

Обсуждение

Физико-химические характеристики озер

Изменчивость уровня воды и связанной с этим солености – естественная черта для многих соленых озер, расположенных в терминальных водных бассейнах. Так как уровень такого озера зависит от количества по-

Таблица 5. Влияние солености на общее количество видов зоопланктона в пелагиали озер и присутствие в экосистеме рыб для озер, разделенных на четыре класса солености: пресные озера (соленость до 0.5 г/л), пресно-соленые озера (соленость 1–3 г/л), слабосоленые озера (соленость 3–10 г/л), соленые озера (соленость выше 10 г/л)

Table 5. The effect of salinity on the number of zooplankton species in the pelagic zone and the presence of fish in lakes divided into 4 salinity categories: freshwater lakes (salinity up to 0.5 g/l), subsaline lakes (salinity 1–3 g/l), hyposaline lakes (salinity 3–10 g/l), saline lakes (salinity above 10 g/l)

Параметр	Тип озера								Результат дисперсионного анализа (ANOVA)
	Пресные		Пресно- соленые		Слабо- соленые		Соленые		
	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	Mean	SE	
Общее количество видов	8,33	0,33	7,75	1,25	4,00	0,82	5,00	0,44	Current effect: F(3, 16)=6,1, p=0,006
Количество видов Cladocera	4,33	0,33	3,25	0,48	1,17	0,31	1,00	0,31	Current effect: F(3, 16)=17,6, p=0,00003
Количество видов Copepoda	2,00		2,50	0,29	1,83	0,31	1,00	0,22	Current effect: F(3, 16)=5,8, p=0,007
Количество видов Rotifera	1,67	0,33	2,00	0,71	1,00	0,52	2,86	0,40	Current effect: F(3, 16)=2,8, p=0,07
Доля озер, в которых обитает рыба, %									
Присутствие рыб	100		75		50		0		Current effect: F(3, 16)=6,4, p=0,005

Mean – среднее значение, SE – стандартная ошибка.

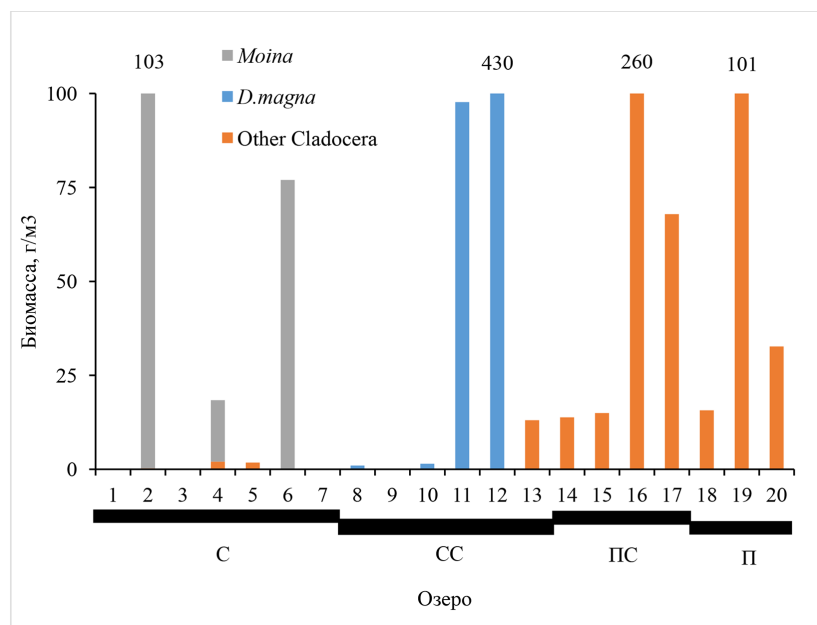


Рис. 4. Биомассы доминирующих в ряду различающихся соленостью озер юга Сибири ветвистоусых ракообразных. Нумерация озер приведена в соответствии с использованной в табл. 1. Цифры над столбцами обозначают биомассу животных в соответствующем озере, выходящую за пределы использованного масштаба оси Y

Fig. 4. Biomass of cladocerans dominating in a series of lakes differing in salinity in southern Siberia. The lakes are numbered as in the Table 1. The numbers above the columns represent the biomass of animals in the corresponding lake outside the Y-axis scale used

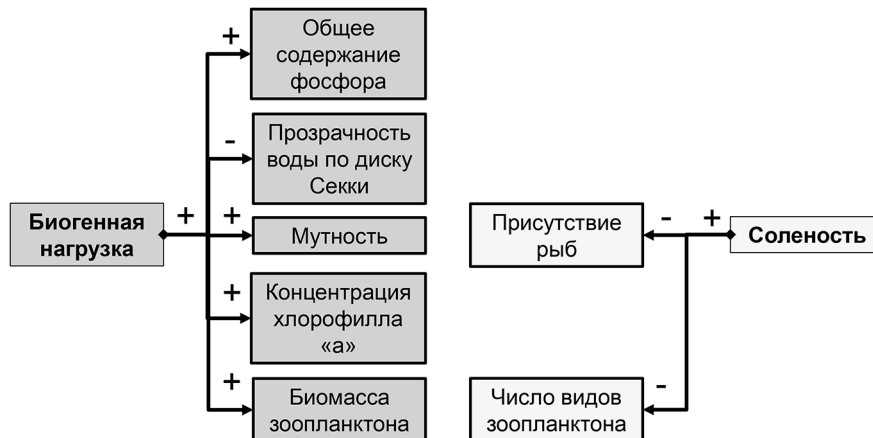


Рис. 5. Схематичное изображение воздействия на экосистемы озер юга Сибири двух структурирующих факторов: биогенной нагрузки и солености. Статистическая значимость действия соответствующего фактора и значения экосистемных параметров представлены в табл. 4 и 5. + – между фактором и параметром наблюдается прямая взаимосвязь, – – между фактором и параметром наблюдается обратная взаимосвязь

Fig. 5. Schematic representation of the impact of two structuring factors on the ecosystems of lakes in southern Siberia: nutrient load and salinity. The statistical significance of the effect of the relevant factor and the values of ecosystem parameters are presented in Tables 4 and 5. + – a positive correlation between the factor and the parameter, – – a negative correlation between the factor and the parameter

ступающей в водоем воды и интенсивности испарения с поверхности, любые изменения соотношения скоростей двух этих процессов критичны для экосистемы озера. В настоящее время в исследованных нами озерах наблюдается рост уровня воды и падение солености (Rogozin et al., 2017a; Zadereev et al., 2020). Наши данные показывают, что соленость практически во всех исследованных озерах стала ниже по сравнению с данными, представленными в работе почти 20-летней давности (Parnachev and Degermendzhy, 2002). Учитывая, что многие экологические и экономические решения принимаются на основании информации о солености того или иного водоема, периодическая ревизия информации о текущем состоянии водоема крайне необходима. Так, во многих документах, предназначенных для массового использования, озеро Тус упоминается как местное Мертвое море (например, электронный ресурс <http://gpx.su/place/34-ozero-tus.html>; дата доступа 28.09.2020), тогда как текущий уровень воды в озере и содержание солей приближаются к границе гиперсоленых озер, после которой возможны существенные перестройки в экосистеме озера.

Мы не зафиксировали влияния солености ни на один из параметров, которые косвенно можно считать связанными с качеством воды (прозрачность воды по диску Секки и мутность воды, общее содержание фосфора и растворенных форм азота). В то же время на эти параметры существенное воздействие оказал достаточно условный параметр «наличие повышенной биогенной нагрузки, связанной с воздействием скота». С одной стороны, мы принимали решение об отнесении озера к категории испытывающего биогенную нагрузку на основании визуальных и логических заключений (наличие выраженных мест водопоя, наличия ферм или загонов в непосред-

ственной близости от озера). С другой стороны, этот параметр был достоверно значимым для содержания в воде основного биогенного элемента фосфора. То есть наш алгоритм выделения озер с повышенной биогенной нагрузкой оказался верным. В целом данный результат не должен вызывать удивление. Известно, что в озерах, расположенных вблизи мест выпаса и водопоя скота, повышается содержание фосфора и падает качество воды (например, Sigua et al., 2006). Высокое содержание фосфора закономерно приводило к уменьшению прозрачности и повышению мутности воды, что в целом соответствует надежно установленной взаимосвязи между содержанием фосфора в водоеме и качеством воды (например, Oglesby and Schaffner, 1978).

Интересно посмотреть на характеристики озер, используемых для выпаса скота. Преимущественно это небольшие и мелкие водоемы. Исключения составляют, с одной стороны, относительно крупное озеро Джирим, которое по результатам измерений стало одним из самых мутных и загрязненных фосфором озер, и малые озера пресное Киприно и соленое Шунет, которые используются в рекреационных целях и входят в число наиболее чистых озер. Можно предположить, что в целом малые озера не рассматриваются как объекты рекреационной или заповедной ценности и вовлекаются в хозяйственный оборот как объекты инфраструктуры скотоводства за исключением редких случаев, когда в силу особенностей рельефа (озеро Шунет) или чистоты озера (озеро Киприно) они становятся объектами рекреации.

Экологические характеристики озер

Анализ данных позволил выявить две основных закономерности: влияние биогенной нагрузки (bottom-up-контроль) на увеличение биомассы звеньев трофической цепи

и снижение показателей прозрачности воды и влияние солёности на трофическую цепь, приводящее к исчезновению рыбы и смене доминирующих видов зоопланктона. При этом солёность не влияла на биомассу звеньев трофической цепи.

Действие солёности на структуру трофической цепи в целом соответствует результатам, полученным на подобных системах озёр разной солёности. В озёрах Тибета критическая солёность для присутствия рыб в экосистеме (10 г/л) в точности совпала с нашими наблюдениями (Gutierrez et al., 2018). В нашем случае в литературе присутствуют данные об обнаружении в более солёном озере Ши́ра карася, однако рыба наблюдалась лишь в месте впадения в озеро пресной реки Сон (Rogozin et al., 2011), где солёность падает ниже критического уровня.

С точки зрения формирующего эффекта солёности на структуру сообщества зоопланктона можно сказать, что наши данные уточняют полученные ранее результаты других исследователей. Lin et al. (2017) представил в своей работе концептуальную схему смены видов зоопланктона в градиенте солёности озёр Тибета. Стоит отметить, что данная схема существенно упрощена. Так, практически во всех наших озёрах при всех солёностях существенную долю биомассы зоопланктона составляли представители веслоногих ракообразных (Copepoda). Для озёр с солёностью до 3 г/л, как и на представленной концептуальной диаграмме, действительно характерно разнообразное сообщество относительно мелких видов ветвистоусых (Cladocera) и веслоногих ракообразных. Крупные дафнии (*Daphnia magna*) в наших озёрах наблюдаются в диапазоне солёностей от 4 до практически 9 г/л. При этом дафнии замечены и в озёрах, где присутствует рыба. Далее, с ростом солёности, с исчезновением и дафний и рыб в сообществе

зоопланктона вновь появляются мелкие, толерантные к солёности виды Cladocera (представители рода *Moina*), массово наблюдаются Copepoda и коловратки (Rotifera). Следующей, в каком-то смысле классической стадией для сообществ зоопланктона солёных озёр можно считать доминирование жаброногих рачков *Artemia* (Anufriieva, Shadrin, 2020) (в нашем случае в озере Тус).

Стоит отметить два условных артефакта, которые могут быть предметом отдельного исследования. Наличие крупной *Daphnia magna* в озере Малое Белё, крупном водоеме с солёностью, близкой к 9 г/л, и населённого рыбой, можно считать одним из предельных случаев с точки зрения толерантности к солёности у этого вида (Schuyttema et al., 1997). Отсутствие ветвистоусых ракообразных и рыб и в целом крайне низкое видовое разнообразие зоопланктона в озере Джирим с более низкой, чем в озере Малое Белё, солёностью. По всей видимости, это связано с солевым составом озера Джирим, в частности с более высоким содержанием натрия и хлора, которые превышают таковые даже для озера Ши́ра. Можно предположить, что по своему солево-му составу и концентрациям солей Джирим при текущем уровне воды попадает в диапазон критической солёности с минимально возможным набором видов, способных жить в этом водоеме (Khlebovich, 1969).

Другим важным неучтённым фактором может быть наличие в экосистеме озера крупного бенто-пелагического вида *Gammarus lacustris*. В нашем случае мы не учитывали присутствие и биомассу амфипод, как и других крупных беспозвоночных, например личинок насекомых, в озёрах. Известно, что в близко расположенных солёных озёрах Ши́ра и Шунет *Gammarus* обитает в том числе и в пелагиали, не являясь, как это считалась ранее, бентосным видом (Zadereev et

al., 2010), и в его рацион, по данным жирно-кислотного анализа, могут входить представители зоопланктона (Makhutova et al., 2018). Экспериментальные и полевые исследования показали, что гаммариды активно потребляют планктонных ракообразных и могут угнетать их популяции (Shadrin et al., 2020). Таким образом, наличие и биомасса амфипод – важные, структурирующие сообщество зоопланктона факторы, не учтенные в данном исследовании.

Ряд исследованных нами озер покрывает относительно небольшой диапазон встречающихся в природных водоемах соленостей. Действительно, при рассмотрении озер с соленостью 100 г/л и выше закономерности по снижению видового состава и биомассы звеньев трофической цепи с ростом солености могут быть более очевидны (Golubkov et al., 2018; Shadrin, Anufriieva, 2020). Однако основные перестройки в структуре трофической цепи, связанные с исчезновением рыб и сменой доминирующих групп зоопланктона с различным типом питания, способным быть ключевым для селективного выедания и контроля сообщества фитопланктона (Sommer, Sommer, 2006), происходят в диапазоне соленостей ниже 50 г/л. Это означает, что детальное рассмотрение ряда подобных озер, в частности выполненное нами, представляет существенный интерес.

Наши результаты показывают, что для рассмотренных озер в середине летнего сезона биомассы фито- и зоопланктона в первую очередь контролировались биогенной нагрузкой (bottom-up контроль). При этом мы фактически не смогли зафиксировать каскадных эффектов (top-down-контроль). С одной стороны, соленость структурировала трофическую сеть – с ее ростом в озерах исчезала рыба, уменьшалось количество видов зоопланктона и происходили закономерные

изменения в видовом составе зоопланктона. С другой стороны, мы не обнаружили каких-либо значимых отличий между сообществами фитопланктона в разных озерах, которые можно было бы связать с видовым составом зоопланктона. Также наличие рыб не оказывало значимого воздействия на биомассу зоопланктона.

Для интерпретации полученных результатов с определенными допущениями можно использовать концептуальную модель сезонного развития планктона (PEG model, Sommer et al., 1986). Так, после весеннего развития фитопланктона для озер характерен локальный минимум концентрации фитопланктона (фаза чистой воды), который в зависимости от трофического статуса озера наблюдается либо в начале, либо ближе к середине лета. В нашем случае для ряда озер стоит ожидать наступления этой фазы в середине летнего сезона, что совпадает со временем отбора проб. В этом случае, по крайней мере для озер с низким содержанием фосфора, биомассы фито- и зоопланктона будут находиться в локальных минимуме и максимуме, что приведет к отсутствию прямой зависимости между этими экосистемными параметрами.

Однако подобные рассуждения достаточно спекулятивны. В целом, о наличии каскадных эффектов в экосистемах следует судить не по данным одномоментного отбора проб, а на основании оценок динамических характеристик взаимодействующих популяций (McCauley, Murdoch, 1987). Применительно к природным сообществам проверить характер взаимосвязей можно в лабораторных или контролируемых экспериментах либо сравнив результаты отборов проб в разное время, что позволит проследить за динамикой развития взаимодействующих сообществ. Мы ожидаем, что обнаружить каскадные эффекты и изменения в составе фитопланктона,

связанные с трансформацией сообщества зоопланктона под действием солености, можно на основании отборов проб в выбранной линейке озер в разные фазы развития планктонных сообществ, начиная с условного весеннего старта и заканчивая осенним предзимним периодом снижения активности зоопланктона из-за низких температур.

Заключение

На собранном массиве данных мы показали, что с ростом солености в диапазоне от пресных вод до вод с содержанием растворенных солей более 30 г/л в озерных экосистемах уменьшается количество видов зоопланктона и сложность трофической цепи; изменения в видовом составе и структуре трофической цепи происходят при критических уровнях солености. Однако нам не удалось зафиксировать каскадных эффектов, а именно показать, что смена функциональных групп зоопланктона, различающихся типом питания, с изменением солености приводит к изменениям в видовом составе фитопланктона. В то же время данное исследование представляет отдельный интерес в силу нескольких важных причин. Во-первых, в нем выполнена

важная ревизия современного состояния ряда озер юга Сибири, расположенных в градиенте солености. Обновленные данные по солености озер, основным физико-химическим характеристикам могут служить реперной точкой для дальнейших исследований озер региона. Во-вторых, применительно к исследованию трофических сетей крайне важно, что выбранный ряд озер отличается «мелким шагом» по солености. Различия в солености между озерами невелики, что позволяет с детальным разрешением посмотреть на критический диапазон солености. Именно в этом диапазоне из экосистем озер исчезают рыбы, а в сообществе зоопланктона происходят ключевые перестройки, связанные со сменой видов, обладающих различными способностями контролировать обилие и видовой состав фитопланктона. Наши результаты показывают, что в выбранном ряду озер наблюдаются ключевые, структурирующие трофическую сеть эффекты bottom-up-контроля и солености. Это означает, что данный ряд озер можно рассматривать в качестве условной модельной системы, детальные исследования которой могут принести значимые для современной водной экологии результаты.

Список литературы / References

- Басков Е. А., Зуев А. В., Гирфанова О. М. (1972) Минеральные воды. *Гидрогеология СССР. Т. XVIII. Красноярский край и Тувинская АССР*. Сидоренко А. В. (ред.) М., Недра, с. 306–326 [Baskov E. A., Zuev A. V., Girfanova O. M. (1972) Mineral waters. *Hydrogeology of the USSR. Volume XVIII. Krasnoyarsk Territory and Tuva Autonomous Soviet Socialist Republic*. Sidorenko A. V. (ed.) Moscow, Nedra, p. 306–326 (in Russian)]
- Гидроминеральные ресурсы района озера Шира* (1959) Т. 1. *Отчет о работах 1957–1958 гг.* Москва, 394 с. [*Hydromineral resources of the Lake Shira region* (1959) Volume 1. *Report on the works of 1957–1958*. Moscow, 394 p. (in Russian)]
- Гусева Н. В., Копылова Ю. Г., Хвашчевская А. А., Сметанина И. В. (2012) Химический состав соленых озер Северо-Минусинской котловины, Хакасия. *Известия Томского политехнического университета. Инжиниринг георесурсов*, 321(1): 163–168 [Guseva N. V., Kopylova Yu. G., Hvashchevskaya A. A., Smetanina I. V. (2012) Chemical composition of salt lakes in the North Minusinsk depression, Khakassia. *Bulletin of the Tomsk Polytechnic University. Geo Assets*

Engineering [Izvestiya Tomskogo politekhnicheskogo universiteta. Inzhiniring georesursov], 321(1): 163–168 (in Russian)]

Зайцев И. К. (1986) *Гидрогеохимия СССР*. Недра, Ленинград, 239 с. [Zaitsev I. K. (1986) *Gidrogeokhimiya SSSR*. Nedra, Nauka, 239 p. (in Russian)]

Кусковский В. С., Кривошеев А. С. (1989) *Минеральные озера Сибири*. Новосибирск, Наука, 200 с. [Kuskovskij V. S., Krivosheev A. S. (1989) *Mineral lakes of Siberia*. Novosibirsk, Nauka, 200 p. (in Russian)]

ПНД Ф 14.1:2:4.262–10 (2010) *Методика измерений массовой концентрации ионов аммония в питьевых, поверхностных (в том числе морских) и сточных водах фотометрическим методом с реактивом Несслера*. Москва, 22 с. [14.1:2:4.262–10 (2010) *Method for measuring the mass concentration of ammonium ions in drinking, surface (including sea) and run-off waters by the photometric method with Nessler's reagent*. Moscow, 22 p. (in Russian)]

РД 52.24.380–2017 (2017) *Массовая концентрация нитратного азота в водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе*. Ростов-на-Дону, 30 с. [52.24.380–2017 (2017) *Mass concentration of nitrate nitrogen in waters. Measurement technique by photometric method with Griss reagent after reduction in a cadmium reducer*. Rostov-on-Don, 30 p. (in Russian)]

РД 52.24.381–2017 (2017) *Массовая концентрация нитритного азота в водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса*. Ростов-на-Дону, 21 с. [РД 52.24.381–2017 (2017) *Mass concentration of nitrite nitrogen in waters. Photometric measurement method with Griss reagent*. Rostov-on-Don, 21 p. (in Russian)]

РД 52.24.382–2019 (2019) *Массовая концентрация фосфатного фосфора в водах. Методика измерений фотометрическим методом*. Ростов-на-Дону, 25 с. [52.24.382–2019 (2019) *Mass concentration of phosphate phosphorus in waters. Photometric measurement technique*. Rostov-on-Don, 25 p. (in Russian)]

РД 52.24.387–2019 (2019) *Массовая концентрация фосфора общего и фосфора валового в водах. Методика измерений фотометрическим методом после окисления персульфатом калия*. Ростов-на-Дону, 20 с. [52.24.387–2019 (2019) *Mass concentration of total phosphorus and total phosphorus in waters. Photometric measurement technique after oxidation with potassium persulfate*. Rostov-on-Don, 20 p. (in Russian)]

РД 52.24.406–2018 (2018) *Массовая концентрация сульфатов в водах. Методика измерений титриметрическим методом с хлоридом бария*. Ростов-на-Дону, <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293734/4293734198.htm> [52.24.406–2018 (2018) *Mass concentration of sulfates in waters. Measurement technique by titrimetric method with barium chloride*. Rostov-on-Don, <https://files.stroyinf.ru/Data2/1/4293734/4293734198.htm> (in Russian)]

РД 52.24.407–2017 (2017) *Массовая концентрация хлоридов в водах. Методика измерений аргентометрическим методом*. Ростов-на-Дону, 22 с. [52.24.407–2017 (2017) *Mass concentration of chlorides in waters. Measurement technique by argentometric method*. Rostov-on-Don, 22 p. (in Russian)]

Afonina E. Yu., Tashlykova N. A. (2020) Fluctuations in plankton community structure of endorheic soda lakes of southeastern Transbaikalia (Russia). *Hydrobiologia*, 847(6): 1383–1398

- Anufrieva E., Shadrin N. (2020) The long-term changes in plankton composition: Is Bay Sivash transforming back into one of the world's largest habitats of *Artemia* sp. (Crustacea, Anostraca)? *Aquaculture Research*, 51(1): 341–350
- Comín F.A., Rodó X., Comín P. (1992) Lake Gallocanta (Aragón, NE Spain): a paradigm of fluctuations at different scales of time. *Limnetica*, 8: 79–86
- Degermendzhy A.G., Zadereev E.S., Rogozin D.Y., Prokopkin I.G., Barkhatov Y.V., Tolomeev A.P., Khromechek E.B., Janse J.H., Mooij W.M., Gulati R.D. (2010) Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 619–632
- Gladyshev M.I., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Makhutova O.N. (2007) Seasonal correlations of elemental and omega-3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir. *Aquatic Ecology*, 41(1): 9–23
- Golubkov S.M., Shadrin N.V., Golubkov M.S., Balushkina E.V., Litvinchuk L.F. (2018) Food chains and their dynamics in ecosystems of shallow lakes with different water salinities. *Russian Journal of Ecology*, 49(5): 442–448
- Gozlan R.E., Karimov B.K., Zadereev E., Kuznetsova D., Brucet S. (2019) Status, trends, and future dynamics of freshwater ecosystems in Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 9(1): 78–94
- Gutierrez M.F., Tavşanoğlu Ü.N., Vidal N., Yu J., Teixeira-de Mello F., Çakiroglu A.I., He H., Liu Z., Jeppesen E. (2018) Salinity shapes zooplankton communities and functional diversity and has complex effects on size structure in lakes. *Hydrobiologia*, 813(1): 237–255
- Jeppesen E., Nöges P., Davidson T.A., Haberman J., Nöges T., Blank K., Lauridsen T.L., Søndergaard M., Sayer C., Laugaste R., Johansson L.S., Bjerring R., Amsinck S.L. (2011) Zooplankton as indicators in lakes – a plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1): 279–297
- Kalacheva G.S., Gubanov V.G., Gribovskaya I.V., Gladchenko I.A., Zinenko G.K., Savitsky S.V. (2002) Chemical analysis of Lake Shira water (1997–2000). *Aquatic Ecology*, 36: 123–141
- Khlebovich V.V. (1969) Aspects of animal evolution related to critical salinity and internal state. *Marine Biology*, 2(4): 338–345
- Langbein W.B. (1961) *Salinity and hydrology of closed lakes: A study of the long-term balance between input and loss of salts in closed lakes*. Washington, US Government Printing Office, 20 p.
- Lin Q., Xu L., Hou J., Liu Z., Jeppesen E., Han B.-P. (2017) Responses of trophic structure and zooplankton community to salinity and temperature in Tibetan Lakes: Implication for the effect of climate warming. *Water Research*, 124: 618–629
- Makhutova O.N., Shulepina S.P., Sharapova T.A., Kolmakova A.A., Glushchenko L.A., Kravchuk E.S., Gladyshev M.I. (2018) Intraspecies variability of fatty acid content and composition of a cosmopolitan benthic invertebrate, *Gammarus lacustris*. *Inland Waters*, 8(3): 356–367
- McCauley E., Murdoch W.W. (1987) Cyclic and stable populations: plankton as paradigm. *American Naturalist*, 129(1): 97–121
- Micklin P. (2007) The Aral Sea disaster. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 35: 47–72
- Oglesby R.T., Schaffner W.R. (1978) Phosphorus loadings to lakes and some of their responses. Part 2. Regression models of summer phytoplankton standing crops, winter total P, and transparency of New York lakes with known phosphorus loadings. *Limnology and Oceanography*, 23(1): 135–145

- Parnachev V.P., Degermendzhy A.G. (2002) Geographical, geological and hydrochemical distribution of saline lakes in Khakasia, Southern Siberia. *Aquatic Ecology*, 36(2): 107–122
- Rogozin D., Zadereev E., Prokopkin I., Tolomeev A., Barkhatov Y., Khromechek E., Degermendzhi N., Drobotov A., Degermendzhi A. (2017a) Comparative study of the stability of stratification and the food web structure in the meromictic lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Ecology of meromictic lakes*. Springer, Cham, p. 89–124
- Rogozin D.Y., Pulyayevskaya M.V., Zuev I.V., Makhutova O.N., Degermendzhi A.G. (2011) Growth, diet and fatty acid composition of Gibel carp *Carassius gibelio* in Lake Shira, a brackish water body in Southern Siberia. *Journal of Siberian Federal University. Biology*, 4(1): 86–103
- Rogozin D.Y., Tarnovsky M.O., Belolipetskii V.M., Zykov V.V., Zadereev E.S., Tolomeev A.P., Drobotov A.V., Barkhatov Y.V., Gaevsky N.A., Gorbaneva T.B., Kolmakova A.A., Degermendzhi A.G. (2017b) Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): possible reasons and ecosystem response. *Limnologia*, 66: 12–23
- Rogozin D.Y., Zykov V.V., Ivanova E.A., Anufrieva T.N., Barkhatov Y.V., Khromechek E.B., Botvich I.Y. (2018) Meromixis and seasonal dynamics of vertical structure of lake Uchum (South Siberia). *Contemporary Problems of Ecology*, 11(2): 195–206
- Schuytema G.S., Nebeker A.V., Stutzman T.W. (1997) Salinity tolerance of *Daphnia magna* and potential use for estuarine sediment toxicity tests. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 33(2): 194–198
- Shadrin N.V., Anufrieva E.V. (2020) Structure and trophic relations in hypersaline environments. *Biology Bulletin Reviews*, 10: 48–56
- Sigua G.C., Williams M.J., Coleman S.W., Starks R. (2006) Nitrogen and phosphorus status of soils and trophic state of lakes associated with forage-based beef cattle operations in Florida. *Journal of Environmental Quality*, 35(1): 240–252
- Shadrin N., Yakovenko V., Anufrieva E. (2020) *Gammarus aequicauda* and *Moina salina* in the Crimean saline waters: New experimental and field data on their trophic relation. *Aquaculture Research*, 51(8): 3091–3099
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W., Duncan A. (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie*, 106(4): 433–471
- Sommer U., Sommer F. (2006) Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top–down controls on freshwater and marine phytoplankton. *Oecologia*, 147(2): 183–194
- Williams W.D. (2002) Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025. *Environmental Conservation*, 29(2): 154–167
- Zadereev E., Lipka O., Karimov B., Krylenko M., Elias V., Pinto I.S., Alizade V., Anker Y., Feest A., Kuznetsova D., Mader A., Salimov R., Fischer M. (2020) Overview of past, current and future ecosystem and biodiversity trends of inland saline lakes of Europe and Central Asia. *Inland Waters*, 10(4): 438–452
- Zadereev E.S., Tolomeyev A.P., Drobotov A.V., Emelianova A.Y., Gubanov M.V. (2010) The vertical distribution and abundance of *Gammarus lacustris* in the pelagic zone of the meromictic lakes Shira and Shunet (Khakassia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 531–539

DOI 10.17516/1997-1389-0345

УДК 574.523

Measuring Alloxanthin as a Proxy Approach in a Study of Trophic Relationships between Zooplankton and Cryptophyte Algae in Lake Shira

Yuri V. Barkhatov^{*a},
Vladimir V. Zykov^a, Elena B. Khromechek^a,
Igor G. Prokopkin^a and Denis Y. Rogozin^{a, b}

^a *Institute of Biophysics*

FRC «Krasnoyarsk Science Center SB RAS»

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b *Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 01.10.2020, received in revised form 1.04.2021, accepted 15.05.2021

Abstract. Cryptophyte algae are an important trophic link in many aquatic ecosystems, but they remain insufficiently studied in terms of trophic interactions with other components of ecosystems. They are better quality food than most other algae and, therefore, can be subject to selective grazing by zooplankton; thus, direct measurements of the dynamics of their concentration in lakes may give very low productivity indicators. One way to assess the consumption of cryptophyte algae by zooplankton is to determine the content of alloxanthin, a carotenoid specific for cryptophyte algae, in zooplankton. The present study investigated the alloxanthin content of sedimentary silts, sedimentation traps, and zooplankton of Lake Shira using high performance liquid chromatography. A significant correlation was found between the abundance of some zooplankton species capable of consuming cryptophyte algae and the flux of precipitated alloxanthin recorded in sedimentation traps. Analysis of zooplankton samples (the largest contribution to the biomass of which was made by the copepod *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885)) for the content of carotenoids during the spring-summer season showed the presence of alloxanthin amounts reaching 80 µg/g, which decreased by the end of the season, and that correlated with the biomass of cryptophyte algae in the lake. Carotenoids associated with other groups of algae were observed in considerably smaller amounts. Thus, the copepod *A. salinus* exhibits high selective consumption of cryptophyte algae, which may serve as a confirmation of a close trophic relationship between them.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: barkh@ibp.ru

ORCID: 0000–0003–4547–0439 (Barkhatov Yu.); 0000–0002–9350–2936 (Rogozin D.); 0000–0002–3382–9339 (Zykov V.); 0000–0002–4546–885X (Prokopkin I.)

Keywords: Cryptophyte algae, zooplankton, alloxanthin.

Acknowledgements. The authors are grateful to F.F. Kozlov, A.V. Drobotov, A.P. Tolomeev and E.S. Zadereev for their assistance during field studies.

The present study was funded by RFBR and Krasnoyarsk Krai Government and the Krasnoyarsk Regional Fund of Science, Project Number 19–44–240002.

Citation: Barkhatov Y. V., Zykov V. V., Khromechek E. B., Prokopkin I. G., Rogozin D. Y. Measuring alloxanthin as a proxy approach in a study of trophic relationships between zooplankton and cryptophyte algae in Lake Shira. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 154–167. DOI: 10.17516/1997-1389-0345

Каротиноид аллоксантин как индикатор трофической связи зоопланктона с криптофитовыми водорослями в озере Шира

**Ю. В. Бархатов^а, В. В. Зыков^а,
Е. Б. Хромечек^а, И. Г. Прокопкин^а, Д. Ю. Рогозин^{а, б}**

^а *Институт биофизики
ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»
Российская Федерация, Красноярск*

^б *Сибирский федеральный университет
Российская Федерация, Красноярск*

Аннотация. Криптофитовые водоросли признаны важным трофическим звеном многих водных экосистем, однако остаются недостаточно изученными в плане трофических взаимодействий с другими компонентами экосистем. Они являются более качественной пищей, чем большинство других водорослей, и поэтому могут быть подвержены селективному выеданию со стороны зоопланктона. Следовательно, прямые измерения динамики их концентрации в озерах могут давать очень сильно заниженные показатели продукции. Одним из способов оценки потребления криптофитовых водорослей зоопланктоном служит определение содержания в нем специфического для криптонад каротиноида аллоксантина. В работе исследовалось содержание аллоксантина в осадочных илах, седиментационных ловушках и зоопланктоне озера Шира с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии. Была показана значимая корреляция между количеством некоторых видов зоопланктона, способных потреблять криптофитовые водоросли, и потоком осаждаемого аллоксантина, зафиксированным в седиментационных ловушках. Результат анализа проб зоопланктона (наибольший вклад в биомассу которого обеспечивал веслоногий рачок *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885)) на содержание каротиноидов в течение весенне-летнего сезона показал наличие аллоксантина в количестве до 80 мкг/г, снижающееся к концу сезона, что коррелировало с биомассой криптофитовых водорослей в озере. Каротиноиды, ассоциированные с другими группами водорослей, наблюдались в значительно меньшем

количестве. Это демонстрирует высокий уровень селективного потребления веслоногим рачком *A. salinus* криптофитовых водорослей и может служить подтверждением тесной трофической связи между ними.

Ключевые слова: криптофитовые водоросли, зоопланктон, аллоксантин.

Благодарности. Авторы благодарят сотрудников Института биофизики СО РАН Ф. Ф. Козлова, А. В. Дроботова, А. П. Толмеева, Е. С. Задереева за помощь в полевых работах.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Правительства Красноярского края, Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности в рамках научного проекта № 19–44–240002.

Цитирование: Бархатов, Ю. В. Каротиноид аллоксантин как индикатор трофической связи зоопланктона с криптофитовыми водорослями в озере Шира / Ю. В. Бархатов, В. В. Зыков, Е. Б. Хромечек, И. Г. Прокопкин, Д. Ю. Рогозин // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 154–167. DOI: 10.17516/1997-1389-0345

Введение

Характерной чертой многих стратифицированных водоемов является наличие многочисленной популяции криптофитовых водорослей или криптомонад (Cryptophyceae), адаптированной к низкому уровню освещенности в области хемоклина (Reynolds, 1992; Gervais, 1998). Представители семейства Cryptophyceae относятся к числу самых продуктивных жгутиконосцев в большинстве водных сред (Klaveness, 1988). Несмотря на небольшое видовое разнообразие (около 200 видов), криптофитовые водоросли характеризуются достаточно широкой экологической амплитудой, обитая как в пресных, так и в соленых водоемах (Науменко, 2014). Будучи источником незаменимых полиненасыщенных жирных кислот (Sushchik, 2008) и важным трофическим звеном многих солоноводных и пресноводных экосистем, они, тем не менее, остаются недостаточно изученными в плане трофических взаимодействий с другими компонентами экосистем.

Представляя собой одного из основных потребителей бактериальной биомассы хемоклина (Porter, 1988; Marshall, Laybourn-Parry, 2002), криптомонады сами служат источни-

ком пищи для множества других организмов, в основном неспособных к длительному существованию в условиях отсутствия кислорода. Это инфузории, коловратки, кладоцеры и копеподы (Knisely, Geller, 1986). В зоне хемоклина пресс зоопланктона на криптофитовые водоросли значительно уменьшается, поскольку их важнейшие потребители не способны мигрировать в слои с низким уровнем кислорода, однако в озерах, где практически вся популяция криптомонад находится вне сульфидной зоны, она, очевидно, подвергается активному выеданию. Также известно, что криптомонады являются более качественной пищей, чем большинство других водорослей (Sushchik, 2008), и могут быть подвержены селективному выеданию со стороны зоопланктона (Eilertsen et al., 1989; Gladyshev et al., 1999; Tonno et al., 2016), поэтому прямые измерения динамики их концентрации в озерах могут давать очень сильно заниженные показатели продукции. Отмечается высокое содержание питательных веществ в культурах криптофитовых водорослей. Они содержат до 64 % сухой массы белка с аспаратом, аланином, глутаматом, глицином, серином, лей-

цином и лизином в качестве основных аминокислот (Dunstan et al., 2005).

Активные потребители криптофитовых водорослей среди прочих – веслоногие ракообразные (копеподы) (Talling, 2003; Tonno et al., 2016). Потребление такой питательной пищи ведет к более быстрому росту и ускоряет размножение копепод. Веслоногие ракообразные могут быть избирательными в потребляемой ими пище (Head, Harris, 1994; Meyer-Harms et al., 1999), и поэтому состав сообщества фитопланктона не обязательно отражается в содержании их кишечника. Эта особенность используется в определении спектра питания зоопланктона путем анализа содержания характерных для различных групп фитопланктона пигментов в кишечниках веслоногих рачков (McLeroу-Etheridge, McManus, 1999; Antajan, Gasparini, 2004; Oechsler-Christensen et al., 2012; Tonno et al., 2016; D'Souza, Gauns, 2018). Также веслоногие рачки способны накапливать эти пигменты (каротиноиды) в тканях своего организма, что связывают в основном со способом защиты копепод от ультрафиолетовой радиации (Hairston, 1976; Sommaruga, 2010).

Одним из озер, в котором присутствует значительная популяция Cryptophyceae (*Rhodomonas salina* (Wislouch, 1924), ранее – *Cryptomonas salina*), а доминирующим видом зоопланктона является веслоногий рачок *Arctodiaptomus salinus* (Daday, 1885), считают озеро Шира (Республика Хакасия) (N54°30' E90°11') (Rogozin et al., 2017). Шира представляет собой меромиктическое соленое озеро с площадью поверхности 35,9 км² и максимальной глубиной 24 м (Degermendzhy et al., 2010). Концентрация растворенной соли в миксолимнионе колеблется с глубиной от 11,5 до 14,5 г/л, снижаясь до 9,5 г/л вблизи поверхности после таяния льда в мае. Трофический статус озера Шира оценивается как мезотрофный. Хемоклин в летние месяцы

обычно располагается на глубине 13–16 м (Rogozin et al., 2009). В 2015–2016 годах произошло временное разрушение меромиксии озера, сопровождающееся значительными изменениями биомассы всех компонентов его экосистемы, в том числе криптофитовых водорослей, увеличивших свою численность в сотни раз (Rogozin et al., 2017).

Каротиноид аллоксантин хорошо известный таксономический маркер Cryptophyceae в природных водоемах (Leavitt, 1993; Antajan, Gasparini, 2004). Лютеин – характерный пигмент зеленых водорослей и высшей водной растительности, зеаксантин часто встречается у цианобактерий (Leavitt, 1993). Оба этих пигмента присутствуют в донных отложениях озера Шира, как и аллоксантин (Rogozin et al., 2011), и имеют схожую временную динамику. И зеленые водоросли, и цианобактерии постоянно присутствуют в фитопланктоне озера (Gaevisky et al., 2002).

В данной работе мы в первую очередь исследовали корреляционные связи потока осаждающегося на дно аллоксантина и биомассы различных компонентов экосистемы пелагиали озера Шира за период 2012–2017 годов. Конечной целью работы было определение трофической связи зоопланктона озера и криптофитовых водорослей и проверка гипотезы о возможности их селективного выедания. Для этого мы определяли содержание аллоксантина путем хроматографического анализа непосредственно в составе тканей зоопланктона озера Шира в течение весенне-летнего сезона 2020 года одновременно с мониторингом всех групп зоопланктона и криптофитовых водорослей в пелагиали озера.

Материалы и методы

Из центральной зоны озера Шира (N54°30'23.2" E90°11'17.8") зоопланктон отбирали в течение весенне-летнего сезона

с помощью зоопланктонной сети Джеди (82 мкм). Отбор проводили 15.05.2020, 26.06.2020 и 20.08.2020 с глубины 1–5 м. Отфильтрованный зоопланктон (большую часть которого по массе составляли рачки *A. salinus*) частично сразу замораживали, а частично экспонировали в течение суток в небольшом количестве озерной воды, взятой с того же горизонта в то же время, что исключало для зоопланктона возможность полноценного питания, но давало возможность опорожнения кишечника, после чего тоже замораживали. Замороженные пробы впоследствии использовали для хроматографического анализа на каротиноид аллоксантин, а также на каротиноиды лютеин и зеаксантин, которые считаются трофическими маркерами зеленых водорослей и цианобактерий соответственно. Пигментный анализ проводился по адаптированной методике (Wright et al., 1991) аналогично (Zykov et al., 2012). Образец рачков весом 2–4 г перемещали в отдельную пробирку-фалькон объемом 15 мл и заливали 10 мл 90 %-го водного раствора ацетона. Экстракцию пигментов проводили при температуре минус 20 °C в течение суток. Затем экстракты центрифугировали при 6000 g в течение 10 мин, супернатант извлекали и до анализа хранили в темном месте при температуре минус 20 °C. HPLC-анализ производили на установке Agilent 1200 с DAD-детектором, хроматографическое разделение осуществляли по модифицированной методике Wright et al. (1991) на колонке Eclipse XDB-C18 (ср. диаметр частиц 5 микрон), линейные размеры – 4,6 на 150 мм, также использовали предколонку Eclipse XDB-C18 с линейными размерами 4,6 на 12,5 мм. Разделение производили при температуре 400 °C. Длина детектора 455 нм с шириной оптической щели 4 нм, референсный сигнал – 880 нм, ширина оптической щели 20 нм. Концентрацию каротиноидов

в пробе рассчитывали по площади пика хроматограммы с калибровкой на основе стандарта каротиноидов по методике, изложенной в (Zykov et al., 2012).

Поскольку для задачи хроматографического анализа необходимо было получать и использовать как можно большую биомассу, это делало невозможным дифференциацию видов зоопланктона в пробах, однако параллельно в те же числа (15.05.2020, 26.06.2020 и 20.08.2020) производили мониторинг вертикального распределения всех групп зоопланктона и была рассчитана биомасса копепод и коловраток в столбе воды.

Пробы зоопланктона и криптофитовых водорослей отбирали в центральной части озера шланговым пробоотборником с разных глубин с интервалом 1 м от поверхности до нижней границы кислородного слоя. Пробы непосредственно после отбора фиксировали раствором Кузьмина (10 г йодида калия, 50 мл водяного дистиллята, 5 г йода, 5 мл хромовой кислоты (1 %), 10 мл уксусной кислоты, 80 мл формалина (40 %) (1 %) конечная концентрация) (Кузьмин, 1975). Перед подсчетом образцы концентрировали методом отстаивания (Hasle, 1978) от 1000 мл до примерно 50 мл. Криптофитовые водоросли подсчитывали в камере Фукса-Розенталя под световым микроскопом с использованием 10 псевдоповторностей. Определение биомассы криптофитовых водорослей осуществлялось методом клеточного объема согласно (Радченко и др., 2010). Концентрацию зоопланктона определяли подсчетом в камере Богорова с использованием всего объема пробы. Расчет биомассы зоопланктона осуществлялся согласно уравнению зависимости массы тела зоопланктона от его длины (Тевяшова, 2009) по среднему размеру организма в популяции озера Ши́ра.

Седиментационные ловушки представляли собой открытые с верхнего конца по-

липропиленовые цилиндры длиной 580 мм, диаметром 103 мм с прозрачным дном из плексигласа. Ловушки экспонировались на глубине 20 м в анаэробной зоне, в центральной глубоководной части озера. При постановке точное местонахождение каждой ловушки фиксировали с помощью GPS (N 54.30.350, E 90.11.350) (Rogozin et al., 2017). На одном горизонте устанавливали две ловушки, данные по которым усредняли. Ловушки размещали на одном капроновом шнуре, установленном на якоре, с бумом на верхнем конце для придания шнуру вертикального положения. Буй располагался на глубине 2–3 м от поверхности воды для снижения воздействия волн, а также во избежание вмораживания в лед.

Ловушки экспонировались без сигнального буйка, а извлекались методом траления.

Точные даты постановки и выемки ловушек приведены в табл. 1. В марте ловушки устанавливали через отверстие во льду. Поскольку извлечь ловушку в марте из-под льда было невозможно, мы поступали следующим образом: ловушка, установленная в октябре перед ледоставом, извлекалась в мае одновременно с ловушкой, установленной в марте. Разность содержимого ловушки «октябрь-май» и ловушки «весна» интерпретировалась как осадочный поток в период октябрь-март.

После извлечения из воды и транспортировки на берег ловушки выдерживали в вертикальном положении 4 ч, затем сливали

Таблица 1. Даты установки и выемки седиментационных ловушек в озере Шира за период 2012–2017 годов и рассчитанные потоки аллоксантина

Table 1. Dates of installation and removal of sedimentation traps in Lake Shira over the period of 2012–2017 and calculated fluxes of alloxanthin

Дата постановки	Дата выемки	Время экспозиции, сут	Поток на дно пигмента аллоксантина, мг/(м ² сут)
14.03.2012	26.05.2012	73	0,067
27.05.2012	07.07.2012	41	0,157
08.07.2012	04.09.2012	58	0,136
04.09.2012	24.10.2012	50	0,144
24.10.2012	16.03.2013	143	0,023
16.03.2013	31.05.2013	76	0,073
31.05.2013	08.07.2013	38	0,166
10.07.2013	03.09.2013	55	0,197
04.09.2013	23.10.2013	49	0,174
24.10.2013	13.03.2014	140	0,049
13.03.2014	26.05.2014	74	0,097
28.05.2014	09.07.2014	42	0,274
10.03.2016	25.05.2016	76	0,080
25.05.2016	03.08.2016	70	0,339
06.08.2016	16.10.2016	71	0,248
16.10.2016	11.03.2017	146	0,050
11.03.2017	27.05.2017	77	0,103
27.05.2017	04.08.2017	69	0,162
04.08.2017	24.10.2017	81	0,189

верхнюю часть воды через сливные отверстия, расположенные на уровне 100 мм от дна. Остаток тщательно размешивали в оставшемся объеме воды, равном 900 мл, полученную суспензию переливали в пластиковые емкости, герметично закрывали без пузырька воздуха и хранили в герметичных пластиковых бутылках без воздуха в темноте при 4 °C.

Для анализа каротиноидов (включая аллоксантин) определенный объем суспензии фильтровали через стекловолоконный фильтр GF/F и высушивали в темноте при комнатной температуре, а затем хранили фильтры при минус 20 °C в герметично запечатанных полиэтиленовых пакетах. Экстракцию каротиноидов из материала ловушек и их анализ с помощью высокоэффективной жидкостной хроматографии проводили, как описано Зыковым с соавторами (Zykov et al., 2012).

Седиментационный поток рассчитывали по формуле

$$F = \frac{M}{S \Delta t}, \quad (1)$$

где F – поток (г м⁻² сут⁻¹); M – масса аллоксантина в ловушке (г); S – площадь захвата ловушки, равная 0,00832 м²; Δt – длительность экспозиции ловушки (сут).

Корреляционный анализ проводили между рассчитанным седиментационным потоком аллоксантина и численностью в столбе воды зоопланктона и криптофитовых водорослей, отобранных в даты конца периода экспонирования седиментационных ловушек.

Результаты и обсуждение

В 2012–2014 и 2016–2017 годах в озере экспонировались седиментационные ловушки, предназначенные для определения потока биогенных веществ, осаждаемых в придонную область в различные сезоны. В ловушках также определялись пигменты, в том

числе таксономический маркер криптофитовых водорослей аллоксантин, и был рассчитан его суточный поток (табл. 1). В донных илах содержание аллоксантина оценивалось ранее (Zykov et al., 2012) и составляло порядка 100 мкг/г сухого вещества в верхних слоях. Однако динамика криптофитовых водорослей, непосредственно наблюдаемая в 2012–2020 годах в озере Шира, не показывает достоверной корреляции с содержанием аллоксантина как в донных отложениях, так и в осадочных ловушках. Такая корреляция найдена только между содержанием аллоксантина в осадочных ловушках и численностью некоторых видов зоопланктона – веслоногого рачка *A. salinus* и коловратки *Hexarthra* sp. (рис. 1). Для другой присутствующей в озере коловратки *Brachionus plicatilis* (Müller, 1786) достоверной корреляции с содержанием аллоксантина в осадочных ловушках не наблюдается. Коэффициент корреляции Пирсона составляет 0,63 для копепода *A. salinus* и 0,65 для коловратки *Hexarthra* sp. и является достоверным для уровня 0,95. Таким образом, эти положительные достоверные корреляции косвенно могут свидетельствовать, что эти организмы служат потребителями источника аллоксантина в озере, то есть криптомонад *R. salina*, в значительных количествах.

Вертикальные распределения веслоногого рачка *A. salinus* и коловраток *Hexarthra* sp. и *B. plicatilis* (рис. 2) в 2020 году характерны для озера и близки к таковым в предыдущие годы наблюдений. Они более или менее равномерно распределены по всей кислородной зоне. Численность *A. salinus* достаточно стабильна весь сезон и составляет от 15 до 40 экз/л, число коловраток возрастает к концу лета и достигает 80 экз/л в основном за счет *B. plicatilis*. Согласно полученным вертикальным распределениям рассчитана биомасса копепод и коловраток в столбе воды (рис. 3).

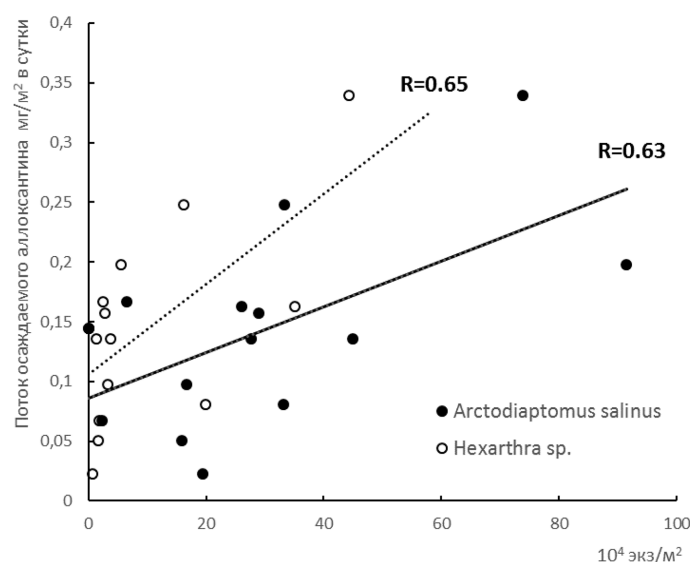


Рис. 1. Связь численности *Arctodiaptomus salinus* и *Hexarthra* sp. в озере Шира и потока осаждаемого аллоксантина за период 2012–2017 гг. R – коэффициент корреляции Пирсона

Fig. 1. Relationship between the abundance of *Arctodiaptomus salinus* and *Hexarthra* sp. in Lake Shira and the flux of precipitated alloxanthin for the period of 2012–2017. R is Pearson's correlation coefficient

Во все даты наибольший вклад в биомассу зоопланктона обеспечивал веслоногий рачок *A. salinus*.

Криптофитовые водоросли *R. salina* во все даты присутствуют практически во всех тех же горизонтах, что и их потенциальные потребители – копеподы и коловратки (рис. 2). Их вертикальное распределение показывает максимальную численность в начале сезона с заглубленным пиком и более ровное распределение в начале и конце лета (рис. 2) с достаточно сильным снижением биомассы в столбе воды к августу, от почти 1 до менее 0,3 г/м² (рис. 3). Хотя можно наблюдать некоторое подобие отдельных пиков распределения криптофитовых водорослей с распределением зоопланктона, достоверной корреляции между этими распределениями не наблюдается.

Результаты определения пигментов в пробах зоопланктона представлены на рис. 4. Прежде всего, видно, что аллоксантина, связанного с криптофитовыми во-

дорослями, в экстрактах зоопланктона в любой из проб либо значительно больше, либо столько же, по сравнению с пигментами зеленых водорослей и цианобактерий. Тогда как последних в озере Шира обычно как минимум на порядок больше по биомассе, чем криптофитовых водорослей (биомасса зеленых водорослей и цианобактерий в столбе воды – до 25 г/м² (Gaevsky et al., 2002), криптофитовых водорослей – менее 1 г/м² (см. рис. 3). Также мы наблюдаем снижение содержания аллоксантина в зоопланктоне в летний период относительно весеннего, что соответствует снижению общей биомассы криптофитовых водорослей в озере в этот период (рис. 3 и 4). Наконец, содержание аллоксантина в «голодных» рачках с опорожненными кишечниками выше, чем у рачков с кишечниками полными (рис. 4), что показывает активное накопление пигмента в теле рачка.

На рис. 3 и 4 видно, что относительное уменьшение биомассы криптонад и увеличение массы зоопланктона соответствует

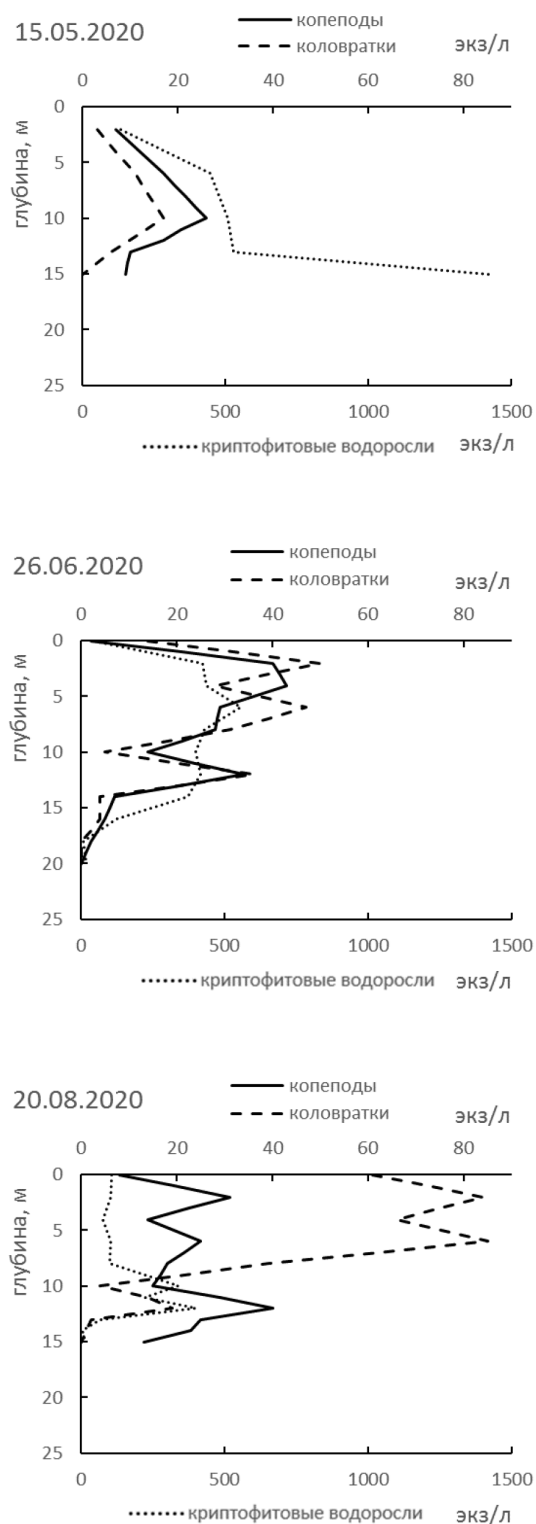


Рис. 2. Вертикальное распределение численности копепод и коловраток (верхняя ось) и криптофитовых водорослей (нижняя ось) в пелагиальной зоне озера Шира в 2020 году

Fig. 2. Vertical distribution of the abundance of copepods and rotifers (upper axis) and cryptophyte algae (lower axis) in the pelagic zone of Lake Shira in 2020

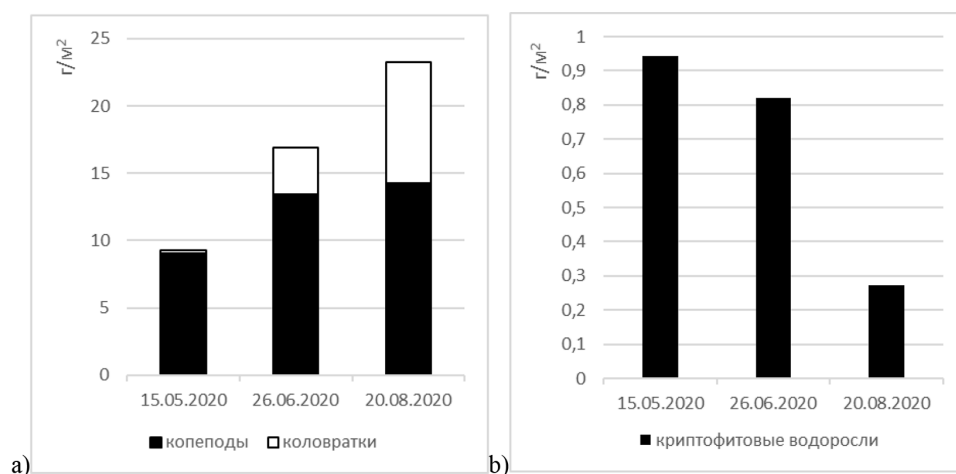


Рис. 3. Биомасса зоопланктона (а) и криптофитовых водорослей (б) в столбе воды озера Шира в весенне-летний сезон 2020 года

Fig. 3. Biomass of zooplankton (a) and cryptophyte algae (b) in the water column of Lake Shira in the spring-summer season of 2020

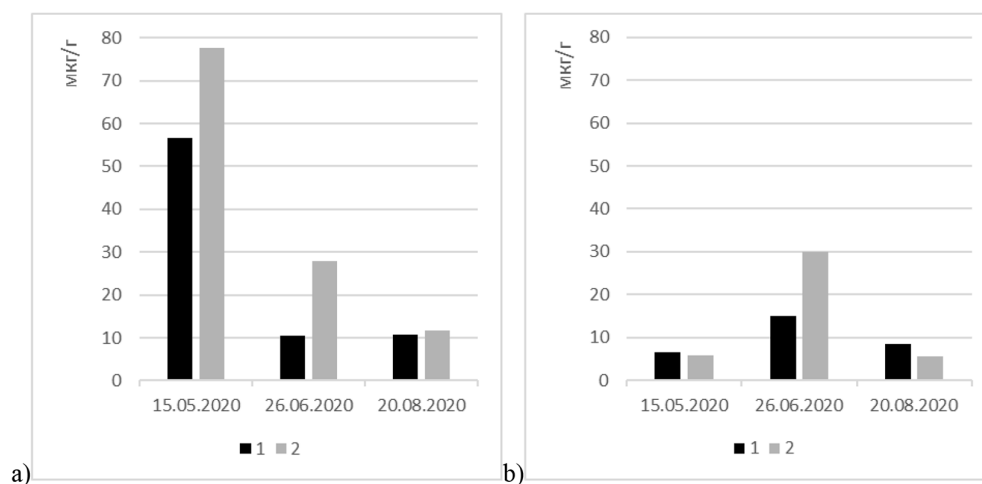


Рис. 4. Содержание каротиноидов аллоксантина (а) и лютеина и зеаксантина (б) в зоопланктоне из озера Шира сразу после отбора из природной среды (1) и после содержания в течение суток без доступа к пище (2)

Fig. 4. The content of carotenoids alloxanthin (a) and lutein and zeaxanthin (b) in zooplankton from Lake Shira immediately after sampling from the natural environment (1) and after keeping for 24 hours without access to food (2)

меньшему содержанию аллоксантина в тканях зоопланктона. Такая зависимость, среди других возможных гипотез, может объясняться селективным выеданием криптонад зоопланктоном, поскольку при меньшем содержании криптонад в среде веслоногие

рачки уже не могут накапливать аллоксантин в достаточном для себя количестве. Отсутствие же корреляции между содержанием аллоксантина в осадочных илах и седиментационных ловушках и численностью криптофитовых водорослей может говорить о том,

что практически весь вырабатываемый *R. salina* аллоксантин перехватывается зоопланктоном, то есть почти вся популяция криптофитовых водорослей в озере выедается, а в седиментационные ловушки и донные осадки попадает в составе тел мертвого зоопланктона.

Полученные нами данные в целом согласуются с результатами других исследований. Так, в озере Выртсъярв веслоногие ракообразные (в основном *Cyclops kolensis*) предпочтительно потребляли криптофиты (идентифицируемые по аллоксантину в содержимом кишечника) в более холодные периоды, а в более теплые предпочитали диатомовые и зеленые водоросли (определяемые по диатоксантину и лютеину соответственно) (Tonno et al., 2016). Descy et al. (1999) описали эксперимент с кормлением *Diaptomus minutus* водорослевым сообществом, состоящим из равной биомассы диатомовых, криптонад и зеленых водорослей, в котором криптонады и диатомовые потреблялись более интенсивно, чем зеленые. В исследовании (Antajan, Gasparini, 2004) аллоксантин всегда обнаруживался в экстрактах веслоногих рачков, обитающих в морской воде, но не было обнаружено корреляции с аллоксантином в воде и не наблюдалось значительного потребления Cryptophyceae. Из этого был сделан вывод, что аллоксантин может накапливаться рачками в тканях организма в течение долгого времени и его наличие не подходит для количественной или качественной оценки потребления криптофитовых в текущий момент.

Накопление аллоксантина (и вообще каротиноидных пигментов) у копепод часто описывается как пластическая адаптация, обеспечивающая фотозащиту от ультрафиолетового излучения. Некоторые исследования ставят эту гипотезу под сомнение. Например, Schneider et al. (2016) сообщают о максимумах

содержания каротиноидов зимой, когда ультрафиолетовое излучение низкое, и вводят предположение, что такое накопление связано с метаболизмом липидов и антиоксидантной функцией каротиноидов, а не с фотозащитой, и что сезонные изменения содержания каротиноидов в тканях копепод связаны с циклом воспроизводства (Schneider et al., 2017).

Существуют данные и о том, что метод пигментного хроматографического анализа в исследовании питания копепод нужно использовать с осторожностью. Так, у (Descy et al., 1999) реальное потребление водорослей в экспериментах с кормлением *Diaptomus minutus* водорослевым сообществом не коррелировало с содержанием маркеров этих водорослей в кишечниках веслоногих рачков, причем именно маркер криптофитовых аллоксантин наблюдался в кишечниках постоянно. В этом исследовании также отмечается, что каротиноиды могут разрушаться, находясь в кишечниках копепод и аллоксантин наименее подвержен такому разрушению. Подобное утверждают и Pandolfini et al. (2000): пигментные профили экстрактов кишечника плохо отражали диету копепод. McLeroy-Etheridge, McManus (1999) описывают значительную вариабельность разрушения различных пигментов в кишечниках копепод в зависимости как от видов водорослей, так и от способа кормления веслоногих рачков. Antajan, Gasparini (2004) утверждают, что есть возможность преобразования веслоногими рачками в аллоксантин других потребленных каротиноидов. Тем не менее напомним, что источником аллоксантина в кишечниках и тканях копепод считаются только криптофитовые водоросли.

Заключение

Исследования содержания каротиноида аллоксантина в осадочных илах, седимен-

тационных ловушках, зоопланктоне озера Шира и анализ связей между ними показали, что существует высокая вероятность того, что криптофитовые водоросли в озере Шира селективно выедаются веслоногим рачком *A. salinus*.

Список литературы / References

- Кузьмин Г. В. (1975) Фитопланктон. *Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. Мордухай-Болтовской Ф. Д. (ред.) М., Наука, с. 73–87 [Kuzmin G. V. (1975) Phytoplankton. *Methods of ecosystem studies in inland waters*. Mordukhai-Boltovsky F. D. (ed.) Moscow, Nauka, p. 73–87 (in Russian)]
- Науменко Ю. В. (2014) Криптофитовые водоросли в водотоках и водоемах западной Сибири. *Растительный мир Азиатской России*, 1: 3–8 [Naumenko Yu. V. (2014) Cryptophyte algae in streams and water bodies of west Siberia. *Plant Life of Asian Russia* [Rastitelny mir aziatskoy Rossii], 1: 3–8 (in Russian)]
- Радченко И. Г., Капков В. И., Федоров В. Д. (2010) *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона*. М., Мordvinцев, 60 с. [Radchenko I. G., Kapkov V. I., Fedorov V. D. (2010) *Manual on collection and analysis of marine phytoplankton*. M., Mordvintsev, 60 p. (in Russian)]
- Тевяшова О. Е. (2009) *Сбор и обработка зоопланктона в рыболовных водоемах. Методическое руководство (с определением основных пресноводных видов)*. Ростов-на-Дону, Изд-во АзНИИРХ, 84 с. [Tevyashova O. E. (2009) *Collection and processing of zooplankton in fish-breeding reservoirs. Methodological guide (with the identification of the main freshwater species)*. Rostov-on-Don, Azov Research Institute of Fisheries, 84 p. (in Russian)]
- Antajan E., Gasparini S. (2004) Assessment of Cryptophyceae ingestion by copepods using alloxanthin pigment: a caution. *Marine Ecology Progress Series*, 274: 191–198
- D'Souza A. M., Gauns M. U. (2018) Temporal variability in copepod gut pigments over the central western continental shelf of India. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(1): 149–159
- Degermendzhy A. G., Zadereev E. S., Rogozin D. Y., Prokopkin I. G., Barkhatov Y. V., Tolomeev A. P., Khromechek E. B., Janse J. H., Mooij W. M., Gulati R. D. (2010) Vertical stratification of physical, chemical and biological components in two saline lakes Shira and Shunet (South Siberia, Russia). *Aquatic Ecology*, 44(3): 619–632
- Descy J. P., Frost T. M., Hurley J. P. (1999) Assessment of grazing by the freshwater copepod *Diaptomus minutus* using carotenoid pigments: a caution. *Journal of Plankton Research*, 21(1): 127–145
- Dunstan G. A., Brown M. R., Volkman J. K. (2005) Cryptophyceae and rhodophyceae; chemotaxonomy, phylogeny, and application. *Phytochemistry*, 66(21): 2557–2570
- Eilertsen H. C., Taasen J. P., Weslawski J. M. (1989) Phytoplankton studies in the fjords of west spitzbergen – physical-environment and production in spring and summer. *Journal of Plankton Research*, 11(6): 1245–1260
- Gaevsky N. A., Zotina T. A., Gorbaneva T. B. (2002) Vertical structure and photosynthetic activity of Lake Shira phytoplankton. *Aquatic Ecology*, 36(2): 165–178
- Gervais F. (1998) Ecology of cryptophytes coexisting near a freshwater chemocline. *Freshwater Biology*, 39(1): 61–78

- Gladyshev M. I., Temerova T. A., Dubovskaya O. P., Kolmakov V. I., Ivanova E. A. (1999) Selective grazing on *Cryptomonas* by *Ceriodaphnia quadrangula* fed a natural phytoplankton assemblage. *Aquatic Ecology*, 33(4): 347–353
- Hairton N. C. (1976) Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 73(3): 971–974
- Hasle G. R. (1978) The inverted-microscope method. *Phytoplankton manual*. Sournia A. (ed.) Paris, UNESCO, p. 88–96
- Head E. J. H., Harris L. R. (1994) Feeding selectivity by copepods grazing on natural mixtures of phytoplankton determined by HPLC analysis of pigments. *Marine Ecology Progress Series*, 110(1): 75–83
- Klaveness D. (1988) Biology and ecology of the Cryptophyceae: status and challenges. *Biological Oceanography*, 6(3–4): 257–270
- Knisely K., Geller W. (1986) Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. *Oecologia*, 69(1): 86–94
- Leavitt P. R. (1993) A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance. *Journal of Paleolimnology*, 9(2): 109–127
- Marshall W., Laybourn-Parry J. (2002) The balance between photosynthesis and grazing in Antarctic mixotrophic cryptophytes. *Freshwater Biology*, 47(11): 2060–2070
- McLeroy-Etheridge S. L., McManus G. B. (1999) Food type and concentration affect chlorophyll and carotenoid destruction during copepod feeding. *Limnology and Oceanography*, 44(8): 2005–2011
- Meyer-Harms B., Irigoien X., Head R., Harris R. (1999) Selective feeding on natural phytoplankton by *Calanus finmarchicus* before, during, and after the 1997 spring bloom in the Norwegian Sea. *Limnology and Oceanography*, 44(1): 154–165
- Oechsler-Christensen B., Jonasdottir S. H., Henriksen P., Hansen P. J. (2012) Use of phytoplankton pigments in estimating food selection of three marine copepods. *Journal of Plankton Research*, 34(2): 161–172
- Pandolfini E., Thys I., Leporcq B., Descy J. P. (2000) Grazing experiments with two freshwater zooplankters: fate of chlorophyll and carotenoid pigments. *Journal of Plankton Research*, 22(2): 305–319
- Porter K. G. (1988) Phagotrophic phytoflagellates in microbial food webs. *Hydrobiologia*, 159(1): 89–97
- Reynolds C. S. (1992) Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Ergebnisse der Limnologie*, 35: 13–31
- Rogozin D. Y., Tarnovsky M. O., Belolipetskii V. M., Zykov V. V., Zadereev E. S., Tolomeev A. P., Drobotov A. V., Barkhatov Y. V., Gaevsky N. A., Gorbaneva T. B., Kolmakova A. A., Degermendzhi A. G. (2017) Disturbance of meromixis in saline Lake Shira (Siberia, Russia): Possible reasons and ecosystem response. *Limnologica*, 66: 12–23
- Rogozin D. Y., Zykov V. V., Chernetsky M. Y., Degermendzhy A. G., Gulati R. D. (2009) Effect of winter conditions on distributions of anoxic phototrophic bacteria in two meromictic lakes in Siberia. *Aquatic Ecology*, 43(3): 661–672
- Rogozin D. Y., Zykov V. V., Kalugin I. A., Daryin A. V., Degermendzhy A. G. (2011) Carotenoids of phototrophic organisms in bottom sediments of meromictic Lake Shira (Siberia, Russia) as an indicator of past stratification. *Doklady Biological Sciences*, 439: 228

Schneider T., Grosbois G., Vincent W.F., Rautio M. (2016) Carotenoid accumulation in copepods is related to lipid metabolism and reproduction rather than to UV-protection. *Limnology and Oceanography*, 61(4): 1201–1213

Schneider T., Grosbois G., Vincent W.F., Rautio M. (2017) Saving for the future: Pre-winter uptake of algal lipids supports copepod egg production in spring. *Freshwater Biology*, 62(6): 1063–1072

Sommaruga R. (2010) Preferential accumulation of carotenoids rather than of mycosporine-like amino acids in copepods from high altitude Himalayan lakes. *Hydrobiologia*, 648(1): 143–156

Sushchik N.N. (2008) Role of essential fatty acids in trophometabolic interactions in the freshwater ecosystems (a review). *Zhurnal Obshchei Biologii*, 69(4): 299–316

Talling J.F. (2003) Phytoplankton-zooplankton seasonal timing and the 'clear-water phase' in some English lakes. *Freshwater Biology*, 48(1): 39–52

Tonno I., Agasild H., Koiv T., Freiberg R., Noges P., Noges T. (2016) Algal diet of small-bodied crustacean zooplankton in a cyanobacteria-dominated eutrophic lake. *Plos One*, 11(4): e0154526

Wright S.W., Jeffrey S.W., Mantoura R.F.C., Llewellyn C.A., Bjornland T., Repeta D., Welschmeyer N. (1991) Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine-phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 77(2–3): 183–196

Zykov V.V., Rogozin D.Y., Kalugin I.A., Dar'in A.V., Degermendzhi A.G. (2012) Carotenoids in bottom sediments of lake Shira as a paleoindicator for reconstruction of Lake States in Khakassiya, Russia. *Contemporary Problems of Ecology*, 5(4): 434–442

DOI 10.17516/1997-1389-0336

УДК 593.8:591.13

Spatial Distribution, Population Structure, and Predatory Impact of Gelatinous Predators on Zooplankton Community in Inshore Waters off Crimean Coast of the Black Sea

Galina A. Finenko*,
Boris E. Anninsky and Natalya A. Datzyk
*A.O. Kovalevsky Institute of Biology
of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russian Federation*

Received 25.05.2018, received in revised form 11.12.2020, accepted 02.03.2021, published online 19.03.2021

Abstract. The study reports the data on the distribution and predatory impact of the gelatinous macroplankton on mesozooplankton in the inshore waters of Crimea in April 2016. In the study areas, gelatinous macroplankton comprised Scyphomedusae *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) and three ctenophore species (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, *Beroe ovata* Bruguire, 1789, and *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776). The biomass of *A. aurita* dominated everywhere and varied from ~ 62 to 330 g·m⁻² in different areas. The largest *A. aurita* biomass was observed in the South Coast of Crimea and the smallest in Karkinitzky Bay, where the number of jellyfish was high, suggesting the predominance of small individuals in the population. The size structure of *A. aurita* population differed by region: the proportion of large animals increased from the West to the East. The abundance and biomass of *M. leidyi* were rather low: 0.33–1.45 ind·m⁻² and 1–51.7 g·m⁻², respectively (the exception was the position in the Kerch Strait, where *M. leidyi* abundance reached 2 ind. m⁻² and biomass 126.3 g·m⁻²); that species occurred only at 33–45 % of the stations (the exception was Karkinitzky Bay – 17 %), with the maximum values in the South Coast of Crimea. Large, 55–70-mm, adult individuals predominated. *P. pileus* biomass was lower than the biomass of *A. aurita* and *M. leidyi* in all areas, but its abundance was much higher. The daily rations of *A. aurita* varied widely both in the entire area and from one region to another. The daily ration values correlated with the carbon content in *A. aurita* body. The predation pressure of *A. aurita* on zooplankton in the inshore waters of Crimea was very low and did not result in a crucial decrease in mesozooplankton abundance. The effect of *M. leidyi*, even with its low abundance and biomass, was much stronger.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: gfinenko@gmail.com

ORCID: 0000-0002-3303-0906 (Finenko G.); 0000-0001-9614-9392 (Anninsky B.); 0000-0002-8113-8786 (Datzyk N.)

Keywords: gelatinous zooplankton, *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi*, *Pleurobrachia pileus*, abundance, biomass, daily ration, consumption.

Acknowledgements. The study was performed to fulfil the Government Assignment given to IBSS «Functional, metabolic, and toxicological aspects of the existence of aquatic organisms and their populations in biotopes with different physicochemical conditions» (R&D reference number 121041400077-1) and the project funded by RFBR and the city of Sevastopol p_a 18–44–920022 «Response of the Black Sea pelagic system to climate change in the region (in the case study of jellyfish, ctenophores, and small pelagic fishes)».

Citation: Finenko G. A., Anninsky B. E., Datzky N. A. Spatial distribution, population structure, and predatory impact of gelatinous predators on zooplankton community in inshore waters off Crimean coast of the Black sea. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 168–181. DOI: 10.17516/1997-1389-0336

Пространственное распределение, структура популяций желателых хищников и пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах Крымского побережья Черного моря

Г. А. Финенко, Б. Е. Аннинский, Н. А. Дацык
ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь

Аннотация. Приводятся данные по распределению и хищничеству желателого макропланктона на шельфе Крыма в апреле 2016 г. В районах исследований желателый макропланктон был представлен сцифомедузой *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и тремя видами гребневиков (*Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865, *Beroe ovata* Bruguiere, 1789, *Pleurobrachia pileus* (O. F. Müller, 1776)). *A. aurita* всюду доминировала по биомассе, изменявшейся в пределах от ~62 до 1330 г·м⁻² в разных районах. Максимальная биомасса медуз *A. aurita* отмечена в районе Южного берега Крыма, минимальная – в районе Каркинитского залива, что при высокой численности говорит о преобладании в популяции мелких животных. Размерная структура популяции *A. aurita* различалась по районам с увеличением доли крупных медуз с запада на восток. Гребневик *M. leidyi* при небольшой численности (0,33–1,45 экз·м⁻²) и биомассе (<1–51,7 г·м⁻²) (исключение – станция в Керченском проливе, где численность составляла 2 экз·м⁻², а биомасса – 126,3 г·м⁻²) встречался в Черном море лишь на 33–45 % станций (исключение – Каркинитский залив –17 %). В популяции преобладали крупные взрослые животные 55–70 мм. Биомасса *P. pileus* во всех районах была ниже биомассы *A. aurita* и *M. leidyi* при значительно более высокой его численности. Суточные рационы *A. aurita* варьировали в широких пределах как внутри каждого района, так и от района к району. Величина суточного

рациона в отдельных районах и на всей исследованной акватории коррелировала с содержанием углерода в теле медуз. Выедание зоопланктона *A. aurita* на шельфе Крыма было очень низким и не приводило к кардинальному сокращению численности зоопланктона. Влияние *M. leidy*, даже при его низкой численности и биомассе, было значительно выше по сравнению с медузами.

Ключевые слова: желетелый зоопланктон, *Aurelia aurita*, численность, биомасса, суточный рацион, выедание зоопланктона.

Благодарности. Работа подготовлена по теме государственного задания ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (Регистрационный номер 121041400077-1) и по Проекту РФФИ и г. Севастополя р_а 18–44–920022 «Отклик черноморской пелагической экосистемы на изменение климата в регионе (на примере медуз, гребневиков и мелких пелагических рыб)».

Цитирование: Финенко, Г. А. Пространственное распределение, структура популяций желетелых хищников и пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах Крымского побережья Черного моря / Г. А. Финенко, Б. Е. Аннинский, Н. А. Дацык // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 168–181. DOI: 10.17516/1997-1389-0336

Введение

Потенциальное увеличение размеров популяций желетелых в морях связано как с климатическими изменениями, так и с человеческой деятельностью, приводящей к изменению среды обитания: рыболовство, потепление океана, гипоксия, модификация мест обитания, эвтрофикация и интродукция новых видов (Purcell et al., 2007; Richardson et al., 2009; Purcell, 2012). Индикатором негативно-го сдвига в состоянии пелагической экосистемы является переход от доминирования рыб к желетелым, что изменяет структуру пищевой цепи и пути передачи вещества и энергии в экосистемах. Желетелые быстро реагируют на пространственные и временные изменения в районах высокой продуктивности благодаря их высокой скорости питания и роста (Finenko et al., 2009) и в периоды голодания до 3–4 недель способны выживать, уменьшаясь в размерах (Anninsky et al., 2005).

Медуза *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758) и три вида гребневиков (*Mnemiopsis leidyi*

A. Agassiz, 1865, *Beroe ovata* Bruguiere, 1789, *Pleurobrachia pileus* (O.F. Müller, 1776)), два из которых (*M. leidyi*, *B. ovata*) являются вселенцами, широко распространенные в Черном море виды желетелых. Будучи активными хищниками, они имеют (кроме *B. ovata*) сходный пищевой спектр, практически совпадающий с пищевым спектром личинок планктоноядных рыб, в течение большей части своего жизненного цикла потребляя мезозоопланктон. Массовое развитие этих видов последовательно во времени: пик численности *A. aurita* наблюдается в позднезимний – весенний период (март – май), *M. leidyi* – в середине лета (июль – август), а пик *B. ovata*, питающегося *M. leidyi*, связан с достижением его максимальной численности и варьирует от года к году. Таким образом, влияние как на видовой состав, так и на обилие мезозоопланктона за счет потребления желетелыми может осуществляться в течение длительного периода и зависит от интенсивности их хищничества и количественного развития

видовых популяций. Антропогенные и климатические факторы определяют развитие популяций желтелых, претерпевающее значительную вариабельность во времени и пространстве. Проведение долговременных регулярных наблюдений за количественным развитием их популяций дает основу для оценки влияния различных факторов на их состояние, пищевой пресс на планктонное сообщество, пищевую обеспеченность планктонных рыб и, соответственно, на функционирование пелагической экосистемы в целом.

Работа является частью мониторинга за состоянием экосистемы прибрежных и открытых вод Черного моря у берегов Крыма, проводимого Институтом морских биологических исследований РАН с 2016 г. Основной целью нашего исследования стала оценка состояния популяций желтелого макрозоопланктона и его пищевой пресс на зоопланктонное сообщество в прибрежных районах Черного моря в весенний период.

В задачи работы входило:

– изучить пространственное распределение и структуру популяций желтелых хищников в шельфовых районах Черного моря в весенний период;

– исследовать пищевой спектр массовых видов желтелых и скорость потребления пищи;

– оценить выедание зоопланктона этими видами.

Материал и методы

*Район исследования,
сбор и обработка материала*

Исследования проводили в 84-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» с 19 по 27 апреля 2016 г. на 22 станциях в прибрежных районах Крымского полуострова Черного моря и Керченского пролива (координаты $45^{\circ}41' - 44^{\circ}18'N$, $36^{\circ}25' - 32^{\circ}24'E$) (рис. 1). Вся изученная акватория была разделена на пять районов согласно районированию В. А. Водяницкого (1949): 1 – район Каркинитского залива (ст. 3, 4, 5), 2 – Евпаторийско-Севастопольский район (ст. 1, 2, 7–9), 3 – район Южного берега Крыма (ст. 11–19, 27), 4 – Феодосийский район (ст. 20, 21, 26), 5 – район Керченского пролива (ст. 22).

Все станции были расположены на шельфе с глубинами от 10 до 150 м (район внутреннего и внешнего шельфов). Температура воды на поверхности на отдельных станциях

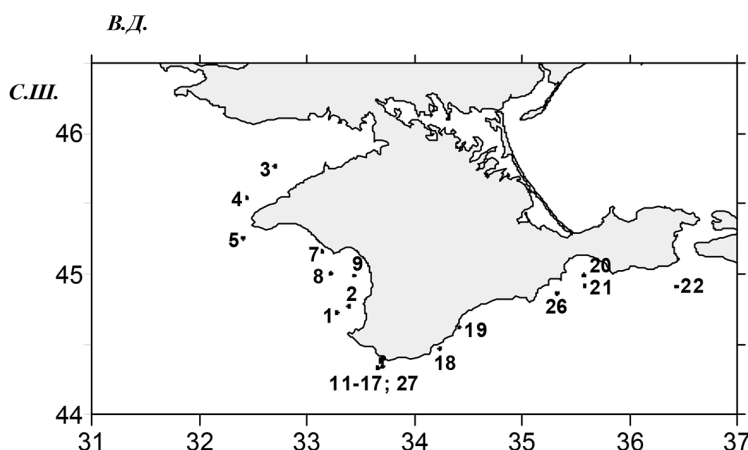


Рис. 1. Карта станций отбора проб в 84-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий»

Fig. 1. Map of sampling sites during the 84th expedition of RV «Professor Vodyanitskii»

в Черном море изменялась от 10,1 до 11,9 °С, соленость – от 18,18 до 18,38 ‰, в Керченском проливе температура достигала 13,95 °С, соленость снижалась до 13,59 ‰. Глубина видимости диска Секки в Черном море варьировала от 7 до 20 м.

Для сбора желетелого макропланктона использовали модифицированную сеть Богорова-Расса (БР), диаметр входного отверстия 80 см, ячея 300 мкм, ею производили вертикальные траления (от 1 до 4 на станции) от 3 м от дна до поверхности. Пробы обрабатывали немедленно после их отбора. Диаметр купола медуз *A. aurita* (расстояние между статоцистами) и орально-аборальную длину *M. leidy* измеряли с точностью до 1 мм в момент максимального расслабления особей на градуированной стеклянной пластине. Массу тела рассчитывали, используя ранее установленные линейно-весовые соотношения (Datsyk et al., 2016). Наличие в пробах мелких желетелых организмов и их стадий контролировали под микроскопом при увеличении 8×2.

Исследование питания желетелых

Для изучения спектра и интенсивности питания желетелых хищников в море всех выловленных особей просматривали в лаборатории под микроскопом сразу после вылова. Состав пищи в гастральной полости животных по возможности определяли до вида и стадии развития. Суточный рацион медуз и гребневиков (R , мг экз⁻¹·сут⁻¹) рассчитывали по формуле

$$R = B_{pr} \times DT^{-1} \times 24, \quad (1)$$

где B_{pr} – биомасса зоопланктона в гастральной полости хищника (мг·экз⁻¹); DT – время переваривания зоопланктона (ч). Для перехода от численности мезозоопланктона к еди-

ницам биомассы использовали известные для черноморских видов размерно-весовые соотношения (Петипа, 1957). В расчетах суточных рационов медуз было учтено, что время переваривания является функцией веса хищника, температуры и биомассы пищи в гастральной полости $DT = f(WW, t, B_{pr})$, где WW – сырая масса тела животных (г) и t – температура воды в море соответственно. Эмпирическая формула для расчета времени переваривания у медуз имела вид

$$DT = 1,81 B_{pr}^{0,122} WW^{-0,193} k_t k_{sp}, \quad (2)$$

где B_{pr} – биомасса жертв в гастральной полости (мкг·экз⁻¹); k_t – температурная поправка, равная 2,40, для пересчета времени переваривания рачкового зоопланктона при 20 °С к 11 °С (средняя температура на станциях в период исследования); k_{sp} (= 2,67) – поправка на увеличение времени переваривания велигеров *Bivalvia* по сравнению с рачковым зоопланктоном (Hansson et al., 2005). Последнюю поправку не вводили, когда крупные *A. aurita* (больше 150 мм) содержали в гастральной полости не более 5 велигеров. В этих случаях время переваривания велигеров приравнивалось ко времени переваривания рачкового зоопланктона. Время переваривания пищи *M. leidy* было рассчитано по данным (Финенко и др., 2005) с учетом температурной поправки.

Пищевой пресс популяций *A. aurita* и *M. leidy* на мезопланктон оценивали, основываясь на соотношениях между величиной освобожденного объема (CR , л·экз⁻¹·сут⁻¹) с диаметром (D , мм) или сырым весом животных (WW , г), а также на численности их популяций (N , экз·м⁻³):

$$Aurelia aurita: CR_{ind} = 0,0073 D^{2,1} \quad (M\ddot{o}ller \text{ and Riisgard, 2007}) \quad T = 15 \text{ } ^\circ\text{C} \quad (3)$$

$$Mnemiopsis leidyi: CR_{ind} = 0,321WW^{1,288}$$

$$(Финенко и др., 2011) \quad T = 20 \text{ }^{\circ}\text{C} \quad (4)$$

$$CR_{pop} = CR_{ind} N/1000 \text{ м}^3\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1} \quad (5)$$

Время полужизни зоопланктона рассчитывали по уравнению

$$T = \ln 2 / CR_{pop} \text{ (Hansson et al., 2005)} \quad (6)$$

Минимальные пищевые потребности *A. aurita* (необходимое количество пищи для компенсации дыхательных потребностей) оценивали по формуле

$$Q = 0,00936 WW^{0,84} \times 0,535 \times k_t \times 24, \quad (7)$$

где Q – скорость дыхания *A. aurita*, мг $\text{С}\cdot\text{экз}^{-1}\cdot\text{сут}^{-1}$; WW – сырой вес, г; 0,535 – переходный коэффициент от миллилитров O_2 к миллиграммам C ; k_t – температурная поправка для перехода от 20 $^{\circ}\text{C}$ к наблюдаемой температуре (Anninsky, 2009).

При оценке величин рационов в углероде было принято, что соотношение сухой : сырой вес зоопланктона равно 0,1, соотношение C : сухой вес = 0,4, для *A. aurita* и *M. leidyi* сухой : сырой вес = 0,02, содержание C – 0,04 сухого веса (Аннинский и др., 2011; Finenko, Romanova, 2000).

Исследование питания медуз проводили на 22 станциях, *M. leidyi* – на 14 станциях, включающих 3–10 станций для медуз и 2–5 станций для гребневикулов в каждом районе.

Всего исследовано 311 экз. *A. aurita* и 15 экз. *M. leidyi*. Диаметр купола медуз колебался в пределах 5–250 мм, сырой вес – 0,006–741,5 г, содержание углерода – 0,006–75 мг $\text{C}\cdot\text{экз}^{-1}$. Соответственно, орально-аборальная длина *M. leidyi* составляла 19–80 мм, сырой вес – 2,0–71,8 г, содержание углерода – 0,06–55,6 мг $\text{C}\cdot\text{экз}^{-1}$.

Статистическая обработка материалов была проведена с использованием программ Excel и Grafer. Во всех случаях приведены средние величины $\pm$ ошибка средней (SE). При сравнении средних величин использовали критерий Стьюдента.

Результаты

Количественное развитие и структура популяций желетелых

В период исследования макрозоопланктон был представлен одним видом медуз *A. aurita* и тремя видами гребневикулов: *M. leidyi*, *P. pileus*, *B. ovata*.

A. aurita и *P. pileus* были отмечены практически на всех станциях, *M. leidyi* – значительно реже (65 %) и *B. ovata* – лишь на одной станции. Распределение медуз было неоднородным с высокими величинами численности в районе Каркинитского залива и Южного берега Крыма и низкими – в Феодосийском районе (табл. 1). Величины численности достоверно различаются по районам ($p < 0,01$), за исключением различий между Евпаторийско-Севастопольским и Феодосийскими районами ($p > 0,5$); биомассы здесь были близки между собой и занимали среднее положение в ряду исследованных районов. Максимальная биомасса *A. aurita* отмечена в районе Южного берега Крыма, минимальная – в районе Каркинитского залива, что при высокой численности говорит о преобладании в популяции мелких животных.

Размерная структура популяции *A. aurita* значительно различалась: в Каркинитском заливе около 95 % медуз не превышали 50 мм, при этом до 40 % популяции составляли мелкие медузы нового поколения с диаметром купола меньше 10 мм. По мере продвижения на восток доля животных размером до 50 мм снижалась (с ~60 % в Евпаторийско-Севастопольском регионе до ~18 % в Феодо-

Таблица 1. Численность и биомасса трех видов желетелых по районам в весенний период 2016 г. Среднее $\pm$ SETable 1. Abundance and biomass of three gelatinous species by the regions in spring 2016. Mean $\pm$ SE

Район	<i>Aurelia aurita</i>		<i>Mnemiopsis leidyi</i>		<i>Pleurobrachia pileus</i>	
	Н экз·м ⁻²	В г·м ⁻²	Н экз·м ⁻²	В г·м ⁻²	Н экз·м ⁻²	В г·м ⁻²
Каркинитский залив	36,5 $\pm$ 17,4	61,9 $\pm$ 38,1	0,33 $\pm$ 0,37	0,7 $\pm$ 0,7	20,7 $\pm$ 3,9	5,7 $\pm$ 1,7
Евпаторийско-Севастопольский	19,4 $\pm$ 5,9	432,7 $\pm$ 130,5	1,45 $\pm$ 0,64	48,0 $\pm$ 18,4	28,9 $\pm$ 10,9	6,5 $\pm$ 2,6
Южный берег	33,8 $\pm$ 8,8	1331,1 $\pm$ 365,7	1,27 $\pm$ 0,36	51,7 $\pm$ 17,5	52,7 $\pm$ 10,0	15,2 $\pm$ 4,6
Феодосийский	7,5 $\pm$ 3,2	612,2 $\pm$ 500,4	1,00 $\pm$ 0,75	32,8 $\pm$ 23,2	36,8 $\pm$ 7,5	6,6 $\pm$ 1,5
Керченский пролив	0	0	2,00	126,3	8,0	3,2

сийском) при возрастании доли крупных медуз прошлогодней генерации (более 200 мм).

Численность и биомасса *M. leidyi* в период исследования были крайне низки и варьировали по районам в пределах 0,33 $\pm$ 0,37 и 1,45 $\pm$ 0,64 экз·м⁻² (Каркинитский залив и Евпаторийско-Севастопольский район соответственно) и 0,67 $\pm$ 0,73 (Каркинитский залив) – 51,7 $\pm$ 17,5 г·м⁻² (район Южного берега Крыма соответственно). В районе Керченского пролива они были несколько выше. Величины биомасс и частота присутствия гребневика на станциях в разных районах были близки, за исключением Каркинитского залива (здесь *M. leidyi* присутствовал на 17 % станций против 33–45 % – в других исследованных районах). Преобладающей размерной группой в популяции во всех районах были взрослые половозрелые животные 55–70 мм (70–100 %).

Как указывалось выше, *B. ovata* присутствовал лишь на одной станции в Евпаторийско-Севастопольском районе с численностью 2,7 $\pm$ 2,2 экз·м⁻² и биомассой 5,5 $\pm$ 3,7 г·м⁻² (среднее из трех ловов). Популяция была представлена неполовозрелыми животными до 30 мм длиной.

Холодноводный гребневик *P. pileus* был обнаружен в планктоне повсеместно с минимальной численностью и биомас-

сой 20,7 $\pm$ 3,9 экз·м⁻² и 5,7 $\pm$ 1,7 г·м⁻² в районе Каркинитского залива и максимальной – 52,7 $\pm$ 10,0 экз·м⁻² и 15,2 $\pm$ 4,6 г·м⁻² в районе Южного берега Крыма с достоверной ($p < 0,01$) разницей между районами (в Керченском проливе была лишь одна станция, не позволяющая оценить достоверность различий). Промежуточными, относительно равными значениями численности характеризовались станции двух других районов ($p < 0,05$). Так как *P. pileus* – глубоководный вид, то такое распределение объясняется тем, что шельфы юго-восточной и западной части Крыма менее глубокие, чем южное побережье Крыма. В целом, биомасса *P. pileus* во всех районах была значительно ниже биомассы *A. aurita* и *M. leidyi* при более высокой его численности.

Во всех исследуемых районах в популяции *P. pileus* преобладали животные диаметром до 10 мм, за исключением Феодосийского района, где обе размерные группы (< 10 и 11–20 мм) присутствовали в равных количествах.

Коэффициенты вариации (Cv) численности и биомассы трех видов желетелых несколько различались: наиболее вариabельными были величины у *M. leidyi* (105,4–244,9 % по численности и 121,7–244,9 % – по биомассе), в то время как минимальные

Таблица 2. Коэффициенты вариации (Cv) численности (Ч) и биомассы (Б) желетелых в прибрежных районах Черного моря в апреле 2016 г.

Table 2. The coefficients of variation (Cv) of abundance (Ч) and biomass (Б) of gelatinous zooplankton in the Black Sea inshore areas in April 2016

Вид	Каркинитский залив		Евпаторийско-Севастопольский		Южный берег		Феодосийский	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
<i>Aurelia aurita</i>	106,8	137,7	84,2	127,1	100,6	106,4	96,8	182,8
<i>Mnemiopsis leidyi</i>	244,9	244,9	138,7	121,7	105,4	126,3	167,3	158,1
<i>Pleurobrachia pileus</i>	42,2	65,6	119,1	128,2	70,7	114,1	45,4	50,5

величины – 42,2–119,1 и 50,5–128,2 % соответственно – наблюдались у *P. pileus* (табл. 2).

Исследования питания *A. aurita*

Из исследованных 311 экз. практически все (исключение 3 экз.) содержали пищу в гастральной полости. Пищевой спектр медуз был достаточно однообразен. Основу пищевого комка составляли *Acartia* sp. (*A. clausi* + *A. tonsa*) и велигеры бивальвий, суммарная доля которых изменялась от ~80 до ~95 % общего количества жертв в гастральной полости с максимальной величиной в Евпаторийско-Севастопольском районе (табл. 3). Количественный состав этих жертв различался по районам: в Феодосийском районе до 82 %

составляли велигеры двустворчатых моллюсков и только около 9 % – *Acartia* sp., что достоверно отличало его от других районов ($p < 0,01$), где доля велигеров в среднем была 52–54 %.

Судя по величине удельного содержания жертв в пищевом комке медуз, интенсивность потребления *Acartia* sp. и велигеров *Bivalvia* снижается с запада на восток (табл. 3). Средние суточные рационы в популяции *A. aurita* изменялись в широких пределах как внутри каждого района, так и от района к району (табл. 3), что объясняется различиями в размерной структуре субпопуляций медуз по районам. Величина суточного рациона как в отдельных районах, так и на всей исследо-

Таблица 3. Доля от общей численности отдельных видов жертв в гастральной полости, удельное содержание в пищевом комке (B_{pr} / WW , $mg \cdot g^{-1}$) и суточные рационы *A. aurita* в шельфовых районах Черного моря в апреле 2016 г. В скобках – среднее количество жертв в гастральной полостиTable 3. Proportions in the total abundance of selected prey species in gastric cavity, specific content in the food ball (B_{pr} / WW , $mg \cdot g^{-1}$), and daily rations of *A. aurita* in the Black Sea inshore areas in April 2016. In parenthesis is average number of prey in gastric cavity.

Район	% в гастральной полости		Удельное содержание в пищевом комке		Суточные рационы	
	<i>Acartia</i> sp.	Велигеры <i>Bivalvia</i>	<i>Acartia</i> sp.	Велигеры <i>Bivalvia</i>	мг С экз ⁻¹ ·сут ⁻¹	% С тела
Каркинитский залив	33,7 (2,7)	52,1 (9,8)	0,555±0,138	0,069±0,035	0,001–0,050	0,13–10,28
Евпаторийско-Севастопольский	43,7 (8,2)	51,6 (16,0)	0,107±0,024	0,060±0,046	0,003–1,260	0,13–11,94
Южный берег Крыма	25,3 (3,6)	54,1 (6,6)	0,031 ± 0,010	0,005±0,002	0,010–0,226	0,01–5,95
Феодосийский	9,3 (1,8)	82 (9,7)	0,006 ± 0,002	0,005±0,002	0,003–0,049	0,13–0,77

ванной акватории была связана с содержанием углерода в теле медуз (табл. 4) с высокой степенью корреляции между рассматриваемыми величинами.

Сравнение количества потребленной животными пищи (R , мг·С экз⁻¹·сут⁻¹) с минимальными пищевыми потребностями, рассчитанными по скорости дыхания (Q , мг·С экз⁻¹·сут⁻¹), показали, что наиболее обеспеченной пищей была субпопуляция животных в Каркинитском заливе и Евпаторийско-Севастопольском регионе ($R/Q = 0,72 \pm 0,07$ и $0,82 \pm 0,10$ соответственно), в районе Южного берега и Феодосии она испытывала значительный недостаток

пищи ($R/Q = 0,18 \pm 0,02$ и $0,12 \pm 0,03$ соответственно). Это свидетельствует о невозможности медуз в весенний период удовлетворить пищевые потребности исключительно за счет мезозoopланктона.

Рассчитанная на основе численности популяции медуз и величин суточных рационов скорость потребления мезозoopланктона субпопуляциями медуз в разных районах значительно различалась (табл. 5). Определяющим фактором оказалась индивидуальная интенсивность питания: средний суточный рацион особи в Евпаторийско-Севастопольском районе намного превышал рацион в других районах, что, по-видимому, связано как с ре-

Таблица 4. Параметры уравнения $R = a \cdot C^b$ зависимости суточного рациона (R , мг С экз⁻¹·сут⁻¹) от содержания углерода в теле медуз (C , мг·экз⁻¹) в исследованных районах Черного моря в апреле 2016 г. n – число измерений, r – коэффициент корреляции

Table 4. The parameters of equation $R = a \cdot C^b$ of the effect of carbon content in jellyfish body (C , mg·ind⁻¹) on daily ration (R , mg C ind⁻¹·day⁻¹) in the study areas of the Black Sea in April 2016. n is the number of measurements, r is correlation coefficient

Район	n	a	b	r
Каркинитский залив	18	0,017	0,672	0,875
Евпаторийско-Севастопольский	26	0,034	0,625	0,791
Южный берег Крыма	20	0,010	0,494	0,556
Все районы	80	0,017	0,512	0,662

Таблица 5. Потребление зоопланктона популяцией *A. aurita* в шельфовых районах Черного моря в апреле 2016 г. R_{ind} – суточный рацион особи, мг С·экз⁻¹·сут⁻¹, R_{pop} – суточный рацион популяции, мг С·сут⁻¹·м⁻², $R_{1 pop}$ – суточный рацион популяции, мг сырого веса сут⁻¹·м⁻²

Table 5. The rate of consumption of zooplankton by *A. aurita* population in the Black Sea inshore waters in April 2016. R_{ind} is individual daily ration, mgC·ind⁻¹·day⁻¹, R_{pop} – population daily ration, mgC·day⁻¹·m⁻², $R_{1 pop}$ – population daily ration, mg wet weight day⁻¹·m⁻²

Район	R_{ind}	R_{pop}	$R_{1 pop}$
Каркинитский залив	$0,010 \pm 0,003$	$0,20 \pm 0,06$	$4,92 \pm 1,60$
Евпаторийско-Севастопольский район	$0,180 \pm 0,051$	$1,82 \pm 0,90$	$45,45 \pm 22,41$
Южный берег Крыма	$0,050 \pm 0,010$	$0,56 \pm 0,07$	$14,11 \pm 1,70$
Феодосийский район	$0,030 \pm 0,010$	$0,13 \pm 0,09$	$3,29 \pm 2,21$

гиональными особенностями пищевых условий, так и с размерным составом популяции.

Время полужизни зоопланктона при потреблении аурелией изменялось от $170,2 \pm 60,8$ до $1140,9 \pm 418,3$ сут в исследуемых районах, что намного больше времени генерации основной пищи – копепод (50,4 сут при температуре наблюдений), т. е. популяция *A. aurita* в весенний период 2016 г. не могла контролировать биомассу зоопланктона в исследованных районах Черного моря. Нужно отметить, что наибольший пресс на зоопланктон оказывала популяция медуз в районе Южного берега Крыма, хотя во всех исследованных районах он был очень низок и не приводил к кардинальному сокращению численности зоопланктонного сообщества.

Исследования питания *Mnemiopsis leidyi*

Так как численность *M. leidyi* в море в это время была низка, питание было проанализировано лишь у 15 экз., представлявших собой взрослых животных с орально-аборальной длиной 19–80 мм. В каждом из районов было исследовано по 1–2 экз., поэтому особенности питания мнемииопсиса в шельфовой зоне Черного моря будут анализироваться без деления на районы.

Основные пищевые объекты – различные стадии рачкового зоопланктона (*Acartia* sp., *Pseudocalanus elongatus* (Bradi, 1865), *Paracalanus parvus* (Claus, 1863), *Pleopis polyphemoides* (Leuckart, 1859), *Calanus euxinus* (Hulsemann, 1991)) и велигеры бивальвий. Количество жертв в гастральной полости изменялось от 1 до 36 экз. с преобладанием по численности *Acartia* sp. (от 20 до 100 % общего количества). В силу того, что размерный состав популяции всех районов был достаточно однородным, абсолютные суточные рационы гребневиков, так же как величины удельных рационов, изменялись в узких

пределах – от 0,0034 до 0,0391 мг С экз⁻¹·сут⁻¹ и от 0,1 до 1,5 % С тела (исключение – 19 мм гребневика с удельным суточным рационом 53,3 %), что, безусловно, значительно ниже их минимальных пищевых потребностей в данных температурных условиях.

Время полужизни зоопланктона при потреблении мнемииопсисом на отдельных станциях широко варьировало от 0,2 до 441 сут (среднее $46,0 \pm 32,2$) при относительно небольшой вариабельности численности и размерной структуры субпопуляций, что еще раз свидетельствует о больших различиях в интенсивности питания животных по районам. Как следует из этих данных, влияние *M. leidyi* на зоопланктонное сообщество даже при его низкой численности и биомассе было значительно выше по сравнению с *A. aurita*.

Обсуждение

Многолетний мониторинг развития популяции *A. aurita*, проводившийся на шельфе у Севастополя, позволил выявить сезонную динамику и оценить хищнический пресс медуз на зоопланктонное сообщество в 2003–2014 гг. (Аннинский и др., 2011). Максимальной биомассы медузы достигают в первой половине года (май – июнь). В 2003–2008 гг. она составляла 200–300 г·м⁻², в 2009–2010 гг. достигла 1000 и 1800 г·м⁻² (Аболмасова и др., 2012). Большая часть популяции в это время представлена медузами максимального размера (150–230 мм). Доля питающихся особей в популяции также максимальна в позднелетний – раннелетний период.

Исходя из этого, величины численности и биомассы медуз в апреле 2016 г. в исследованных районах, приведенные нами, можно рассматривать как близкие к максимальным для года. В целом, нужно отметить преобладание медуз в макропланктоне в изученных шельфовых районах Черного моря в исследуе-

мый период. Биомасса их намного превышала биомассу других видов желетелых и достигала более 1300 г·м⁻² в районе Южного берега Крыма. Такие же высокие величины биомассы *A. aurita* наблюдались в этом районе в январе – феврале 2016 г. (Финенко и др., 2016) и даже превышали их в мае 2013 г. (Datsyk et al., 2016). Таким образом, на основе мониторинговых наблюдений в шельфовой зоне у Севастополя, а также проведенных исследований 2013–2016 гг. на шельфе Крыма можно говорить о возрастании биомассы медуз в последние годы по сравнению с началом 2000-х, когда биомасса медуз в период ее максимального развития в шельфовых районах составляла 200–300 г·м⁻² (Аннинский и др., 2011). Плотность популяции *M. leidyi* в прибрежных районах, напротив, снизилась. Средняя плотность популяции в прибрежных районах Черного моря у Севастополя в 2004–2009 гг. составляла $198,2 \pm 43,7$, в 2010–2014 гг. – $54,5 \pm 14,0$ экз·м⁻² (Finenko et al., 2018).

Массовое появление в планктоне медуз новой генерации приходится, как правило, на весенний период: апрель – май. Интенсивное обновление популяции *A. aurita* началось в западном районе (Каркинитский залив), где преобладали медузы менее 10 мм в диаметре, что говорит об интенсивном выходе эфир и превращении их в молодые особи в этом районе. По мере продвижения на восток доля молодых животных новой генерации в популяции снижалась, и в районе Феодосии они полностью отсутствовали. Все станции в западном и восточном районах находились на внутреннем шельфе с глубинами не более 50 м и температурой около 11 °С, однако различались по трофическому статусу: если на западе большая часть черноморских поверхностных вод у берегов Крыма в апреле 2016 г. характеризовалась мезотрофным состоянием, то на востоке преобладал олиготрофный тип

вод. С этим согласуется и характер распределения метазойного зоопланктона, играющего существенную роль в питании планктоноядных желетелых, с максимумом в районе западного побережья и более низкими значениями обилия в южных и юго-восточных (отчет 84-го рейса). Возможно, различия в трофических условиях и были причиной различий в структуре популяции по районам.

В весенние месяцы, как зимой, три других вида желетелых составляли незначительную долю общей биомассы сообщества хищных желетелых.

Размерная структура популяции *M. leidyi* в период наблюдений сохраняла зимний характер, когда популяция представлена прошлогодними крупными особями. Интенсивное размножение еще не началось из-за низкой температуры воды. Оптимальная температура для размножения *M. leidyi* выше 20 °С (Finenko et al., 2009).

Возможно, популяция *B. ovata* в Евпаторийско-Севастопольском регионе с мелкими неполовозрелыми животными представляет остатки прошлогодней генерации, так как низкая численность *M. leidyi* в данный период не могла обеспечить его рост: как правило, в массовом количестве он появляется после вспышки мнемииописа (Finenko et al., 2006).

Полученные показатели развития желетелого макропланктона свидетельствуют о существовании различий в его структуре и количественном развитии у южного и западного побережий Крыма: в Каркинитском заливе наблюдались минимальные биомассы всех видов желетелых с преобладанием мелких особей в популяции, в то время как в районе Южного берега Крыма – максимальные с доминированием крупных животных.

Время полужизни зоопланктона показывает, как долго (в днях) требуется популяции

хищника, чтобы снизить популяцию жертвы на 50 %. Преимущество этого показателя в том, что он позволяет сравнивать эффект популяции хищников с разной численностью. *A. aurita* питается, главным образом, зоопланктоном и в некоторые периоды года во фьордах и прибрежных областях контро-

лирует биомассу зоопланктона (Hanson et al., 2005; Møller and Riisgård, 2007; Riisgård et al., 2010). В прибрежных районах Черного моря у берегов Крыма весной 2016 г. пресс желетелых на мезозоопланктон был слабым и не приводил к кардинальному сокращению численности зоопланктона.

Список литературы / References

Аболмасова Г.И., Финенко Г.А., Романова З.А., Дацык Н.А., Аннинский Б.Е. (2012) Состояние желетелого макрозоопланктона в шельфовой зоне крымского побережья Черного моря в 2009–2010 гг. *Морской экологический журнал*, 11(3): 17–24 [Abolmasova G.I., Finenko G.A., Romanova Z.A., Datsyk N.A., Anninsky B.E. (2012) State of gelatinous macrozooplankton in inshore waters off Crimean coast of the Black Sea in 2009–2010. *Marine Ecological Journal* [Morskoi ekologicheskii zhurnal], 11(3): 17–24 (in Russian)]

Аннинский Б.Е., Аболмасова Г.И., Дацык Н.А. (2011) Влияние желетелых хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб. Выедание мезозоопланктона медузой *Aurelia aurita* L. в Черном море. *Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей*. Еремеев В.Н., Гаевская А.В., Шульман Г.Е., Загородняя Ю.А. (ред.) ЭКОСИ Гидрофизика, Севастополь, с. 276–283 [Anninsky B.E., Abolmasova G.I., Datsyk N.A. (2011) Effect of gelatinous predators on forage reserve of small pelagic fish. Consumption of mesozooplankton by jellyfish *Aurelia aurita* L. in the Black Sea. *Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. Eremeev V.N., Gaevskaya A.V., Shulman G.E., Zagorodniaya Yu.A. (eds.) EKOSI Gidrofizika, Sevastopol, p. 276–283 (in Russian)]

Водяницкий В.А. (1949) О естественноисторическом районировании Черного моря, и в частности у берегов Крыма. *Труды Севастопольской биологической станции. Том 7*. М., Л., Издательство АН СССР, с. 249–255 [Vodyanitskii V.A. (1949) On natural – historical zoning of the Black Sea and, particularly, off Crimea coast. *Proceedings of the Sevastopol biological station. Vol. 7*. Moscow, Leningrad, Publishing House AS USSR, p. 249–255 (in Russian)]

Петипа Т.С. (1957) О среднем весе основных форм зоопланктона Черного моря. *Труды Севастопольской биологической станции. Том 9*. М., Л., Издательство АН СССР, с. 39–57 [Petipa T.S. (1957) On the mean weight of basic zooplankton forms of the Black Sea. *Proceedings of the Sevastopol biological station. Vol. 9*. Moscow, Leningrad, Publishing House AS USSR, p. 39–57 (in Russian)]

Финенко Г.А., Романова З.А., Аболмасова Г.И., Аннинский Б.Е., Губарева Е.С., Бат Л., Кидейс А. (2005) Влияние условий питания на скорость потребления и переваривания пищи у лопастного гребневика *Mnemiopsis leidyi*. *Морской экологический журнал*, 4(1): 75–83 [Finenko G.A., Romanova Z.A., Abolmasova G.I., Anninsky B.E., Gubareva E.S., Bat L., Kideys A. (2005) Effect of food conditions on ingestion rate and digestion time in lobate ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Marine Ecological Journal* [Morskoi ekologicheskii zhurnal], 4(1): 75–83 (in Russian)]

Финенко Г.А., Аболмасова Г.И., Романова З.А., Дацык Н.А., Аннинский Б.Е. (2011) Влияние желетелых хищников на кормовую базу мелких пелагических рыб. Современное состояние популяции гребневиков *Mnemiopsis leidyi* как пищевых конкурентов промысловых рыб в прибрежных районах крымского побережья Черного моря. *Промысловые биоресурсы Чер-*

ного и Азовского морей. Еремеев В. Н., Гаевская А. В., Шульман Г. Е., Загородняя Ю. А. (ред.) ЭКОСИ Гидрофизика, Севастополь, с. 271–276 [Finenko G. A., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E. (2011) Effect of gelatinous predators on forage reserve of small pelagic fish. Up-to-date state of ctenophore *Mnemiopsis leidyi* population as food competitors of commercial fish in inshore areas off Crimean coast of the Black Sea. *Biological resources of the Black Sea and Sea of Azov*. Eremeev V. N., Gaevskaya A. V., Shulman G. E., Zagorodniaya Yu. A. (eds.) EKOSI Gidrofizika, Sevastopol, p. 271–276 (in Russian)]

Финенко Г. А., Дацык Н. А., Аннинский Б. Е. (2016) Пространственное распределение и питание желетелых хищников в прибрежных районах Крыма в зимний период 2016 г. *Морской биологический журнал*, 1(3): 42–49 [Finenko G. A., Datsyk N. A., Anninsky B. E. (2016) Spatial distribution and feeding rate of gelatinous predators in inshore areas of Crimean Coast in winter 2016. *Marine Biological Journal*, 1(3): 42–49 (in Russian)]

Anninsky B. E., Finenko G. A., Abolmasova G. I., Hubareva E. S., Svetlichny L. S., Bat L., Kideys A. E. (2005) Effect of starvation on the biochemical compositions and respiration rates of ctenophores *Mnemiopsis leidyi* and *Beroe ovata* in the Black Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85: 549–561

Anninsky B. E. (2009) Organic composition and ecological energetics of the jellyfish *Aurelia aurita* L. (Cnidaria, Scyphozoa) under Black Sea conditions. *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black sea*. Shulman G. E., Öztürk B., Kideys A. E., Finenko G. A., Bat L. (eds.) Istanbul, Turkey, Black Sea Commission Publications, p. 99–160

Datsyk N. A., Finenko G. A., Abolmasova G. I. (2016) Jellyfish zooplankton in the coastal and open regions of the Black Sea in spring 2013. *Hydrobiological Journal*, 52(1): 29–39

Finenko G. A., Romanova Z. A. (2000) Population dynamics and energetics of ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Oceanology*, 40(5): 677–685

Finenko G. A., Romanova Z. A., Abolmasova G. I., Anninsky B. E., Pavlovskaya T. V., Bat L., Kideys A. (2006) Ctenophores – invaders and their role in the trophic dynamics of the planktonic community in the coastal regions off the Crimean Coasts of the Black Sea (Sevastopol Bay). *Oceanology*, 46(4): 472–482

Finenko G. A., Anninsky B. E., Abolmasova G. I., Romanova Z. A., Bat L., Kideys A. E. (2009) Functional role of the ctenophore invaders *Mnemiopsis leidyi* Agassiz and *Beroe ovata* Mayer in inshore planktonic communities. *Trophic relationships and food supply of heterotrophic animals in the pelagic ecosystem of the Black Sea*. Shulman G. E., Öztürk B., Kideys A. E., Finenko G. A., Bat L. (eds.) Istanbul, Turkey, Black Sea Commission Publications, p. 161–221

Finenko G. A., Anninsky B. E., Datsyk N. A. (2018) *Mnemiopsis leidyi* A. Agassiz, 1865 (Ctenophora: Lobata) in the inshore areas of the Black Sea: 25 years after its outbreak. *Russian Journal of Biological Invasions*, 9(1): 86–93

Hansson L. J., Moeslund O., Kiorboe T., Riisgard H. U. (2005) Clearance rates of jellyfish and their potential predation impact on zooplankton and fish larvae in a neritic ecosystem (Limfjorden, Denmark). *Marine Ecology Progress Series*, 304: 117–131

Møller L. F., Riisgard H. U. (2007) Feeding, bioenergetics and growth in the common jellyfish *Aurelia aurita* and two hydromedusae *Sarsia tubulosa* and *Aequorea vitrina*. *Marine Ecology Progress Series*, 346: 167–177

Purcell J.E., Uye S., Lo W.T. (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series*, 350: 153–174

Purcell J.E. (2012) Jellyfish and ctenophore blooms coincide with human proliferations and environmental perturbation. *Annual Review of Marine Science*, 4: 209–235

Richardson A.J., Bakun A., Hays G.C., Gibbons M.J. (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(6): 312–322

Riisgard H.U., Barth-Jensen C., Madsen C.V. (2010) High abundance of the jellyfish *Aurelia aurita* excludes the invasive ctenophore *Mnemiopsis leidyi* to establish in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark). *Aquatic Invasions*, 5(4): 347–356

DOI 10.17516/1997-1389-0346

УДК 594.1:591.11:612.08(262.5)

Morphological and Functional Characterization of Hemocytes of the Black Sea Bivalves: Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) and Mussel (*Mytilus galloprovincialis*)

**Alexandra Y. Andreyeva, Ekaterina S. Kladchenko*,
Oksana Y. Vyalova and Tatiana A. Kukhareva**
*A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russian Federation*

Received 11.10.2019, received in revised form 10.11.2020, accepted 12.12.2020

Abstract. To understand the role that hemocytes play in processes of cellular immunity of bivalve mollusks, they should be accurately classified based on their morphological and physiological characteristics. The circulating hemocytes of the cultured Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and marine mussel (*Mytilus galloprovincialis*) were investigated using light microscopy and flow cytometry. In the mussel, two cell types, granulocytes and agranulocytes, were identified based on the presence of two subpopulations of cells differing by size and granularity level on light scatter plots. Light microscopic examination confirmed the presence of cells with cytoplasmic granules and cells without granulation in hemolymph of the mussel. In the oyster, light microscopy and flow cytometry revealed three types of hemocytes: agranulocytes, hyalinocytes, and granulocytes. The cells in the hemolymph of both species were mainly represented by agranular cells, which constituted 78.4 ± 8.9 % in the mussel and 86.7 ± 2.7 % (agranulocytes and hyalinocytes) in the oyster. Agranulocytes were the smallest cell type in the mussel and oyster. They were round-shaped and had large nuclei and narrow cytoplasm. Hyalinocytes of the oyster were larger and irregularly shaped, with eccentric nuclei. Granulocytes of both species contained numerous eosinophilic, basophilic, and mixed granules and formed pseudopodia. Flow cytometry showed that the agranular hemocytes of both species produced considerably fewer reactive oxygen species compared to granulocytes. Morphological and functional characterization of hemocytes of cultivated species improves the analysis of physiological state of bivalve mollusks farmed in the Black Sea region.

Keywords: hemocytes, flow cytometry, light microscopy, bivalves, reactive oxygen species.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kladchenko_ekaterina@bk.ru

ORCID: 0000–0001–7845–0165 (Andreyeva A.); 0000–0001–9476–6573 (Kladchenko E.); 0000–0002–8304–0029 (Vyalova O.); 0000–0001–7151–4402 (Kukhareva T.)

Acknowledgements. The morphological and functional parameters of mussel hemocytes were studied to carry out State Assignment «Functional, metabolic, and toxicological aspects of survival of aquatic organisms and their populations in biotopes with various physical and chemical conditions» (state registration number 121041400077–1); the study of morphological and functional parameters of oyster hemocytes was supported by Grants Council of the President of the Russian Federation (Project МК-609.2020.4).

Citation: Andreyeva A. Y., Kladchenko E. S., Vyalova O. Y., Kukhareva T. A. Morphological and functional characterization of hemocytes of the Black Sea bivalves: Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and mussel (*Mytilus galloprovincialis*). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 182–194. DOI: 10.17516/1997-1389-0346

Морфологические и функциональные характеристики гемоцитов двустворчатых черноморских моллюсков устрицы (*Crassostrea gigas*) и мидии (*Mytilus galloprovincialis*)

**А. Ю. Андреева, Е. С. Кладченко,
О. Ю. Вялова, Т. А. Кухарева**
Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь

Аннотация. Понимание роли и функций гемоцитов в иммунном ответе требует их четкой классификации, основанной на морфологических и функциональных признаках. Циркулирующие гемоциты культивируемой тихоокеанской устрицы (*Crassostrea gigas*) и средиземноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis*) исследованы с помощью световой микроскопии и проточной цитометрии. У мидий методом проточной цитометрии по показателям прямого и бокового рассеяния идентифицировано две субпопуляции с различным относительным размером и уровнем гранулярности. Исследование методом световой микроскопии подтвердило наличие в гемолимфе гранулярных и агранулярных гемоцитов. У устриц с помощью методов проточной цитометрии и световой микроскопии выявлено три типа гемоцитов: агранулоциты, гиалиноциты и гранулоциты. Основным типом клеток гемолимфы у обоих видов были агранулярные клетки (агранулоциты и гиалиноциты), составляющие $78,4 \pm 8,9$ % у мидий и $86,7 \pm 2,7$ % у устриц. Среди гемоцитов агранулоциты имели наименьший диаметр как у мидий, так и у устриц. Агранулярные гемоциты как устриц, так и мидий имели округлую форму с крупными ядрами и узкой полоской цитоплазмы. Гиалиноциты устриц крупнее, с ацентрическими ядрами и неправильной формы. Гранулоциты обоих видов содержали многочисленные базофильные и(или) эозинофильные гранулы. Агранулярные гемоциты обоих видов характеризовались значительно меньшей способностью продуцировать активные формы кислорода по сравнению с гранулоцитами. Применение морфофункционального анализа гемоцитов моллюсков – объектов мариккультуры

позволит существенно повысить точность оценки состояния культивируемых в черноморском регионе двустворчатых моллюсков.

Ключевые слова: гемоциты, проточная цитометрия, световая микроскопия, двустворчатые моллюски, активные формы кислорода.

Благодарности. Исследование морфологических и функциональных параметров гемоцитов мидии изучалось в рамках госзадания N121041400077–1 «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом». Исследование морфологических и функциональных параметров гемоцитов устрицы проводилось при финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации для государственной поддержки молодых российских ученых – кандидатов наук (номер проекта МК609.2020.4).

Цитирование: Андреева, А.Ю. Морфологические и функциональные характеристики гемоцитов двустворчатых черноморских моллюсков устрицы (*Crassostrea gigas*) и мидии (*Mytilus galloprovincialis*) / А.Ю. Андреева, Е.С. Кладченко, О.Ю. Вялова, Т.А. Кухарева // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 182–194. DOI: 10.17516/1997-1389-0346

Введение

У двустворчатых моллюсков физиологические реакции на стрессовые факторы окружающей среды связаны с клетками, циркулирующими в гемолимфе (Hine, 1999; Le Guernic et al., 2020). Гемоциты двустворчатых моллюсков участвуют в процессах восстановления раковины, транспорта питательных веществ и внутренних защитных реакций (Carballal et al., 1997). Функциональная роль гемоцитов позволяет использовать данный тип клеток в качестве репрезентативной модели для оценки общего физиологического состояния моллюска (Rigonato et al., 2005; Auffret et al., 1989). Такая оценка обычно проводится по показателям неспецифического иммунитета (Gerdol et al., 2018) при помощи комплекса методов проточной цитометрии и световой микроскопии (Travers et al., 2008). В этой связи изучение защитных реакций для оценки состояния моллюсков особенно важно для коммерчески культивируемых видов. Для четкого понимания роли и функций гемоцитов у двустворчатых моллюсков требуется их точная

классификация, основанная на морфологических и функциональных характеристиках. Классификации гемоцитов различных видов двустворчатых моллюсков посвящено множество работ (Hernández-Méndez et al., 2020; Wang et al., 2017). Однако номенклатура клеток в гемолимфе моллюсков все еще остается предметом обсуждения (Hine, 1999; Rolton et al., 2020). Различия в классификации гемоцитов у разных (а иногда и одного) вида зависят от метода анализа и принципа, положенного в основу классификации клеток (Karetin et al., 2019; Donaghy et al., 2009; Carballal et al., 1997). Идентификация типов клеток гемолимфы обычно основывается на различных морфологических (ультраструктура, особенности окраски, размер, форма и т. д.) и функциональных характеристиках (способность к фагоцитозу, генерации окислительного взрыва и т. д.). Описание морфотипов гемоцитов не дает представления об их функциональной роли. Функциональный подход к характеристике гемоцитов основан на определении физиологических особенностей каждого типа

клеток в организме (Pipe, 1990). Общепринятым подходом, используемым для функциональной характеристики гемоцитов, является проточная цитометрия (Ottaviani et al., 1998; Lambert et al., 2003; Parrino et al., 2019).

В семействе Mytilidae морфологический подход позволил выделить от одного до пяти типов гемоцитов (Carballal et al., 1997; Pipe, 1990; Hine, 1999). Исследование методом проточной цитометрии подтверждает существование двух основных типов клеток в гемолимфе мидий (Ottaviani et al., 1998). У семейства Ostreidae идентифицируют от трех до пяти типов гемоцитов с помощью световой микроскопии. Методом проточной цитометрии у устриц идентифицируют от двух до четырех типов гемоцитов (Lambert et al., 2003; Rolton et al., 2020; Takahashi et al., 2017).

Многочисленные различия в номенклатуре не позволяют составить целостное представление о функциональной роли каждого типа гемоцитов. Вместе с тем, информация о морфофункциональных особенностях клеток гемолимфы необходима для понимания результатов оценки показателей функционального состояния гемоцитов. Последнее приобретает особую актуальность при оценке физиологического состояния двустворчатых моллюсков в условиях аквакультуры.

В настоящем исследовании гемоциты двух черноморских двустворчатых моллюсков (*Mytilus galloprovincialis* и *Crassostrea gigas*) мы охарактеризовали с помощью световой микроскопии, градиентного центрифугирования и проточной цитометрии.

Материалы и методы

Взятие образцов

Мидии (*M. galloprovincialis*) и устрицы (*C. gigas*) были получены с устрично-мидийной фермы (соленое озеро Донузлав, Крым) в те-

чение октября – ноября 2017 г. Группы по 15–20 особей содержались в аэрируемой морской воде в аквариумах по 50 л в течение недели для адаптации к лабораторным условиям.

Отбор проб гемолимфы

Гемолимфу мидий (0,1–1,5 мл) отбирали из переднего мускула-замыкателя. В опытах с мидиями анализировали объединенную гемолимфу от 3–5 моллюсков. Гемолимфу устриц (1–1,5 мл) отбирали из сердечного синуса. Все образцы хранили на льду для предотвращения агрегации гемоцитов. После отбора гемолимфу фильтровали через фильтр с диаметром ячейки 20 мкм для удаления агрегатов, дважды отмывали центрифугированием (5 мин, 2500 об/мин) и ресуспендировали в стерильной морской воде.

Световая микроскопия

Окраска мазков проводилась по комбинированному методу Паппенгейма (Золотницкая, 1987). Клетки изучали на световом микроскопе (Biomed PR-2 Lum), оборудованном камерой (Levenhuk C NG Series), анализировали не менее 1000 гемоцитов. Диаметр клеток и ядер измеряли в программе ImageJ 1.44 р. Ядерно-плазматическое отношение (ЯПО) рассчитывали по формуле

$$\text{ЯПО} = \text{Диаметр ядра} / \text{Диаметр гемоцита}.$$

Проточная цитометрия

Для идентификации типов клеток, уровня смертности гемоцитов и способности клеток генерировать активные формы кислорода (АФК) суспензию гемоцитов разводили стерильной морской водой до концентрации $1\text{--}2 \cdot 10^6$ кл мл⁻¹. Анализ проводили на проточном цитометре Beckman Counter FC500. Отсечение клеточного дебриса проводилось по по-

рогу FSC, в каждом образце подсчитывалось 50 000 событий.

Для идентификации клеток суспензию окрашивали ДНК-связывающим флуорохромом SYBR Green I (Molecular probes, США) согласно протоколу производителя (конечная концентрация в пробе составляла 10 мкМ). Результаты анализа представлены в виде цитогамм, отражающих относительный размер (прямое рассеяние, FSC), гранулярность (боковое рассеяние, SSC) и уровень флуоресценции с использованием канала FL1.

Уровень смертности гемоцитов определяли при помощи красителя Propidium iodide (PI) (Sigma-Aldrich, США). 10 мкл стокового раствора PI (200 мкг мл⁻¹) добавляли к 1 мл суспензии гемоцитов и инкубировали в темноте в течение 30 мин при 4 °C. Процент погибших гемоцитов оценивали по гистограммам флуоресценции PI в канале FL4 цитометра.

Для тестирования способности клеток к генерации АФК в качестве флуоресцентного индикатора использовали 2',7'-дихлорфлуоресцеин диацетат (DCF-DA) (Sigma-Aldrich, США). 1 мл суспензии гемоцитов инкубировали с 10 мкл раствора DCF-DA в течение 30 мин в темноте. Флуоресценция DCF-DA измерялась детектором FL1 проточного цитометра.

Градиентное центрифугирование

Субпопуляции гемоцитов обоих видов моллюсков разделяли градиентным центрифугированием в растворах Percoll (Sigma-Aldrich, США) различной плотности в соответствии с протоколом, используемым для гемоцитов моллюсков (Bachère et al., 1988). Клетки, сконцентрированные на каждом слое, собирали отдельно, для удаления частиц Percoll пробы дважды промывали в стерильной морской воде в течение 5 мин (2500 об/мин). Из осадка клеток готовили мазки,

а оставшуюся его часть использовали для анализа на проточном цитометре.

Статистический анализ

Всего было проанализировано по 13 образцов гемолимфы каждого вида, результаты представлены в виде средней и стандартной ошибки. Нормальность распределения проверяли по критерию Шапиро-Уилка. Для сравнения характеристик различных субпопуляций гемоцитов, исследуемых методом световой микроскопии, был проведен односторонний дисперсионный анализ (ANOVA) и тест Тьюки. Значимость различий между средними значениями данных проточной цитометрии была оценена с использованием t-критерия Стьюдента. Различия считали достоверными при $p \leq 0,05$.

Результаты

Клетки гемоцитов идентифицировали по положительной флуоресценции SYBR Green I, затем анализировали по графику прямого рассеяния (FSC) и бокового рассеяния (SSC). Гемоциты моллюсков были относительно однородными по содержанию ДНК. Диплоидный пик характеризовался низким коэффициентом вариации ($CV = 9 \pm 0,8 \%$). Различия между образцами гемолимфы по относительному размеру и уровню гранулярности в пределах одного вида были недостоверны. Доля мертвых гемоцитов была низкой во всех образцах гемолимфы ($\leq 10 \%$).

В гемолимфе *M. galloprovincialis* обнаружены две субпопуляции гемоцитов (рис. 1А). Субпопуляция 1, идентифицированная как агранулоциты, состояла из небольших клеток с относительно однородной цитоплазмой. Клетки характеризовались близкими относительными диаметрами согласно значению FS и широким разбросом относительной гранулярности согласно значению SS (рис. 1А).

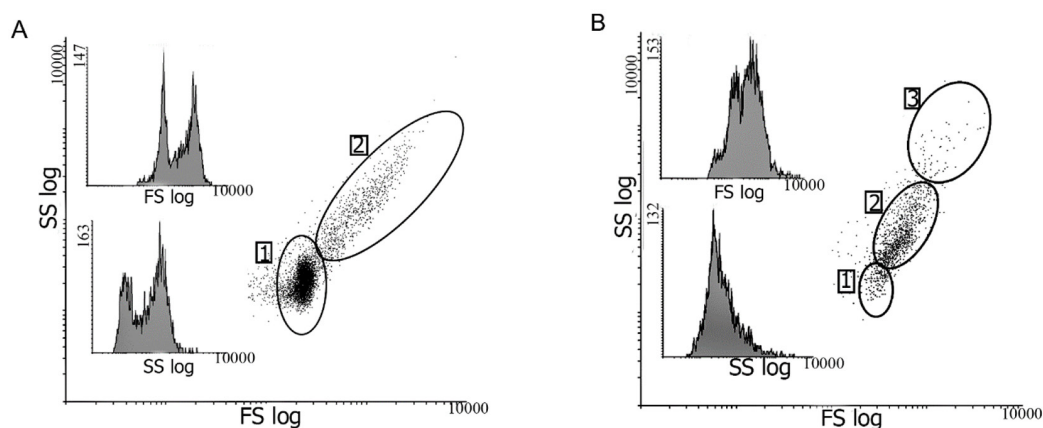


Рис. 1. Результаты проточной цитометрии гемоцитов *M. galloprovincialis* и *C. gigas*, окрашенных SYBR Green I: А – диаграмма отношения прямого рассеяния (FSC) и бокового рассеяния (SSC), показывающая две субпопуляции гемоцитов (1 и 2) гемолимфы *M. galloprovincialis*; В – диаграмма отношения прямого рассеяния (FSC) и бокового рассеяния (SSC) гемоцитов *C. gigas*, показывающая три субпопуляции гемоцитов, обозначенные 1, 2, 3. На врезках даны гистограммы распределения клеток по FSC и SSC

Fig. 1. Flow cytometer analysis of fresh hemocytes of *M. galloprovincialis* and *C. gigas* stained with SYBR Green I. (A) Forward scatter (FSC) vs. side scatter (SSC) density plot showing two hemocyte populations (1 and 2) of *M. galloprovincialis* hemolymph. (B) Forward scatter (FSC) vs. side scatter (SSC) density plot showing 3 hemocyte populations designated 1, 2, 3 of *C. gigas* hemocytes. Inset images show FSC and SSC distribution of the cells

Агранулоциты были наиболее многочисленной субпопуляцией ($78,4 \pm 8,9\%$). Субпопуляция 2 была идентифицирована как гранулоциты. Для данного типа клеток характерно высокое значение SS. Субпопуляция клеток с гранулированной цитоплазмой была гетерогенной по значениям FS и SS.

У *C. gigas* обнаружено три субпопуляции клеток разного размера (рис. 1В). Субпопуляция 1, идентифицированная как агранулоциты, состояла из небольших гемоцитов с гомогенной цитоплазмой, которые составляли $24,3 \pm 2,7\%$. Субпопуляция 2 состояла из крупных агранулярных гемоцитов, которые составили $62,4 \pm 2,7\%$ клеток от всех гемоцитов. Клетки данной субпопуляции идентифицированы как гиалиноциты. Субпопуляция 3, идентифицированная как гранулоциты, была самой малочисленной ($13,2 \pm 1,7\%$). Последняя группа клеток имела наибольший относительный размер и уровень гранулярности.

Идентифицированные субпопуляции статистически значимо различались между собой по показателям FSC и SSC ($p \leq 0,05$; $n = 13$).

Все клетки в суспензии гемолимфы мидий характеризовались выраженной флуоресценцией DCF-DA (рис. 2). Уровень флуоресценции гранулоцитов был в 2 раза выше, чем у агранулоцитов. Аналогично в гемолимфе устрицы все клетки обладали яркой флуоресценцией DCF-DA, но ее величина у субпопуляций различалась: флуоресценция красителя в клетках гиалиноцитов была в 3 раза выше в сравнении с агранулоцитами, а наибольшей способностью к генерации АФК в суспензии гемоцитов устриц обладали гранулоциты.

Методом световой микроскопии в гемолимфе устриц выделено три типа клеток: агранулоциты, гиалиноциты и гранулоциты. У мидий гемоциты можно разделить на две популяции: агранулоциты и гранулоциты (рис. 3).

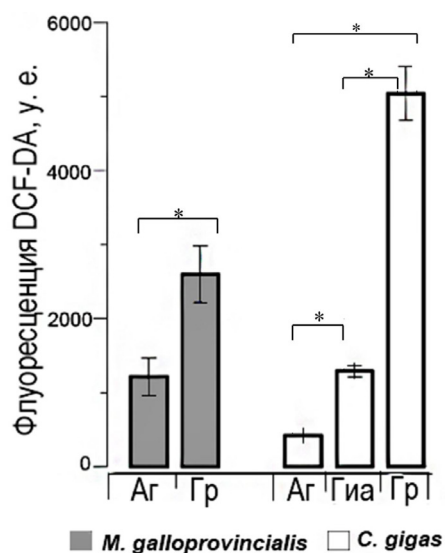


Рис. 2. Сравнение средней интенсивности флуоресценции DCF-DA (в условных единицах $\pm$ SE) в нестимулированных гемоцитах *M. galloprovincialis* и *C. gigas*: Аг – агранулоциты, Гр – гранулоциты, Гиа – гиалиноциты. * – достоверные различия между уровнем флуоресценции различных типов клеток ($p \leq 0,05$)

Fig. 2. Comparison of the mean DCF-DA fluorescence level (arbitrary units $\pm$ SE) in non-stimulated hemocytes of *M. galloprovincialis* and *C. gigas*: Ar – agranulocyte, Гр – granulocyte, Гиа – hyalinocyte. * represents significant differences between average values of fluorescence of different cell types, $p \leq 0.05$

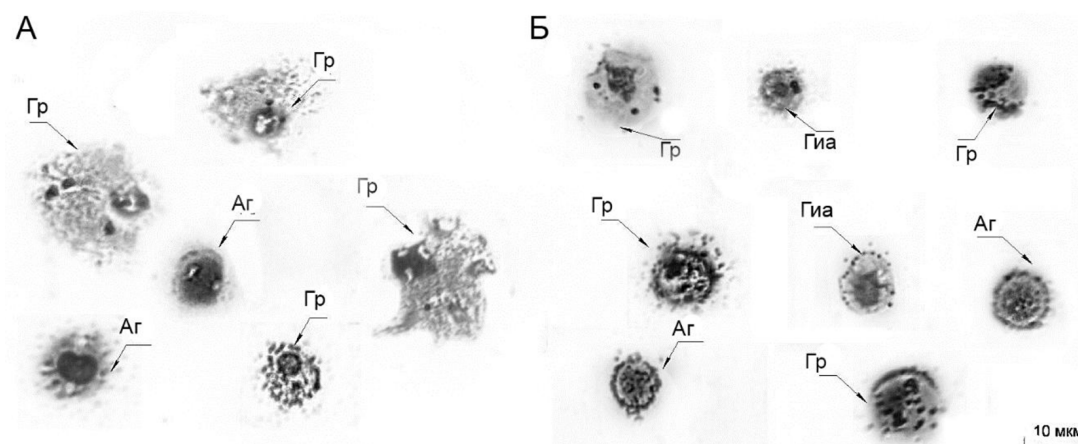


Рис. 3. Световые микрофотографии гемоцитов *M. galloprovincialis* (А) и *C. gigas* (Б): Аг – агранулоциты, Гр – гранулоциты, Гиа – гиалиноциты

Fig. 3. Light microphotographs of hemocytes of *M. galloprovincialis* (A) and *C. gigas* (B): Ar – agranulocytes, Гр – granulocytes, Гиа – hyalinocytes

Агранулоциты у исследуемых видов сходны по морфологии и имеют округлую форму с крупным ядром ($5,4 \pm 0,1$ мкм у мидий и $5,5 \pm 0,1$ мкм у устриц), окруженным узкой полоской цитоплазмы (рис. 3, 4). ЯПО агранулоцитов устриц и мидий составляло $0,6 \pm$

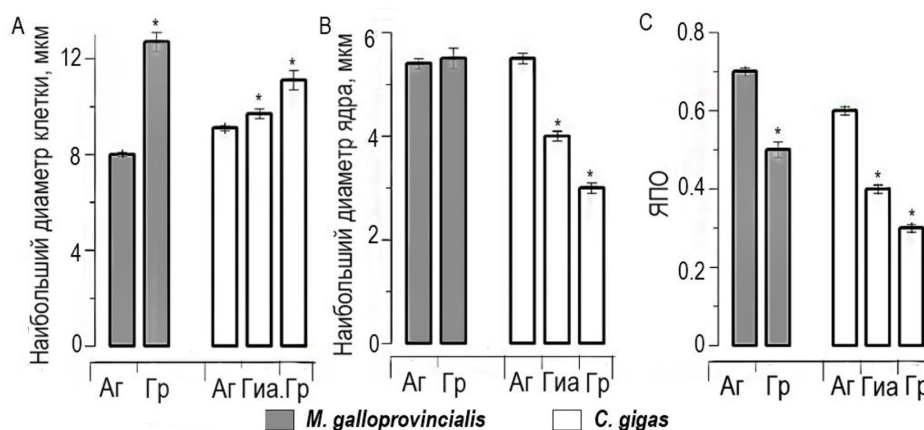


Рис. 4. Морфометрические показатели гемоцитов ($\bar{x} \pm SE$) *M. galloprovincialis* и *C. gigas*, измеренные на мазках: Аг – агранулоциты, Гр – гранулоциты, Гиа – гиалиноциты. * – достоверные различия с тем же показателем для агранулоцитов ($p \leq 0,05$)

Fig. 4. Dimensions of *M. galloprovincialis* and *C. gigas* hemocytes measured in slides ($\bar{x} \pm SE$): Аг – agranulocyte; Гиа – hyalinocyte; Гр – granulocyte. * – represents significant differences between the same parameters for agranulocytes, $p \leq 0.05$

0,01 и $0,7 \pm 0,01$ соответственно. Гранулоциты обоих видов были относительно крупными клетками ($12,7 \pm 0,4$ мкм в диаметре у мидий и $11,1 \pm 0,4$ мкм у устриц), обладали амебоидной формой с небольшими ацентрическими ядрами, в цитоплазме содержались гранулы (рис. 3, 4). Количество гранул варьировало от 2 до 27. Большинство гранулоцитов содержали базофильные гранулы, однако также встречались клетки с эозинофильными гранулами. В некоторых случаях гранулоциты не имели псевдоподий. ЯПО гранулоцитов было относительно небольшим и составляло $0,5 \pm 0,02$ мкм у мидий и $0,3 \pm 0,01$ мкм у устриц. Гиалиноциты устриц имели промежуточный диаметр ядра ($3,9 \pm 0,1$ мкм) и ЯПО ($0,4 \pm 0,01$) между агранулоцитами и гранулоцитами. Их морфологические признаки были схожи с гранулоцитами: способность образовывать псевдоподии, более низкое ЯПО в сравнении с агранулоцитами. Однако базофильные ядра гиалиноцитов расположены в центре клетки и цитоплазма не содержала гранул в отличие от гранулоцитов (рис. 3Б).

Несмотря на то, что средний диаметр агранулоцитов, гиалиноцитов и гранулоцитов значительно различался ($p < 0,05$), в гемолимфе мидий и устриц мы наблюдали редкие агранулярные клетки с диаметром, близким к гранулоцитам. Аналогично некоторые гранулоциты были небольшими по сравнению с агранулоцитами. Диаметр гиалиноцитов у устриц варьировал в диапазоне, частично перекрывающемся с диапазоном размеров агранулоцитов и гранулоцитов.

Методом градиентного центрифугирования выделено три слоя гемоцитов в гемолимфе устриц и два слоя у мидий. Самый нижний слой (клетки с большей плотностью) содержал в основном гранулоциты и небольшое количество крупных агранулоцитов (у мидий) и гиалиноцитов (у устриц). Верхний слой образован клетками с наименьшей плотностью – агранулоцитами у обоих видов. У мидий этот слой также содержал несколько небольших гранулоцитов с небольшим числом гранул в цитоплазме (не более 7). Этот слой у устриц включал небольшое число гиалиноцитов.

линоцитов. Средний слой клеток, обнаруженный в устрицах, в основном был образован гиалиноцитами с небольшим содержанием агранулоцитов и гранулоцитов.

Обсуждение

Настоящая работа подтверждает гипотезу о сходстве проточно-цитометрических профилей гемоцитов у различных видов морских двустворчатых моллюсков (Hinzmann et al., 2017). В настоящее время предполагается, что у двустворчатых моллюсков два основных типа клеток: гранулоциты и агранулоциты (Hine, 1999; Hinzmann et al., 2017; Hernández-Méndez et al., 2020; Wang et al., 2017). Вместе с тем, представители семейства Ostreidae (*Crassostrea virginica*, *Ostrea edulis*) и других семейств двустворчатых моллюсков (Veneridae, Tridacnidae) имеют еще один тип гемоцитов, обычно называемый гиалиноцитами (Hine, 1999). Некоторые авторы определяют их как подгруппу агранулоцитов (Allam et al., 2002). Во многих работах термин «гиалиноциты» имеет более широкий смысл и обозначает все гемоциты, не содержащие гранулы (Chang et al., 2005). Мы классифицировали агранулоциты и гиалиноциты как агранулярные клетки с большим ядром. Гиалиноциты имели большое центрально расположенное ядро, не содержали гранул в цитоплазме, но в отличие от агранулоцитов были способны образовывать псевдоподии и обладали более низким ЯПО.

Результаты этого исследования показывают наличие трех типов гемоцитов у *C. gigas*: агранулоцитов, гиалиноцитов и гранулоцитов, что в целом согласуется с ранее опубликованными исследованиями гемолимфы устриц (Donaghy et al., 2012). Основные морфологические особенности гранулоцитов устриц были аналогичны тем, о которых уже сообщалось в других исследова-

ниях (Chang et al., 2005; Lambert et al., 2003; Rolton et al., 2020; Takahashi et al., 2017). Однако некоторые авторы подразделяли гранулоциты на базофильные, эозинофильные и смешанные клетки в соответствии с цветом гранул (Chang et al., 2005). Несмотря на то, что мы наблюдали гранулоциты с гранулами разного цвета, мы не использовали этот морфологический критерий для различения субпопуляций, поскольку он мог быть субъективным. Кроме того, и метод градиентного центрифугирования, и проточная цитометрия гемолимфы позволили выделить только три типа клеток. Мы разделили агранулярные клетки на два морфологических типа: агранулоциты (более мелкие) и гиалиноциты (более крупные агранулярные клетки). Гиалиноциты и гранулоциты устриц имели клеточный и ядерный диаметры, сходные с найденными в предыдущих работах, исследовавших гемоциты *C. gigas* (Chang et al., 2005) и *C. virginica* (Allam et al., 2002). В еще одном исследовании (Donaghy et al., 2012) было показано, что гемолимфа устриц может содержать также и другие агранулированные клетки, такие как везикулярные (вакуолизированные) и бластоподобные клетки. В настоящей работе агранулоциты имели широкий разброс диаметра клеток (от 4 до 20 мкм), а самые маленькие клетки имели диаметр и морфологию, близкие к бластоподобным гемоцитам. Однако до настоящего момента неизвестно, способны ли бластоподобные агранулоциты, подобно стволовым клеткам позвоночных, дифференцироваться в другие типы гемоцитов, а данные об иммунологических или молекулярных маркерах, представленных на этих клетках, противоречивы (Hine, 1999; Hernández-Méndez et al., 2020; Wang et al., 2017). Используемые методы и клеточные параметры, изученные в настоящей работе, не позволили нам выделить

мелкие агранулоциты в отдельную группу, поэтому мы идентифицировали их как часть субпопуляции агранулоцитов.

Результаты исследования гемоцитов *M. galloprovincialis* методами световой микроскопии и проточной цитометрии указывают на наличие двух разных типов гемоцитов: клеток без включений и гранулированных клеток. Результаты центрифугирования в градиенте Percoll показали, что клетки в гемолимфе могут быть разделены по их плотности. Настоящее исследование согласуется с предыдущими результатами: диаметр клеток и ЯПО гемоцитов близки к тем, которые были получены в работе (Carballal et al., 1997). В семействе Mytilidae были выделены два типа гемоцитов: агранулоциты или гиалиноциты и гранулоциты (Ottaviani et al., 1998). Подобно устрицам, гранулоциты мидий можно классифицировать по цвету (Carballal et al., 1997), количеству и размеру гранул (Pipe, 1990). Мы также наблюдали гемоциты с различной степенью грануляции и окраски базофильных и эозинофильных гранул.

Функциональная роль каждой субпопуляции гемоцитов у двустворчатых моллюсков до конца не изучена. Нами установлено, что гранулоциты и гиалиноциты как *M. galloprovincialis*, так и *C. gigas* вносили вклад в генерацию АФК, но гранулоциты, по видимому, являются наиболее активными клетками-производителями. Это согласуется с исследованиями других видов двустворчатых моллюсков, таких как *Crassostrea ariakensis* и *Lamellidens marginalis* (Donaghy et al., 2009). Роль гранулоцитов в иммунной защите мидий может соответствовать их способности к цитотоксическому действию в отношении условных патогенов. Например, показано (Pipe, 1992), что у *Mytilus edulis* и *M. galloprovincialis* продукция АФК

напрямую связана с фагоцитозом. Предположительно гранулоциты играют центральную роль в клеточном иммунитете у двустворчатых моллюсков (Nakahara et al., 2009; Gerdol et al., 2018). Специфические функции гиалиноцитов и агранулоцитов пока не ясны. Некоторые авторы предполагают, что агранулярные гемоциты являются незрелыми гранулоцитами (Ottaviani et al., 1998). В нашей работе показано, что агранулоциты и гиалиноциты мидий и устриц обладают большим ЯПО, чем гранулоциты. Известно, что незрелые клетки крови низших позвоночных (Andreyeva et al., 2017) и млекопитающих (Van der Knaap et al., 1993) обычно характеризуются высоким ЯПО и базофильной цитоплазмой. Тем не менее участки кроветворения у двустворчатых моллюсков не идентифицированы, а пролиферация гемоцитов в циркулирующей гемолимфе все еще считается патологией (Muttray, Vassilenko, 2018). Очевидно, что существует гетерогенность в морфологии гранулоцитов и гиалиноцитов у *M. galloprovincialis* и *C. gigas*. Эти подтипы клеток могут быть различными стадиями созревания клеток либо быть результатом функциональной специализации гемоцитов. Отсутствие отдельных субпопуляций клеток на графиках светорассеяния может указывать на то, что агранулоциты, гиалиноциты и гранулоциты устриц являются частями одной и той же клеточной линии. Фактически «промежуточная» клеточная группа присутствует и идентифицируется как гиалиноциты, которые имеют более низкое ЯПО по сравнению с агранулоцитами, не имеют грануляции, но способны образовывать псевдоподии. Однако полученных результатов недостаточно для того, чтобы утверждать, что гранулоциты являются зрелой стадией агранулярных клеток в гемолимфе *M. galloprovincialis* и *C. gigas*.

Заключение

Таким образом, в нашей работе проанализированы параметры гемоцитов у устриц *C. gigas* и мидий *M. galloprovincialis*. Гемолимфа *M. galloprovincialis* содержала в основном мелкие агранулоциты (в среднем около 80 %) и около 22 % крупных гранулоцитов с псевдоподиями. У *C. gigas* выделено три субпопуляции гемоцитов, среди которых агранулярные клетки (агранулоциты и гиалиноциты) были доминирующим типом клеток. Результаты исследования показывают сходство между морфологией и функциональными свойствами гемоцитов устриц и мидий. Для агранулярных клеток характерно отсутствие гранул в цитоплазме и более высокое по сравнению с гранулоци-

тами ЯПО. Гранулоциты способны образовывать псевдоподии, содержат большое число гранул в цитоплазме и имеют небольшое ацентричное ядро. Как гранулярные, так и агранулярные клетки обоих видов исследованных моллюсков обладали способностью к продукции АФК. Гиалиноциты устриц обладали свойствами промежуточной стадии дифференциации между агранулоцитами и гранулоцитами: не содержали гранул в цитоплазме, ядро располагалось в центре клетки, были способны образовывать псевдоподии. Полученные результаты являются научной основой, необходимой для анализа функционального состояния культивируемых в черноморском регионе двустворчатых моллюсков.

Список литературы / References

- Золотницкая Р. П. (1987) Методы гематологических исследований. *Лабораторные методы исследования в клинике*. Меньшиков В. В. (ред.) Москва, Медицина, с. 110–122 [Zolotntskaya R. P. (1987) Methods of hematological studies. *Laboratory research methods in the clinic*. Men'shikov V. V. (ed.) Moscow, Meditsina, p. 110–122 (in Russian)]
- Allam B., Ashton-Alcox K. A., Ford S. E. (2002) Flow cytometric comparison of haemocytes from three species of bivalve molluscs. *Fish & Shellfish Immunology*, 13(2): 141–158
- Andreyeva A. Y., Soldatov A. A., Kukhareva T. A. (2017) Black Scorpionfish (*Scorpaena porcus*) hemopoiesis: analysis by flow cytometry and light microscopy. *The Anatomical Record*, 300(11): 1993–1999
- Auffret M. (1989) Comparative study of the hemocytes of two oyster species: the European flat oyster, *Ostrea edulis* Linnaeus, 1750 and the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *Journal of Shellfish Research*, 8: 367–373
- Bachere E., Chagot D., Grizel H. (1988) Separation of *Crassostrea gigas* hemocytes by density gradient centrifugation and counterflow centrifugal elutriation. *Developmental & Comparative Immunology*, 12(3): 549–559
- Carballal M. J., Lopez M. C., Azevedo C., Villalba A. (1997) Hemolymph cell types of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Diseases of Aquatic Organisms*, 29(2): 127–135
- Chang S. J., Tseng S. M., Chou H. Y. (2005) Morphological characterization via light and electron microscopy of the hemocytes of two cultured bivalves: a comparison study between the hard clam (*Meretrix lusoria*) and Pacific oyster (*Crassostrea gigas*). *Zoological Studies*, 44(1): 144–152
- Donaghy L., Kim B. K., Hong H. K., Park H. S., Choi K. S. (2009) Flow cytometry studies on the populations and immune parameters of the hemocytes of the Suminoe oyster, *Crassostrea ariakensis*. *Fish & Shellfish Immunology*, 27(2): 296–301

Donaghy L., Kraffe E., Le Goïc N., Lambert C., Volety A.K., Soudant P. (2012) Reactive oxygen species in unstimulated hemocytes of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: a mitochondrial involvement. *PLoS One*, 7(10): e46594

Gerdol M., Gomez-Chiarri M., Castillo M.G., Figueras A., Fiorito G., Moreira R., Novoa B., Pallavicini A., Ponte G., Roumbedakis K., Venier P., Vasta G.R. (2018) Immunity in molluscs: recognition and effector mechanisms, with a focus on bivalvia. *Advances in comparative immunology*. Springer, Cham, p. 225–341

Hernández-Méndez L.S., Castro-Longoria E., Araujo-Palomares C.L., García-Esquivel Z., Castellanos-Martínez S. (2020) Hemocyte cell types of the Cortes Geoduck, *Panopea globosa* (Dall 1898), from the Gulf of California, Mexico. *Fish & Shellfish Immunology*, 100: 230–237

Hine P.M. (1999) The inter-relationships of bivalve haemocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 9(5): 367–385

Hinzmann M., Lopes-Lima M., Cerca F., Correia A., Machado J., Vilanova M. (2017) Identification of distinct haemocyte populations from the freshwater bivalves swan mussel (*Anodonta cygnea*) and duck mussel (*Anodonta anatina*) using wheat-germ agglutinin. *Canadian Journal of Zoology*, 95(12): 937–947

Karetin Y.A., Kalitnik A.A., Safonova A.E., Cicinskas E. (2019) Description and classification of bivalve mollusks hemocytes: a computational approach. *PeerJ*, 7: e7056

Lambert C., Soudant P., Choquet G., Paillard C. (2003) Measurement of *Crassostrea gigas* hemocyte oxidative metabolism by flow cytometry and the inhibiting capacity of pathogenic vibrios. *Fish & Shellfish Immunology*, 15(3): 225–240

Le Guernic A., Geffard A., Le Foll F., Ladeiro M.P. (2020) Comparison of viability and phagocytic responses of hemocytes withdrawn from the bivalves *Mytilus edulis* and *Dreissena polymorpha*, and exposed to human parasitic protozoa. *International Journal for Parasitology*, 50(1): 75–83

Muttray A.F., Vassilenko K. (2018) Mollusca: disseminated neoplasia in bivalves and the p53 protein family. *Advances in comparative immunology*. Springer, Cham, p. 953–979

Nakahara Y., Shimura S., Ueno C., Kanamori Y., Mita K., Kiuchi M., Kamimura M. (2009) Purification and characterization of silkworm hemocytes by flow cytometry. *Developmental & Comparative Immunology*, 33(4): 439–448

Ottaviani E., Franchini A., Barbieri D., Kletsas D. (1998) Comparative and morphofunctional studies on *Mytilus galloprovincialis* hemocytes: presence of two aging-related hemocyte stages. *Italian Journal of Zoology*, 65(4): 349–354

Parrino V., Costa G., Cannavà C., Fazio E., Bonsignore M., Concetta S., Piccione G., Fazio F. (2019) Flow cytometry and micro-Raman spectroscopy: Identification of hemocyte populations in the mussel *Mytilus galloprovincialis* (Bivalvia: Mytilidae) from Faro Lake and Tyrrhenian Sea (Sicily, Italy). *Fish & Shellfish Immunology*, 87: 1–8

Pipe R.K. (1990) Hydrolytic enzymes associated with the granular haemocytes of the marine mussel *Mytilus edulis*. *The Histochemical Journal*, 22(11): 595–603

Pipe R.K. (1992) Generation of reactive oxygen metabolites by the hemocytes of the mussel *Mytilus edulis*. *Developmental & Comparative Immunology*, 16(2–3): 111–122

Rigonato J., Mantovani M.S., Jordao B.Q. (2005) Comet assay comparison of different *Corbicula fluminea* (Mollusca) tissues for the detection of genotoxicity. *Genetics and Molecular Biology*, 28(3): 464–468

Rolton A., Delisle L., Berry J., Venter L., Webb S. C., Adams S., Hilton Z. (2020) Flow cytometric characterization of hemocytes of the flat oyster, *Ostrea chilensis*. *Fish & Shellfish Immunology*, 97: 411–420

Takahashi K. G., Izumi-Nakajima N., Mori K. (2017) Unique phagocytic properties of hemocytes of Pacific oyster *Crassostrea gigas* against yeast and yeast cell-wall derivatives. *Fish & Shellfish Immunology*, 70: 575–582

Travers M. A., Da Silva P. M., Le Goïc N., Marie D., Donval A., Huchette S., Koken M., Paillard C. (2008) Morphologic, cytometric and functional characterisation of abalone (*Haliotis tuberculata*) haemocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 24(4): 400–411

Van der Knaap W. P. W., Adema C. M., Sminia T. (1993) Invertebrate blood cells: morphological and functional aspects of the haemocytes in the pond snail *Lymnaea stagnalis*. *Comparative Haematology International*, 3(1): 20–26

Wang W., Li M., Wang L., Chen H., Liu Z., Jia Z., Qiu L., Song L. (2017) The granulocytes are the main immunocompetent hemocytes in *Crassostrea gigas*. *Developmental & Comparative Immunology*, 67: 221–228

DOI 10.17516/1997-1389-0347

УДК 576

Comparative Characterization of the Cellular Composition of the Black Scorpionfish (*Scorpaena porcus* L.) Hematopoietic Organs during the Spawning Season and the Period of Reproductive Inactivity

Aleksandra Y. Andreyeva*, **Tatiana A. Kukhareva,**
Ekaterina S. Kladchenko and Alexander A. Soldatov
Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS
Sevastopol, Russian Federation

Received 13.03.2020, received in revised form 05.05.2020, accepted 10.01.2021

Abstract. Hematopoiesis in teleosts has a number of characteristics that are not fully understood. In the present work, the cellular composition of the hematopoietic organs (head kidney and spleen) of the black scorpionfish during the spawning season and the period of reproductive inactivity was studied using light microscopy. The morphology and the percentage of blood cells were described. The head kidney was shown to be the main hematopoietic organ of the black scorpionfish: immature blood cells of all hematopoietic lines at the different stages of differentiation were observed there. They were divided into 3 clusters depending on the average cell diameter. Lymphocytes, thrombocytes and colony-forming cells, the precursors for all types of blood cells, were observed within the cluster of small cells. The intermediate-size cluster comprised blast forms (erythroblasts and blasts of white blood cells). The large-size cluster consisted of maturing granulocytes, monocytes, macrophages, plasma cells, and mature erythrocytes. The spleen mainly contained mature erythrocytes, showing signs of senescence, and erythrocyte ghosts. Therefore, it was concluded that the spleen of the black scorpionfish performs the function of depositing and utilizing erythrocytes. The study also demonstrated the seasonal dynamics of hematopoiesis. The increase in the number of erythroblasts was recorded in the head kidney of spawning individuals. Erythroblasts were also found in the spleen, in spite of their total absence in the reproductively inactive fish. Consequently, the spleen of the black scorpionfish is an organ of secondary erythropoiesis, which functions when the hematopoietic capacity of the kidneys is insufficient.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: andreevaal@gmail.com

ORCID: 0000–0001–7845–0165 (Andreyeva A.); 0000–0001–7151–4402 (Kukhareva T.); 0000–0001–9476–6573 (Kladchenko E.); 0000–0002–9862–123X (Soldatov A.)

Keywords: hemopoiesis, hematopoietic organs, blood cells, spawning season, *Scorpaena porcus* L., light microscopy.

Acknowledgements. This work was performed to carry out the State Assignment (state registration number AAAA-A18–118021490093–4) and was supported by the Russian Foundation for Basic Research (Grant No. 20–44–920001)

Citation: Andreyeva A. Y., Kukhareva T. A., Kladchenko E. S., Soldatov A. A. Comparative characterization of the cellular composition of the black scorpionfish (*Scorpaena porcus* L.) hematopoietic organs during the spawning season and the period of reproductive inactivity. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 195–207. DOI: 10.17516/1997-1389-0347

Сравнительная характеристика клеточного состава кроветворных органов морского ерша (*Scorpaena porcus* L.) в период нереста и функционального покоя

**А. Ю. Андреева, Т. А. Кухарева,
Е. С. Кладченко, А. А. Солдатов**
*Институт биологии южных морей
имени А. О. Ковалевского РАН
Российская Федерация, Севастополь*

Аннотация. Гемопоз у костистых рыб обладает рядом особенностей, которые до конца не изучены. В настоящей работе методом световой микроскопии исследовали клеточный состав кроветворных органов (пронефроса и селезенки) у морского ерша (*Scorpaena porcus* Linnaeus, 1858) в период нереста и функционального покоя. Описаны морфологические характеристики и процентное содержание форменных элементов, встречаемых на мазках. Показано, что пронефрос является главным кроветворным органом у *S. porcus*, поскольку там найдены форменные элементы всех ростков гемопоза, находящиеся на различных этапах дифференцировки. Для удобства они были поделены на три размерных кластера. Среди кластера мелких клеток, помимо лимфоцитов и тромбоцитов, были обнаружены колониеобразующие единицы – клетки-предшественники всех форменных элементов крови. Средний кластер был представлен бластными формами (эритробласти и бластами клеток белой крови). Крупный кластер составляли созревающие гранулоциты, моноциты, макрофаги, плазматические клетки и зрелые эритроциты. В селезенке находили преимущественно зрелые эритроциты, которые имели признаки старения, а также эритроцитарные тени, на основании чего сделан вывод, что селезенка у морского ерша выполняет функцию по депонированию и утилизации эритроцитов. Также в работе была показана сезонная динамика процессов гемопоза, которая затрагивала, главным образом, эритропоз. В пронефросе нерестящихся особей регистрировали увеличение числа эритробластов. В селезенке также обнаруживали эритробласти на фоне их полного отсутствия у рыб, находящихся в состоянии функционального покоя. Следовательно, селезенка у морского ерша является органом вторичного

эритропоэза, который функционирует тогда, когда кроветворные способности почек оказываются недостаточными.

Ключевые слова: гемопоэз, кроветворные органы, клетки крови, нерест, *Scorpaena porcus* L., световая микроскопия.

Благодарности. Работа выполнена в рамках госзадания (№ гос. регистрации AAAA-A18-118021490093-4) и при частичной поддержке проекта РФФИ (№ 20-44-920001).

Цитирование: Андреева, А.Ю. Сравнительная характеристика клеточного состава кроветворных органов морского ерша (*Scorpaena porcus* L.) в период нереста и функционального покоя / А.Ю. Андреева, Т.А. Кухарева, Е.С. Кладченко, А.А. Солдатов // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 195–207. DOI: 10.17516/1997-1389-0347

Введение

Организация процесса гемопоэза у костистых рыб и высших позвоночных характеризуется значительным сходством (Fijan, 2002 а, б). Известно, однако, что у рыб отсутствует красный костный мозг, функции которого выполняет пронефрос (головная почка) и селезенка (Catton, 1951; Zuasti, Ferrer, 1989; Rodriguez, 1995; Abdel-Aziz et al., 2010). При этом в специализации этих органов обнаруживается видовая специфичность. У большинства видов костистых рыб селезенка осуществляет функцию депонирования и утилизации старых эритроцитов (Abdel-Aziz et al., 2010; Witeska, 2013), а основную гемопоэтическую функцию берет на себя пронефрос (Kondera, 2011; Kondera, 2014). Вместе с тем, известны виды, у которых в селезенке происходит образование эритроцитов и лимфоцитов, а пронефрос специализируется только на формировании клеток белой крови, не осуществляя эритропоэз (Fänge, Nilsson, 1985).

Гематологические показатели и клеточный состав крови костистых рыб могут зависеть от времени года и связанных с этим факторов: температуры воды, концентрации растворенного кислорода, длины светового дня (Kohanestani et al., 2013). Отмечено, что летнее повышение температуры воды стиму-

лирует увеличение концентрации гемоглобина, гематокрита и числа эритроцитов в крови рыб (Kavadias et al., 2004), а похолодание приводит к обратным изменениям: значение этих показателей и число лейкоцитов крови снижается (Collazos et al., 1998; Sala-Rabanal et al., 2003). Следует учитывать также, что интенсивность пролиферации клеток кроветворной ткани рыб зависит и от нерестового периода (Маслова, Тавровская, 1991; Soldatov, 2005a). Так, число незрелых эритроидных форм в циркулирующей крови бычка-кругляка повышалось в ходе нереста (Soldatov et al., 2012). У других видов рыб период нереста сопровождался снижением числа эритроцитов, гемоглобина и гематокрита и ростом числа лейкоцитов крови (Bridges et al., 1976; De Pedro et al., 2005).

Межвидовые различия обнаруживаются и в морфологических характеристиках эритроцитов рыб (Witeska, 2013). Особую сложность представляет дифференциация форменных элементов по стадиям зрелости, а также идентификация бластных форм в кроветворной ткани. Это отчасти объясняется тем, что традиционные методы изучения клеточного состава крови, применяемые на млекопитающих, не дают адекватных результатов при использовании на рыбах. Все эти факторы

существенно усложняют изучение процесса гемопоэза у рыб.

Таким образом, цель настоящей работы – исследовать клеточный состав пронефроса и селезенки морского ерша (*Scorpaena porcus* Linnaeus, 1858) в период нереста, а также в стадии функционального покоя.

Материалы и методы

Работа выполнена на взрослых особях морского ерша (*Scorpaena porcus* L.): вес 84–134 г, длина 11–17 см. Рыбу отлавливали в Севастопольской бухте (Крым) при помощи ставного невода и доставляли в лабораторию в пластиковых баках объемом 50 л с принудительной аэрацией. Транспортировка длилась 30–40 мин.

После отлова особей рассаживали в аквариумы объемом 50 л. Плотность посадки составляла 50–70 л на одну особь. В аквариумах поддерживался естественный проток. Температура воды соответствовала температуре воды в море: в зимний период 12–14 °С, в летний – 18–20 °С. Фотопериод: 12 ч день – 12 ч ночь. Особей кормили фаршем из малоценных видов рыб. Суточный пищевой рацион составлял 6–7 % от массы тела. В данных условиях рыбу выдерживали в течение одной недели с целью снятия стресса, вызванного отловом и транспортировкой. В момент изъятия особей из аквариума применяли уретановый наркоз (Soldatov, 2005b).

В работе использовали подвижные активно питающиеся экземпляры (10 особей на группу). Особи, отловленные в зимний период, находились в состоянии относительного функционального покоя (стадия зрелости гонад – II–III); особи, отловленные в летний период, находились в стадии активного нереста (стадия зрелости гонад – IV–V). Определение стадии зрелости гонад проводилось по стандартному методу (Сакун, Буцкая, 1963).

Образцы селезенки и пронефроса механически измельчали в среде следующего состава: 128 мМ NaCl, 3 мМ KCl, 1,5 мМ CaCl₂, 1,5 мМ MgCl₂, 15 мМ Hepes, 2,2 мМ D-глюкозы (pH 7,8) (Tiihonen, Nikinmaa, 1991). Для удаления фрагментов тканей клеточную массу трижды отмывали в 1,5 мл среды при скорости 1500 об·мин⁻¹ в течение 5 мин (центрифуга – Elmi CM-50). Осадок клеток использовали для изготовления мазков.

Мазки окрашивали по комбинированному методу Паппенгейма (Май-Грюнвальд + Романовского-Гимза). Просмотр препаратов и микрофотосъемку проводили на микроскопе БИОМЕД ПР-2 ЛЮМ, оборудованном камерой Levenhuk C NG Series. Просматривали 2000 клеток на препарат. Анализ микрофотографий и определение линейных характеристик клеток проводили в программе ImageJ 1.44 p. (Abramoff et al., 2004; Schneider et al., 2012).

Статистическая обработка и графическое оформление полученных результатов осуществлялись с применением стандартного пакета Grapher (версия 7). Результаты представлены в виде $\bar{x} \pm SE$. Достоверность различий оценивали при помощи t-критерия Стьюдента. О нормальности распределения судили по критерию Пирсона.

Результаты

Клеточный состав пронефроса

Среди клеток пронефроса скорпены были обнаружены форменные элементы всех ростков гемопоэза, находящиеся на различных этапах дифференцировки. Для удобства эти элементы были поделены на три кластера исходя из размерных характеристик: кластер мелких клеток, кластер средних клеток и кластер крупных клеток.

Кластер мелких клеток – диаметр 4–7 мкм. Данная размерная группа была

образована клетками преимущественно округлой формы, диаметр которых составлял 4–7 мкм (рис. 1). Внутри группы клетки подразделялись на две размерные подгруппы. Самые мелкие клетки диаметром $4,5 \pm 0,2$ мкм обладали темно-фиолетовым ядром с плотной структурой и значительной долей гетерохроматина, а также узким ободком цитоплазмы светло-базофильных оттенков (рис. 1.1). Подобные морфологические признаки характерны для ряда форменных элементов, различить которые методом световой микроскопии не представляется возможным. В сосудах периферического русла описанные структуры идентифицируются как тромбоциты и малые лимфоциты. Однако, имея дело с кроветворными органами, необходимо учитывать, что схожие морфологические характеристики имеют и колониеобразующие единицы (КОЕ) – родоначальные клетки всех ростков гемопоэза. Поскольку в настоящей работе исследовали именно гомогенаты кроветворных органов, а не их отпечатки, это позволило учесть клетки, которые аттрактированы непосредственно в строме пронефроса. Следовательно, в данном случае часть подобных фор-

менных элементов принадлежала именно к классу КОЕ. Лимфоциты и тромбоциты, в свою очередь, могли попасть в суспензию клеток непосредственно из сосудов периферического русла.

Среди подгруппы мелких клеток, по всей видимости, также присутствовали предшественники лимфоцитов и тромбоцитов: пролимфоциты и протромбоциты. Однако идентифицировать данные клеточные структуры методом световой микроскопии также затруднительно.

Более крупные клетки из данной размерной группы имели средний диаметр $6,5 \pm 0,1$ мкм и представляли собой большие лимфоциты (рис. 1.2).

Кластер средних клеток – диаметр 8–9 мкм. Данная группа была образована бластными клетками крови всех ростков гемопоэза. Клетки имели диаметр $8,4 \pm 0,2$ мкм, характеризовались крупным ядром, занимающим почти весь объем клетки, цвет которого варьировал от ярко-красного до темно-фиолетового (рис. 2). В цитоплазме, расположенной узким ободком вокруг ядра, часто наблюдалась выраженная перинуклеарная зона. Повышенное содержание эухрома-

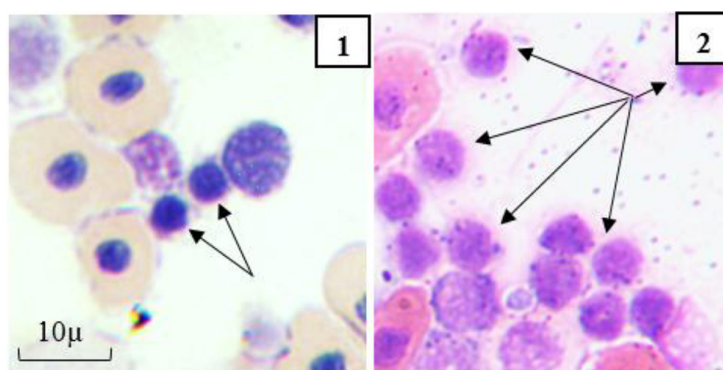


Рис. 1. Кластер клеток малого размера в пронефросе и селезенке *Scorpaenaporcus*: 1 – колониеобразующие единицы, малые лимфоциты и тромбоциты; 2 – большие лимфоциты

Fig. 1. The cluster of small-size cells of head kidney and spleen of *Scorpaena porcus*: 1 – colony forming cells, small lymphocytes and thrombocytes; 2 – large lymphocytes

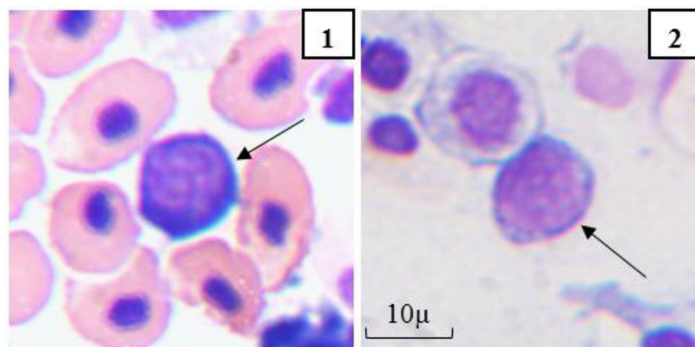


Рис. 2. Кластер клеток среднего размера в пронефросе и селезенке *Scorpaena porcus*: 1 – эритробласт; 2 – бласты клеток белой крови

Fig. 2. The cluster of intermediate-size cells of head kidney and spleen of *Scorpaena porcus*: 1 – erythroblast; 2 – blasts of white blood cells

тина свидетельствовало о высокой функциональной активности ядерных структур.

Ввиду схожести морфологических признаков у всех бластных форм при использовании методов световой микроскопии нами было выделено два типа данных клеток:

- Эритробласты, цитоплазма которых имела выраженную базофильную окраску (рис. 2.1).
- Бластные формы клеток белой крови, отличающиеся цитоплазмой светлых оттенков (рис. 2.2). Они включали в себя миелобласты, монобласты, лимфобласты и мегакариобласты.

Кластер крупных клеток – диаметр более 10 мкм. В кластер наиболее крупных клеток входили элементы диаметром более 10 мкм. Среди них были выделены все типы гранулоцитов, зрелые эритроциты, моноциты, макрофаги и плазматические клетки, находящиеся на различных этапах дифференцировки (рис. 3).

Макрофаги составляли группу наиболее крупных элементов среди всей рассмотренной клеточной популяции. Они имели непостоянную форму с разнообразными очертаниями (рис. 3.1). Средний диаметр большой оси составил $18,2 \pm 1,1$ мкм, малой – $13,4 \pm 0,9$ мкм.

Ядро округлое или эллипсоидное, небольших размеров. Светло-базофильная цитоплазма содержала несколько крупных и множество мелких включений – фагосом.

Плазматические клетки имели округлую форму со средним диаметром $14,2 \pm 0,5$ мкм. Бобовидное ядро содержало глыбки гетерохроматина и располагалось ацентрично в светло-базофильной цитоплазме (рис. 3.2).

На гистологических препаратах пронефроса были идентифицированы предшественники моноцитов, находящиеся на различных этапах дифференцировки. Это клетки округлой формы, со средним диаметром $11,4 \pm 0,3$ мкм. Цитоплазма светлая, слегка базофильная (рис. 3.3). Бобовидное или округлое ядро красно-фиолетовой окраски располагалось ацентрично и занимало большую часть клетки.

Нейтрофилы, базофилы и эозинофилы представляли собой клетки округлой формы диаметром $10,4 \pm 0,1$ мкм с достаточно крупными, ацентрично расположенными овальными ядрами, размер которых уменьшался по мере созревания (рис. 3.4–3.6). Хроматин в ядрах был деконденсирован. В цитоплазме обнаруживались мелкие гранулы различной окраски, соответствующей типу клетки.

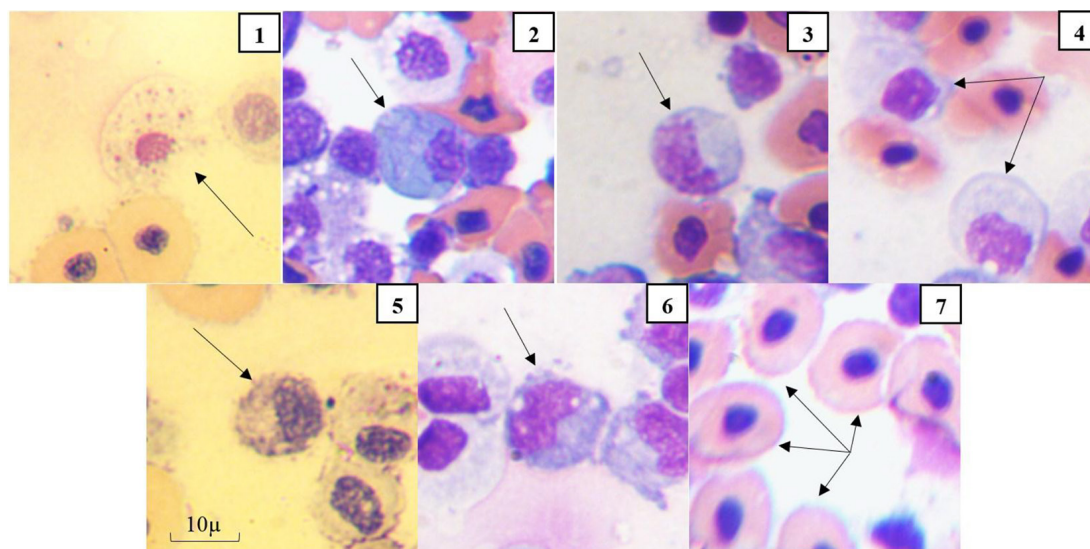


Рис. 3. Кластер клеток крупного размера в пронефросе и селезенке *Scorpaena porcus*: 1 – макрофаг; 2 – плазматическая клетка; 3 – незрелый моноцит; 4 – незрелые нейтрофилы; 5 – незрелый эозинофил; 6 – незрелый базофил; 7 – зрелые эритроциты

Fig. 3. The cluster of large-size cells of head kidney and spleen of *Scorpaena porcus*: 1 – macrophage; 2 – plasma cell; 3 – immature monocyte; 4 – immature neutrophils; 5 – immature eosinophil; 6 – immature basophil; 7 – mature erythrocytes

Зрелые эритроциты скорпены, обнаруженные в пронефросе, имели эллипсоидную форму со средними размерами большой и малой оси $12,7 \pm 0,2$ и $9,7 \pm 0,2$ мкм соответственно. Небольшое ядро было плотной структуры с преобладанием гетерохроматина (рис. 3.7). Ацидофильная окраска цитоплазмы свидетельствовала о присутствии в ней молекул гемоглобина.

Помимо форменных элементов, на мазках выделялись эритроцитарные тени. Они представляли собой розоватые пятна, появляющиеся в результате разрушения эритроцитов. Однако ввиду отсутствия мембран у этих образований определить их размер не представлялось возможным.

Клеточный состав селезенки

В селезенке морского ерша были выделены две размерные группы клеток, соответствующие мелкому и крупному кластеру

в суспензии пронефроса. Аналогично пронефросу, группа мелких клеток селезенки состояла из лимфоцитов, тромбоцитов и колониобразующих единиц.

Крупный кластер клеток селезенки был образован преимущественно зрелыми эритроцитами. Эритроциты, найденные в селезенке, обладали более выраженной эллипсоидностью (большая ось – $12,2 \pm 0,2$ мкм, малая – $7,9 \pm 0,2$ мкм) и часто имели некоторые нарушения формы (пойкилоцитоз), что характерно для стареющих эритроидных элементов. Отмечали также эритроциты с увеличенным объемом (макроциты), диаметр которых составил $18,2 \pm 0,6$ и $15,0 \pm 0,3$ мкм для большой и малой оси соответственно.

На мазках также присутствовали эритроцитарные тени. Другие форменные элементы в селезенке были малочисленны (менее 2 %) и представляли собой эритробласты и клетки белой крови.

*Клеточный состав кроветворных органов
в периоды покоя и нереста*

У всех особей, находившихся в нерестовом состоянии, был отмечен рост числа бластных форм в пронефросе (рис. 4). В сравнении со стадией функционального покоя количество бластов белых клеток крови увеличилось в полтора раза и составило $9,3 \pm 2,1$ %, однако изменения не были достоверными. Содержание эритробластов увеличилось еще более – в 2,5 раза – и достигло значений $11,5 \pm 2,3$ % ($p > 0,95$). Одновременно регистрировалось некоторое снижение числа клеток наименьшей размерной группы (лимфоцитов, тромбоцитов и колониеобразующих единиц) у нерестящихся особей. Их доля среди клеток пронефроса составляла $23,3 \pm 7,5$ %, что

на 30 % меньше, чем у особей в состоянии функционального покоя. Количество больших лимфоцитов снизилось на треть и составило $14,2 \pm 3,3$ %.

Основную часть форменных элементов крупного кластера у всех исследуемых особей составили гранулоциты, находящиеся на различных этапах дифференцировки. Наиболее массовыми представителями этой группы были незрелые нейтрофилы. У особей, находящихся в состоянии функционального покоя, на их долю приходилось более 24 % всей клеточной популяции пронефроса, у нерестящихся – более 37 %. Число эозинофилов существенно не изменялось и находилось на уровне 2–3 %. Базофилы у рыб встречаются крайне редко (Иванова,

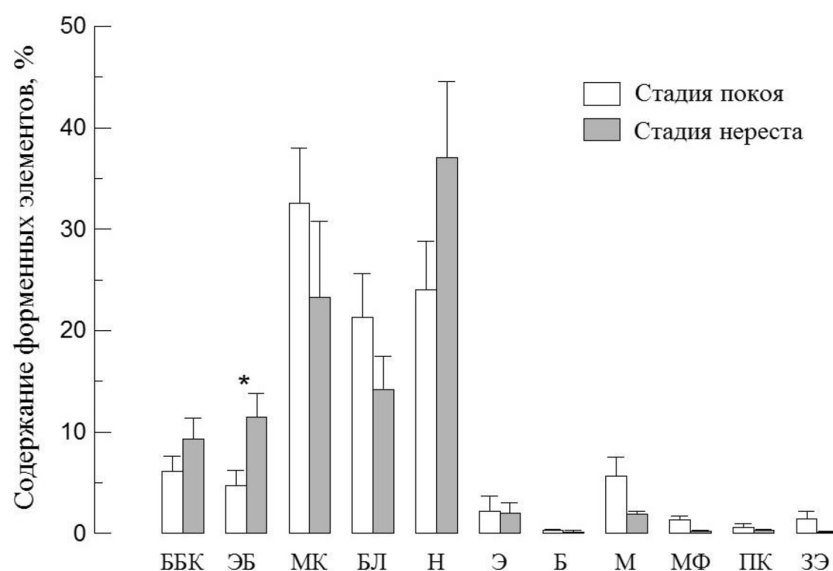


Рис. 4. Процентное содержание форменных элементов в пронефросе скорпены в зависимости от стадии нерестового периода: ББК – бласты клеток белой крови, ЭБ – эритробласты, МК – мелкие клетки (колониеобразующие единицы, лимфоциты и тромбоциты), БЛ – большие лимфоциты, Н – незрелые нейтрофилы, Э – незрелые эозинофилы, Б – незрелые базофилы, М – незрелые моноциты, МФ – макрофаги, ПК – плазматические клетки, ЗЭ – зрелые эритроциты. * – различия достоверны по t-критерию Стьюдента, $p > 0,95$

Fig. 4. The percentage of blood cells in head kidney during the different stages of the spawning season: ББК – white blast cells, ЭБ – erythroblasts, МК – small cells (colony forming cells, lymphocytes, and thrombocytes), БЛ – large lymphocytes, Н – immature neutrophils, Э – immature eosinophils, Б – immature basophils, М – immature monocytes, МФ – macrophages, ПК – plasma cells, ЗЭ – mature erythrocytes. * – the means are significantly different (Student's t-test, $p > 0.95$)

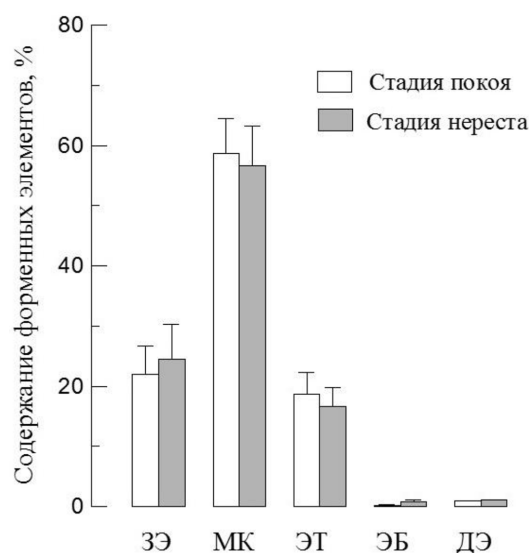


Рис. 5. Процентное содержание форменных элементов в селезенке скорпены в зависимости от стадии нерестового периода: ЗЭ – зрелые эритроциты, МК – мелкие клетки (колониеобразующие единицы, лимфоциты, тромбоциты), ЭТ – эритроцитарные тени, ЭБ – эритробласты, ДЭ – другие форменные элементы

Fig. 5. The percentage of blood cells in spleen during the different stages of the spawning season: ЗЭ – mature erythrocytes, МК – small cells (colony forming cells, lymphocytes, thrombocytes), ЭТ – erythrocyte ghosts, ЭБ – erythroblasts, ДЭ – other blood cells

1983), в нашем случае их было обнаружено менее 0,3 %.

Обратные изменения касались созревающих моноцитов. У нерестящихся особей их содержание регистрировалось на уровне $1,9 \pm 0,3$ %, тогда как в состоянии функционального покоя их было в 3 раза больше.

Относительно содержания макрофагов, плазматических клеток и зрелых эритроцитов достоверных различий обнаружено не было, их количество не превышало 3 % от всех форменных элементов пронефроса. Также встречались единичные случаи лизиса эритроцитов (эритроцитарные тени).

Клеточные популяции селезенки были представлены зрелыми эритроцитами, а также клетками мелкого кластера (тромбоцитами, колониеобразующими единицами и лимфоцитами). Их количество достоверно не изменялось в зависимости от нерестового

периода (рис. 5). Кроме того, на мазках были отмечены эритроцитарные тени. Количество других форменных элементов не превышало 2 %, среди них наиболее массовыми представителями в нерестовый период были эритробласты (0,86 %).

Обсуждение

На мазках пронефроса морского ерша были идентифицированы клетки всех ростков линий кроветворения рыб: эритроидного, миелоидного и лимфоидного. Это позволяет заключить, что пронефрос является основным органом гемопоэза у морского ерша. Основную массу клеток пронефроса составляли незрелые элементы, находящиеся на разной стадии дифференцировки. Зрелые форменные элементы были относительно немногочисленны. По-видимому, они попали в суспензию из сосудов периферического русла

в момент отбора образцов ткани. Очевидно, что при таком соотношении зрелых/незрелых клеток пронефрос является местом образования клеток крови, а не их резервирования. Подобные особенности были отмечены у различных видов рыб (Catton, 1951; Claver, Quaglia, 2009; Kondera, 2011; Kondera, 2014; Gordeev et al., 2019).

Отдельного внимания заслуживают макрофаги, плазматические клетки, а также моноциты, находящиеся на различных стадиях дифференцировки, обнаруживаемые нами на мазках пронефроса. Они свидетельствуют о том, что пронефрос морского ерша, помимо кроветворной функции, также играет роль иммунокомпетентного органа. Подобная специализация пронефроса характерна для костистых рыб (Tort et al., 2003). Макрофаги, плазматические клетки и моноциты также были обнаружены в почках различных видов рыб (Meseguer et al., 1991; Joerink et al., 2006; Rombout et al., 2005; Гордеев и др., 2017). Общее число макрофагов, моноцитов и плазматических клеток в пронефросе скорпены составило около 3 %. Мы не фиксировали значительных изменений в количестве этих форменных элементов у нерестящихся и зимующих рыб.

Иная ситуация наблюдалась в селезенке. В период функционального покоя на мазках селезенки обнаруживались преимущественно эритроциты. При этом они имели характерную более вытянутую форму, которая присуща стареющим клеткам. Кроме того, на микрофотографиях селезенки часто встречались макроциты (эритроциты крупных размеров). Подобное набухание эритроцитов обычно предшествует их лизису (Потапенко и др., 2006). Вышеуказанные особенности морфологии эритроцитов, а также наличие большого числа эритроцитарных теней позволяют заключить, что селезенка морского ерша выполняет, в первую очередь, функцию

утилизации стареющих красных клеток крови, что совпадает с функциональной ролью селезенки у других костистых рыб (Abdel-Aziz et al., 2010; Witeska, 2013). Кроме того, очевидно, что в данном органе происходит резервирование лимфоцитов и тромбоцитов.

В период функционального покоя в селезенке практически не обнаруживалось бластных форм. У нерестящихся особей, напротив, на мазках отмечались эритробласты. У рыб, как известно, синтез новых эритроцитов осуществляется преимущественно в период нереста (Soldatov, 2005a; Witezka, 2013). В период функционального покоя активность эритропоэтической ткани, как правило, подавлена. Учитывая это, а также тот факт, что на мазках селезенки обнаруживались только бласты эритроцитов, логично предположить, что этот орган выполняет исключительно эритропоэтическую функцию и, таким образом, является органом вторичного эритропоэза.

Отдельный интерес представляет идентификация мелких клеток, обнаруженных в пронефросе и селезенке. Наименьшими размерами характеризовались тромбоциты и малые лимфоциты. Однако разделение малых лимфоцитов и тромбоцитов на мазках в значительной мере носит субъективный характер. Отдельно следует учитывать, что в кроветворной ткани рыб присутствуют также стволовые гемопоэтические клетки, которые по морфологическому профилю идентичны малым лимфоцитам (Spangrude et al., 1988), однако несут совершенно иную функциональную нагрузку. Очевидно, что для однозначного разделения лимфоцитов, тромбоцитов и стволовых клеток недостаточно методов световой микроскопии.

Заключение

Организация гемопоэза у скорпены в целом соответствует общим принципам кровет-

ворения у других костистых. Было показано, что пронефрос является основным кроветворным органом, включающим бластные клетки всех ростков гемопоэза. Селезенка служит местом депонирования и утилизации стареющих эритроцитов и функционирует как эри-

тропоэтический орган только в период нереста, будучи «резервным» очагом эритропоэза у скорпены. Гемопоэтическая активность обоих органов усиливается в период нереста, это затрагивает, главным образом, процессы эритропоэза.

Список литературы / References

Гордеев И. И., Балабанова Л. В., Суворова Т. А. (2017) Состав лейкоцитов органов кроветворения антарктического клыкача. *Труды ВНИРО*, 167: 6–11 [Gordeev I. I., Balabanova L. V., Suvorova T. A. (2017) Composition of leukocytes in the hematopoietic organs of Antarctic toothfish. *Proceedings of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography* [Trudy VNIRO], 167: 6–11 (in Russian)]

Иванова Н. Т. (1983) *Атлас клеток крови рыб: сравнительная морфология и классификация форменных элементов крови рыб*. Легкая и пищевая промышленность, 184 с. [Ivanova N. T. (1983) *Atlas of fish blood cells: comparative morphology and classification of fish blood cells*. Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 184 p. (in Russian)]

Маслова М. Н., Тавровская Т. В. (1991) Динамика сезонных изменений в системе красной крови низших позвоночных: сезонная динамика эритропоэза у форели *Salmo gairdneri*. *Журнал эволюционной биохимии и физиологии*, 27(6): 796–798 [Maslova M. N., Tavrovskaya T. V. (1991) Dynamics of seasonal changes in the red blood system of the lower vertebrates: seasonal dynamics of erythropoiesis in the trout *Salmo gairdneri*. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology* [Zhurnal evolyutsionnoi biokhimii i fiziologii], 27(6): 796–798 (in Russian)]

Потапенко А. Я., Кягова А. А., Тихомиров А. М. (2006) *Осмотическая устойчивость эритроцитов*. ГОУ ВПО РГМУ, 16 с. [Potapenko A. Ya., Kyagova A. A., Tikhomirov A. M. (2006) *The osmotic stability of red blood cells*. Russian State Medical University, 16 p. (in Russian)]

Сакун О. Ф., Буцкая Н. А. (1963) *Определение стадий зрелости при изучении половых циклов рыб*. М., Изд-во АН СССР, 35 с. [Sakun O. F., Butskaya N. A. (1963) *Determining the stages of gonadal maturity in the study of reproductive cycles of fish*. Moscow, AS USSR, 35 p. (in Russian)]

Abdel-Aziz E. S. H., Abdu S. B. S., Ali T. E. S., Fouad H. F. (2010) Haemopoiesis in the head kidney of tilapia, *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cichlidae): a morphological (optical and ultrastructural) study. *Fish Physiology and Biochemistry*, 36(3): 323–336

Abràmoff M. D., Magalhães P. J., Ram S. J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, 11(7): 36–41

Bridges D. W., Cech J. J. Jr, Pedro D. N. (1976) Seasonal hematological changes in winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 105(5): 596–600

Catton W. T. (1951) Blood cell formation in certain teleost fishes. *Blood*, 6(1): 39–60

Claver J. A., Quaglia A. I. E. (2009) Comparative morphology, development, and function of blood cells in nonmammalian vertebrates. *Journal of Exotic Pet Medicine*, 18(2): 87–97

Collazos M. E., Ortega E., Barriga C., Rodriguez A. B. (1998) Seasonal variation in haematological parameters in male and female *Tinca tinca*. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 183(1–2): 165–168

- De Pedro N., Guijarro A. I., López-Patiño M.A., Martínez-Álvarez R., Delgado M. J. (2005) Daily and seasonal variations in haematological and blood biochemical parameters in the tench, *Tinca tinca* Linnaeus, 1758. *Aquaculture Research*, 36(12): 1185–1196
- Fänge R., Nilsson S. (1985) The fish spleen: structure and function. *Experientia*, 41(2): 152–158
- Fijan N. (2002a) Morphogenesis of blood cell lineages in channel catfish. *Journal of Fish Biology*, 60(4): 999–1014
- Fijan N. (2002b) Composition of main haematopoietic compartments in normal and bled channel catfish. *Journal of Fish Biology*, 60(5): 1142–1154
- Gordeev I.I., Mikryakov D.V., Balabanova L.V., Mikryakov V.R. (2019) The cell composition of the peripheral blood and some hematopoietic organs in the Antarctic starry skate *Amblyraja georgiana* (Norman, 1938) (Rajiformes: Rajidae) from the Scotia Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 45(6): 481–485
- Joerink M., Ribeiro C.M.S., Stet R.J.M., Hermesen T., Savelkoul H.F.J., Wiegertjes G.F. (2006) Head kidney-derived macrophages of common carp (*Cyprinus carpio* L.) show plasticity and functional polarization upon differential stimulation. *Journal of Immunology*, 177(1): 61–69
- Kavadias S., Castritsi-Catharios J., Dessypris A., Miliou H. (2004) Seasonal variation in steroid hormones and blood parameters in cage-farmed European sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). *Journal of Applied Ichthyology*, 20(1): 58–63
- Kohanestani Z.M., Hajimoradloo A., Ghorbani R., Yulghi S., Hoseini A., Molaee M. (2013) Seasonal variations in hematological parameters of *Alburnoides eichwaldii* in Zaringol Stream-Golestan Province, Iran. *World Journal of Fish and Marine Sciences*, 5(2): 121–126
- Kondera E. (2011) Haematopoiesis in the head kidney of common carp (*Cyprinus carpio* L.): a morphological study. *Fish Physiology and Biochemistry*, 37(3): 355–362
- Kondera E. (2014) Cell composition of the head kidney of European chub (*Squalius cephalus* L.). *Archives of Polish Fisheries*, 22(4): 271–280
- Meseguer J., Esteban M. A., Agulleiro B. (1991) Stromal cells, macrophages and lymphoid cells in the head-kidney of sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). An ultrastructural study. *Archives of Histology and Cytology*, 54(3): 299–309
- Rodriguez F. A. (1995) Basic hematology of *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae), in Cundinamarca, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 4: 283–288
- Rombout J.H.W.M., Huttenhuis H.B.T., Picchiatti S., Scapigliati G. (2005) Phylogeny and ontogeny of fish leucocytes. *Fish & Shellfish Immunology*, 19(5): 441–455
- Sala-Rabanal M., Sánchez J., Ibarz A., Fernández-Borràs J., Blasco J., Gallardo M. A. (2003) Effects of low temperatures and fasting on hematology and plasma composition of gilthead sea bream (*Sparus aurata*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 29(2): 105–115
- Schneider C. A., Rasband W. S., Eliceiri K. W. (2012) NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7): 671–675
- Soldatov A. A. (2005a) Peculiarities of organization and functioning of the fish red blood system. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, 41(3): 272–281
- Soldatov A. A. (2005b) Physiological aspects of effects of urethane anesthesia on the organism of marine fishes. *Hydrobiological Journal*, 41(1): 113–126
- Soldatov A. A., Pashkova Y. V., Kukhareva T. A. (2012) Micronuclei inclusions in erythrocytes of round goby at various intensity of erythropoietic processes. *Hydrobiological Journal*, 48(6): 81–85

Spangrude G. J., Heimfeld S., Weissman I. L. (1988) Purification and characterization of mouse hematopoietic stem cells. *Science*, 241(4861): 58–62

Tiihonen K., Nikinmaa M. (1991) Substrate utilization by carp (*Cyprinus carpio*) erythrocytes. *Journal of Experimental Biology*, 161(1): 509–514

Tort L., Balasch J. C., Mackenzie S. (2003) Fish immune system. A crossroads between innate and adaptive responses. *Inmunología*, 22(3): 277–286

Witeska M. (2013) Erythrocytes in teleost fishes: a review. *Zoology and Ecology*, 23(4): 275–281

Zuasti A., Ferrer C. (1989) Haemopoiesis in the head kidney of *Sparus auratus*. *Archives of Histology and Cytology*, 52(3): 249–255

DOI 10.17516/1997-1389-0331

УДК 574.5

Effect of Anthropogenic Factors on the Ecosystem of the Yenisei River Anabranh within the City of Krasnoyarsk

Elena S. Kravchuk^{a*},
Olga P. Dubovskaya^{a,b}, Svetlana P. Shulepina^b,
Olesya V. Anishchenko^a, Elena A. Ivanova^{a,b},
Larisa A. Glushchenko^b, Nadezhda N. Sushchik^{a,b},
Olesia N. Makhutova^{a,b}, Anzhelika A. Kolmakova^a,
Alexander P. Tolomeev^{a,b}, Anton V. Drobotov^a,
Alexander V. Ageev^b, Inna I. Morozova^b,
Yuliya D. Anishchenko^a and Michail I. Gladyshev^{a,b}

^a*Institute of Biophysics SB RAS,*

FRC “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”

Krasnoyarsk, Russian Federation

^b*Siberian Federal University*

Krasnoyarsk, Russian Federation

Received 09.10.2020, received in revised form 19.10.2020, accepted 23.10.2020, published online 23.11.2020

Abstract. In recent decades, freshwater ecosystems have regularly experienced blooms of green algae (green tides), causing environmental and economic damage. Blooms of green alga *Spirogyra* sp. occur in the ‘Abakanskaya’ anabranh of the Yenisei River in summer months. The anabranh is influenced by several anthropogenic factors: construction of a dam in the upper reaches; heated water discharge from a thermal power plant; fish farming. The aim of this study was to assess the impact of anthropogenic factors on the ecosystem of the Abakanskaya anabranh and to identify the main factors favoring *Spirogyra* sp. blooms. Samples were taken in May–September 2018–2019 at four sites: 1 – upstream of the dam (control), 2 – downstream of the dam, 3 – near the point of heated water discharge, 4 – downstream of the fish farm. Physical and chemical parameters, biomass and species composition of phytoplankton, phytoperiphyton, zooplankton, zoobenthos, and higher water plants, gross primary production (GPP), nitrogen content in biomass of periphyton, higher plants, and

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: kravchuk@ibp.krasn.ru

ORCID: 0000-0003-3185-6322 (Kravchuk E.); 0000-0003-3759-0510 (Shulepina S.); 0000-0002-1976-599X (Anishchenko O.); 0000-0002-3220-103X (Ivanova E.); 0000-0001-5623-1121 (Glushchenko L.); 0000-0001-5587-9807 (Sushchik N.); 0000-0002-9387-5054 (Makhutova O.); 0000-0002-9124-4566 (Tolomeev A.); 0000-0003-1717-0092 (Morozova I.); 0000-0002-7438-0347 (Anishchenko Yu.); 0000-0003-2276-3095 (Gladyshev M.)

zoobenthos were studied. The main factor that caused changes in the community was that there was no water flow in the anabranch because of the low capacity of the dam drainage pipes. While upstream of the dam most ecosystem features were within the limits typical for this part of the Yenisei River, downstream of the dam, the system seemed to change from lotic to lentic: percentage of motile forms of phytoplankton, biomass of zooplankton, percentage of true zooplankton species, taxon number and taxonomic diversity of zooplankton and zoobenthos became higher; phytoplankton primary production rose (because of *Spirogyra* sp. bloom); higher water plants thrived. The other investigated factors, namely, thermal, nutrient, and organic pollution evidently produced combined effect on the ecosystem because of the absence of water flow, and their specific effects were not obvious.

Keywords: *Spirogyra* sp., harmful algal blooms, metaphyton, dam, flow alteration, thermal pollution, aquaculture, eutrophication.

Acknowledgements. The project «Assessment of the ecological state of the Abakanskaya branch of the Yenisei River in Krasnoyarsk, determination of the premises for its deterioration and development of recommendations for its improvement» was funded by Krasnoyarsk Regional Fund of Science. This research was funded by the State Assignment within the framework of the fundamental research program of the Russian Federation, topic No. 51.1.1; the Government Assignment given by Ministry of Science and Higher Education of Russian Federation to Siberian Federal University in 2020 (Project No. FSRZ-2020-0006, “Biologically active components in ecological, biotechnological, and medical systems”).

Citation: Kravchuk E.S., Dubovskaya O.P., Shulepina S.P., Anishchenko O.V., Ivanova E.A., Glushchenko L.A., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kolmakova A.A., Tolomeev A.P., Drobotov A.V., Ageev A.V., Morozova I.I., Anishchenko Yu.D., Gladyshev M.I. Effect of anthropogenic factors on the ecosystem of the Yenisei River anabranch within the city of Krasnoyarsk. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 208–237. DOI: 10.17516/1997-1389-0331

Влияние антропогенных факторов на экосистему протоки р. Енисей в черте города Красноярск

**Е. С. Кравчук^а, О. П. Дубовская^{а, б}, С. П. Шулепина^б,
О. В. Анищенко^а, Е. А. Иванова^{а, б}, Л. А. Глущенко^б,
Н. Н. Сущик^{а, б}, О. Н. Махутова^{а, б}, А. А. Колмакова^а,
А. П. Толмеев^{а, б}, А. В. Дроботов^а, А. В. Агеев^б,
И. И. Морозова^б, Ю. Д. Анищенко^а, М. И. Гладышев^{а, б}**

^а*Институт биофизики СО РАН*

ФИЦ «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, Красноярск

^б*Сибирский федеральный университет*

Российская Федерация, Красноярск

Аннотация. В последние десятилетия в пресноводных экосистемах часто наблюдается массовый рост зеленых водорослей («зеленые приливы»), вызывающий негативные экологические и экономические последствия. Абаканская протока р. Енисей, в которой в летние месяцы происходит массовое развитие зеленой водоросли *Spirogyra* sp., подвержена влиянию ряда антропогенных факторов: верховье протоки перекрыто дамбой, в протоку сбрасываются подогретые воды ТЭЦ, работает рыбопроизводное хозяйство. Целью данной работы было оценить влияние антропогенных факторов на экосистему Абаканской протоки и выявить основные факторы, способствующие массовому росту в ней спирогиры. Пробы отбирали в мае-сентябре 2018–2019 гг. на четырех станциях: 1 – выше дамбы (фон), 2 – ниже по течению от дамбы, 3 – в районе поступления подогретых вод ТЭЦ, 4 – ниже рыбопроизводных садков. Оценивали физические и химические показатели, биомассу и видовой состав фитопланктона, фитоперифитона, зоопланктона, зообентоса и высших водных растений (ВВР), валовую первичную продукцию (ВПП), содержание азота в биомассе перифитона, ВВР и зообентоса. Показано, что в результате низкой пропускной способности дренажных труб дамбы в протоке отсутствует стоковое течение воды, что является основным фактором, вызывающим перестройку сообщества. Если выше дамбы большинство показателей находилось в пределах, характерных для данного участка р. Енисей, то на нижележащем участке наблюдаются признаки перехода лотической системы в лентическую: возрастает доля подвижных форм фитопланктона, биомасса зоопланктона, доля представителей истинного планктона, число таксонов и таксономическое разнообразие зоопланктона и зообентоса, ВПП фитоперифитона (за счет интенсивного роста *Spirogyra* sp.), появляются заросли ВВР. Другие исследованные факторы – тепловое, биогенное и органическое загрязнение – в связи с отсутствием стокового течения, очевидно, действовали на экосистему в комплексе, и их специфические эффекты в явном виде не были замечены.

Ключевые слова: *Spirogyra* sp., вредоносное «цветение» водорослей, метафитон, дамба, изменение проточности, тепловое загрязнение, аквакультура, эвтрофирование.

Благодарности. Проект «Оценка экологического состояния Абаканской протоки реки Енисей в г. Красноярске, определение предпосылок его ухудшения и выработка рекомендаций по его улучшению» проделан при поддержке Красноярского краевого фонда науки. Работа поддержана Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, тема № 51.1.1; Государственным заданием Министерства науки и высшего образования Российской Федерации Сибирскому федеральному университету на 2020 год (проект № FSRZ-2020–0006, тема проекта «Биологически активные вещества в экологических, биотехнологических и медицинских системах»).

Цитирование: Кравчук, Е. С. Влияние антропогенных факторов на экосистему протоки р. Енисей в черте города Красноярска / Е. С. Кравчук, О. П. Дубовская, С. П. Шулепина, О. В. Анищенко, Е. А. Иванова, Л. А. Глушенко, Н. Н. Сушик, О. Н. Махутова, А. А. Колмакова, А. П. Толмеев, А. В. Дроботов, А. В. Агеев, И. И. Морозова, Ю. Д. Анищенко, М. И. Гладышев // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 208–237. DOI: 10.17516/1997–1389–0331

Введение

Деятельность человека с каждым годом оказывает все большее влияние на пресноводные экосистемы (Søndergaard, Jeppesen, 2007). Изменение среды под воздействием антропогенных факторов неизбежно приводит к изменению структурных и функциональных показателей сообщества организмов, населяющих водный объект (Bunn, Arthington, 2002). Перестройка водорослевого сообщества зачастую сопровождается снижением видового разнообразия и массовым развитием отдельных видов («цветение» воды цианопрокариотами, «зеленые приливы» нитчатых водорослей), что, в свою очередь, может вызывать ухудшение качества воды, гипоксию, заболачивание и ряд других проблем (Gladyshev, Gubelit, 2019; Burford et al., 2020).

Влияние различных антропогенных факторов (в частности, зарегулирования стока, сброса загрязненных и подогретых вод, аквакультуры) на речные экосистемы интенсивно изучается на протяжении десятилетий (Bunn, Arthington, 2002; Podemski, Blanchfield, 2006; Zargar, Ghosh, 2006; Ruiz-Zarzuola et al., 2009; Poff, Zimmerman, 2010; Czerniawski et al., 2013; Mavraganis et al., 2017; Ruzickova et al., 2017; Wang et al., 2018; Nashaat et al., 2019). Однако в подавляющем большинстве случаев исследо-

ватели рассматривают изменения, вызываемые одним определенным типом воздействия на одну (реже несколько) группу организмов. Работ, в которых оценивалось бы одновременное воздействие нескольких факторов на все звенья экосистемы, нами при анализе рецензируемых научных источников не найдено. С одной стороны, это, вероятно, связано со сложностью интерпретации комплексного влияния на экосистему. С другой стороны, исследуемые источники антропогенного воздействия должны быть расположены в достаточной близости друг от друга, иначе будет сложно разделить их влияние от изменений в сообществе, вызванных пространственной разобщенностью. Поэтому все еще достаточно сложно оценить результаты совместного влияния разных антропогенных факторов на экосистему водотока.

В черте г. Красноярска расположена Абаканская протока р. Енисей, которая является одним из любимых мест отдыха горожан. Однако в последние годы в Абаканской протоке в летние месяцы происходит интенсивный рост зеленой водоросли *Spirogyra* sp., значительная масса которой скапливается и разлагается на поверхности воды, что приводит к потере Абаканской протокой рекреационных свойств. Протока подвержена интенсивному антропо-

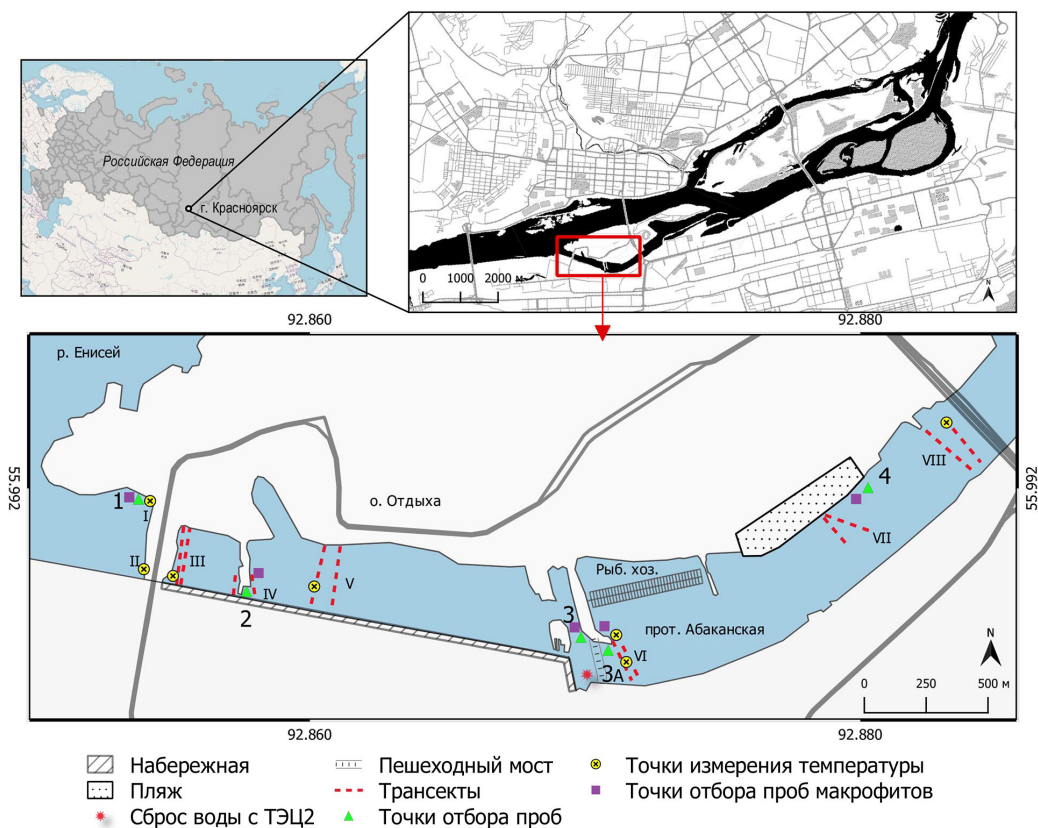


Рис. 1. Карта-схема Абаканской протоки р. Енисей

Fig. 1. Diagrammatic map of the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River

генному прессу: верховье протоки перекрыто дамбой, в протоку сбрасываются подогретые воды ТЭЦ, работает рыбозаводное хозяйство; это позволяет использовать ее как модельный объект для исследования одновременного воздействия ряда антропогенных факторов. Целью данной работы было оценить влияние антропогенных факторов на экосистему Абаканской протоки р. Енисей и попытаться выявить основные факторы, способствующие массовому развитию в ней *Spirogyra* sp.

Район и методы исследования

Абаканская протока р. Енисей (55°59' с.ш., 92°51' в.д.) расположена в центре г. Красноярска между островом Отдыха и правым берегом (рис. 1). В верхней части русло прото-

ки перекрывает дамба, по которой проходит автомобильная дорога. Возле правого берега через дамбу проложены две трубы, обеспечивающие частичный пропуск воды между верхней и основной частями протоки. Ниже по течению в нескольких местах находятся искусственные насыпи, представляющие собой защитный слой проходящих по дну протоки дюкеров. Возле одной из таких насыпей организовано рыбозаводное хозяйство и установлены садковые линии для выращивания и выдерживания рыбы. В центральной части Абаканской протоки у правого берега через рассеивающий выпуск осуществляется сброс теплой технологической воды ТЭЦ 2. Кроме того, в нескольких местах в протоку поступают городские ливневые стоки.

Дно протоки сложено каменисто-галечными грунтами. Из-за сброса глубинных вод Красноярского водохранилища, расположенного в 35 км выше по течению, протока подвержена периодическим колебаниям уровня. Летом прибрежная зона интенсивно используется населением в рекреационных целях – на острове Отдыха расположен городской пляж, лодочный причал, прогулочные дорожки, а вдоль правого берега проходит городская набережная.

Работы проводили в 2018 и 2019 гг. В 2018 г. пробы отбирали на четырех станциях левого берега, различающихся по уровню антропогенной нагрузки (рис. 1): станция 1 находилась в 50 м выше дамбы на условно фоновом участке протоки; станция 2 – 200 м ниже по течению от дамбы и отражала изменения, происходящие в экосистеме при зарегулировании стока; станция 3 – в районе поступления подогретых вод ТЭЦ; станция 4 – 500 м ниже рыбоводных садков и возле городского пляжа. Пробы на каждой станции отбирали 31 мая, 28 июня, 23 июля и 27 августа. В 2019 г. пробы были взяты на тех же станциях 28 мая, 27 июня, 23 июля, 7 и 27 августа и 11 сентября. Дополнительно 7 и 27 августа и 11 сентября 2019 г. пробы отбирали на станции 3а (рис. 1).

Пробы отбирали возле берега на глубине 0,5-0,7 м. Воду для оценки видового состава и количественных показателей фитопланктона, определения содержания хлорофилла «а», гидрофизических и гидрохимических анализов зачерпывали пластиковым ведром. Температуру воды измеряли электронным термометром Long-Stem Thermometer, F/C, 8 (Cole-Parmer, США), содержание растворенного кислорода – кислородомером HI 9142 (Hanna Instruments, США), pH – с помощью лабораторного pH-метра PB-11 (Sartorius, Германия).

Для определения видового состава, численности и биомассы фитопланктона про-

бы воды объемом 400 мл фильтровали через мембранные фильтры ОС-2 (Владипор, Россия; диаметр пор 0,45 мкм). Для отбора проб фитоперифитона на дно помещали стальную рамку 10x10 см, из которой изымали гальку. Обрастания снимали с субстрата с помощью щетки и помещали в банку с небольшим количеством речной воды. Пробы фитопланктона и перифитона консервировали фиксатором на основе раствора Люголя в модификации Г.В. Кузьмина. Определение видового состава и численности водорослей проводили в камере Фукса–Розенталя объемом 3,2 мкл. Размеры клеток определяли с помощью окуляр-микрометра. Биомассу рассчитывали по объему клеток, приравнивая удельную массу к единице (Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992).

На каждой станции проводили измерения интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) с помощью наземного поверхностного сенсора LI-190 SA и регистрирующего устройства LI-COR 1400 (LI-COR Ltd., США), а также измерения подводной освещенности погружными сенсорами LI-193SA и LI-192SA (LI-COR Ltd., США) (Tolomeev et al., 2014) у поверхности, на глубинах 0,4 – 0,5 м и 0,75 – 1 м, в зависимости от максимальной глубины. Эвфотическая зона на участках наблюдений достигала дна.

Валовая первичная продукция (ВПП) фитопланктона и перифитона была рассчитана на основе содержания хлорофилла «а» и потенциальной фотосинтетической активности микроводорослей и цианобактерий. Для определения содержания хлорофилла «а» пробы речной воды (в среднем 500 мл) и суспензии фитоперифитона (100 мл), полученной разведением исходных проб в 4 – 60 раз, фильтровали через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм (Владипор, Россия), с подложкой из суспензии $MgCO_3$. Экстракцию

хлорофилла проводили в 90%-ном этаноле с предварительным кипячением в течение 10 мин. После остывания пробы держали при 4 °C в течение 14 ч, затем температуру доводили до комнатной, центрифугировали и определяли оптическую плотность супернатанта с помощью спектрофотометра SmartSpec Plus (BioRad, США) с поправкой на феофетин, до и после подкисления 3М HCl (3 мкл раствора соляной кислоты на 3 мл экстракта), по формуле, представленной в работе (Nusch, 1980).

Для определения потенциальной фотосинтетической активности фитопланктона и фитоперифитона (относительной вариабельной флуоресценции) была измерена флуоресценция ($\lambda=685$ нм) проб до и после добавления ингибитора электрон-транспортной цепи фотосинтеза – симазина (2-хлор-4,6-бис(этиламино)-с-триазин) с помощью индукционного флуориметра ФЛ-304 (Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия) (Анищенко, 2008) непосредственно после доставки проб в лабораторию.

Для каждого горизонта была вычислена ВПП фитопланктона ($\text{гO}_2/(\text{м}^3 \cdot \text{ч})$), согласно (Gaevsky et al., 2000):

$$\text{ВПП} = 6,227 \cdot 10^{-3} \cdot X_{\text{л а}} \cdot \Delta \text{Фл} / \text{Фл}_M \cdot \sqrt{I_z}, \quad (1)$$

где $\Delta \text{Фл} / \text{Фл}_M$ – относительная вариабельная флуоресценция (отн. ед.); $X_{\text{л а}}$ – концентрация хлорофилла «а» планктона ($\text{мг}/\text{м}^3$) в пробе, принятая для столба воды; I_z – среднечасовая интенсивность ФАР ($\text{Вт}/\text{м}^2$) на данном горизонте.

Относительная вариабельная флуоресценция рассчитывалась по формуле

$$\Delta \text{Фл} / \text{Фл}_M = (\text{Фл}_M - \text{Фл}_0) / \text{Фл}_M, \quad (2)$$

где Фл_0 – флуоресценция хлорофилла без добавления ингибитора; Фл_M – максимальная флуоресценция в присутствии 10 мкМ

ингибитора. Фл_M и Фл_0 были измерены при возбуждении широкой областью (400–620 нм).

Для расчета средних часовых величин приходящей на поверхность ФАР (I_s) данные по суммарной суточной солнечной радиации ($\text{МДж}/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$), полученные с помощью алгоритма, представленного на сайте (<https://power.larc.nasa.gov/data-access-viewer>), были пересчитаны с учетом длины светового дня (<http://dateandtime.info/ru/citysunrisesunset>), переведены в $\text{Вт}/\text{м}^2$ (переводной коэффициент Дж в Вт – 1/3600), умножены на принятый для умеренных широт коэффициент 0,46 для перевода в ФАР. Коэффициент ослабления освещенности водной толщи K_0 оценивали по измерениям подводной ФАР сферическим датчиком освещенности LI-193SA по общепринятой формуле (Kirk, 2010). Измерения, проведенные на воздухе наземным сенсором LI-190 SA и в верхнем слое воды плоским датчиком LI-192SA, позволили оценить входящую в воду ФАР, и для каждой станции в даты отбора проб был введен определенный коэффициент ослабления света при переходе из воздушной в водную среду (Q). Все подводные измерения были нормированы по показаниям наземного сенсора LI-190 SA. Таким образом, расчет ФАР (I_z , $\text{Вт}/\text{м}^2$) на горизонтах водной толщи проводили по формуле

$$I_z = Q \cdot I_s \cdot e^{-K_0 z}, \quad (3)$$

где z – глубина горизонта (м); $K_0 z$ – коэффициент ослабления света на глубине z .

Данные о ВПП на изученных горизонтах интегрировали по глубине для оценки продукции под м^2 и затем, для определения суточной величины ВПП ($\text{гO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$), умножали на длину светового дня.

ВПП перифитона ($\text{гO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{ч})$ и $\text{гO}_2/(\text{м}^2 \cdot \text{сут})$) оценивали по формуле (1), данные по

концентрации хлорофилла «а» пересчитывали на м² поверхности дна.

Сбор высших водных растений проводили возле берега методом укосов фитомассы с учетных площадок с помощью рамки размером 30 x 30 см в 2-6 повторностях (Катанская, 1981). В районе станции 3 пробы отбирали с обеих сторон насыпи (рис. 1), полученные данные усредняли. 25 июля 2019 г. пробы были отобраны с лодки в районе тех же станций, но в центральной части протоки. Укосы разбирали по видам растений. Растения промывали проточной водой и высушивали в сушильном шкафу при 105 °С до постоянного веса.

Пробы воды для гидрохимических анализов фильтровали через планктонный газ с размером ячеек 130 мкм. Содержание биогенных элементов определяли по общепринятым методикам: аммонийный азот – по методу Несслера с использованием светового фильтра 440 нм (ГОСТ 33045–2014); нитритный азот – колориметрическим методом с использованием реакции с сульфаниламидом и а-нафтиламином (реактив Грисса) (ГОСТ 33045–2014); нитратный азот переводили в нитритный редукцией на кадмиевой колонке (РД 52.24.380 – 2017). Содержание общего и минерального фосфора анализировали фотометрическим методом согласно (РД 52.24.387 – 2006), (РД 52.24.382 – 2006). Содержание общего азота в пробах фитоперифитона, зообентоса и макрофитов определяли на элементном анализаторе Flash 2000 NC Soil Analyzer (Thermo Fisher Scientific, Германия) (Gladyshev et al., 2007).

Зоопланктон отбирали фильтрованием 70-200 л воды через сеть Апштейна (размер ячеек 82 мкм). Воду зачерпывали пластиковым ведром объемом 10 л. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб проводили методом Утер-

меля под инвертированным микроскопом Leica DM IL LED (Leica Microsystems GmbH, Германия). Массу организмов находили по линейным размерам с помощью уравнений связи длины и массы тела (Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992; Алимов и др., 2013). При разделении видов по приуроченности к местообитанию (планктонный, бентосный, фитофильный) руководствовались сведениями из определителей и из статьи (Walseng et al., 2006).

Пробы зообентоса отбирали в двукратной повторности из металлической рамки 40x40 см с помощью гидробиологического скребка с размером ячеек 224 мкм. Затем в лаборатории беспозвоночных выбирали из пробы пинцетами и фиксировали в 80%-ном этаноле. Биомассу рассчитывали по фиксированному в спирте животному, взвешивание проводили на торсионных весах (тип WT) с дискретностью определения массы до 1 мг (Руководство по гидробиологическому мониторингу..., 1992).

Видовое разнообразие сообществ фитопланктона, фитоперифитона, зоопланктона и зообентоса оценивали с помощью индекса Шеннона (Schultz et al., 2013). Видовой состав сообществ на разных станциях сравнивали с помощью индекса Соренсена, который рассчитывали по формуле $K_s = 2 \cdot c / (a + b)$, где c – число общих видов для двух станций; a – число видов на первой станции; b – число видов на второй станции (Методика..., 1975). Качество воды определяли по индексу сапробности (методом Пантле и Букка) в модификации Сладечека (Макрушин, 1974). Индивидуальные индексы сапробности взяты из литературных источников, для водорослей – из (Водоросли, 1989; Барина и др., 2000), для зоопланктона и зообентоса – из (Унифицированные методы, 1977; Sladecsek, 1973; Wegl, 1983). По величинам индекса сапроб-

ности устанавливали класс качества воды согласно (РД 52.24.309-2011).

Натурные измерения гидрологических параметров были выполнены на двух стационарных станциях (I, II, рис. 1) и шести трансектах (III – VIII, рис. 1) в период 25.07.2019 – 01.08.2019. Первые два участка были расположены на расстоянии 300 м от входа в Абаканскую протоку с внешней стороны дорожной дамбы (рис. 1). Сразу за дамбой выделен участок III и за ним на расстоянии 150 м короткий участок IV, заполняющий пространство между правым берегом и косой, вдающейся вглубь протоки со стороны острова Отдыха. За косой на расстоянии 300 м следовал участок V, отражающий значительную часть протоки до второй островной косы, которая оканчивалась понтонным пешеходным мостом. Трансекта участка VI проходила параллельно понтонному мосту от края косы к правому берегу (рис. 1). Трансекта участка VII располагалась напротив городского пляжа, приблизительно в центре между второй островной косой и Коммунальным мостом. И, наконец, трансекта участка VIII проходила вдоль Коммунального моста.

Скорости течений (восточная и северная компоненты) и профили дна были измерены с помощью ADCP профайлера (614.4 кГц) WorkHorse Sentinel 600 (RDI Equipment, США). Измерение осуществляли с поверхности воды. Устройство располагалось на буксируемом плоту в вертикальном положении. Трансдюсеры были погружены в воду на 18 см. Промер трансект осуществляли путем буксировки ADCP профайлера моторной лодкой со скоростью 0,5 м/с. Начало и конец измерений трансект соответствовали границам береговой линии за исключением участка VII. В этом месте правая сторона протоки имела высокую плотность зарослей макрофитов, что не позволяло осуществить изме-

рения выбранным способом. Каждая трансекта промерялась два раза. Конфигурация устройства для измерений скоростей течений по трансектам задавалась следующими параметрами: 1st Bin = 0,31 м, Bin Size = 0,20 м, Pings/Ens = 10. Период измерений на стационарных станциях составлял не менее 10 мин, параметры конфигурации были выставлены следующие: 1st Bin = 0,34 м, Bin Size = 0,10 м, Pings/Ens = 15. Измерения профилей температуры и электропроводности проводили с помощью зонда CastAway-CTD (YSI, США) со встроенным GPS-приемником точно на исследуемых станциях и трансектах (рис. 1). Полученные скорости течений были обработаны и проанализированы с использованием программного обеспечения WinADCP (v1.14, Teledyne RD Instruments) и R-package «oce» (Kelley, 2018). Постобработка данных заключалась в проверке надежности полученных значений скоростей и расчета потоков воды ($\text{м}^3/(\text{м}^2 \cdot \text{с})$) через трансекты в прямом и обратном направлении относительно основного течения р. Енисей. Значения скоростей, имеющих низкую степень надежности (correlation magnitude < 64), были исключены из расчетов согласно техническим рекомендациям по работе с RDA-инструментами, например (Alberty et al., 2017). Ошибки измерения обычно связаны с такими неблагоприятными факторами, как интерференция сигнала на мелководных участках, неравномерность буксировки профайлера, рассеивание сигнала макрофитами, мальками рыб и т.д.

Достоверность различий средних оценивали с помощью анализа ANOVA, с последующей процедурой post hoc на основе критерия Тьюки, а также с помощью критерия Стьюдента и критерия Краскела-Уоллиса. Нормальность распределения проверяли по критерию Колмогорова-Смирнова.

Результаты

Гидрофизические параметры

Наибольшие глубины (до 2,7 м в среднем по трансекте, максимальная глубина 4,6 м у правого берега на трансекте V) характерны для реки и верхней части протоки, в то время как в районе пляжа (транссекты VII – VIII) средняя глубина снижается до 1 м (табл. 1). Измеренные средние по трансекте скорости течений в толще воды (независимо от направлений) находились в диапазоне 360 – 550 мм/с и не имели достоверных отличий между трансектами. Величины потоков воды через трансекты варьировали в диапазоне 0,1 – 0,8 м³/(м²·с), достоверных отличий между ними также не было (табл. 1).

Точечные измерения температуры воды на станциях отбора проб показали, что температура в реке (ст. 1) и ниже дамбы (ст. 2) была в среднем достоверно меньше на 6 – 9 °С, чем на участке сброса подогретых вод ТЭЦ (ст. 3) и в нижней части протоки (ст. 4) (рис. 2). При измерении зондом вертикального распределения температуры воды обнаружено, что на глубоководном участке ниже дамбы (трансекта V) наблюдалась температурная стратификация, разница температур поверхностного и придонного слоев воды составляла 7,6 °С (табл. 1).

Минерализация воды (по удельной электропроводности, УЭП) на второй и четвертой станциях в протоке в среднем была достоверно выше по *post hoc* критерию Тьюки, чем в реке (рис. 3, табл. 1). Максимальные значения УЭП отмечали на глубоководном участке протоки ниже дамбы (ст. 2, трансекты III – V) (рис. 3, табл. 1).

Гидрохимические параметры

Концентрация растворенного кислорода в нижней части протоки, в точке ниже рыбного хозяйства (ст. 4), была в среднем выше

на 1 – 2 мг/л, чем в реке (ст. 1) и в верхней части протоки (ст. 2 – 3), однако достоверными оказались только различия между ст. 2 и 4 (рис. 2). Среднее значение pH на ст. 4 также было достоверно выше, чем на остальных станциях (рис. 2). Среднее значение концентрации аммонийного азота NH₄-N на участке сброса подогретых вод ТЭЦ (ст. 3) превышало таковые на остальных станциях, однако эти различия оказались статистически недостоверными (рис. 2). Средние концентрации нитритного азота NO₂-N в реке (ст. 1) и ниже дамбы (ст. 2) практически не отличались, но имели тенденцию к увеличению на ст. 3, а на ст. 4 становились достоверно выше, чем на ст. 1 и 2 (рис. 2). Средние значения концентраций нитратного азота NO₃-N и минерального фосфора PO₄-P достоверно не различались между всеми станциями (рис. 2). Средние значения концентраций общего фосфора имели тенденцию увеличения в нижней части протоки: концентрации этого элемента на ст. 4 были достоверно выше, чем на ст. 2 (рис. 2).

Фитопланктон

Общая биомасса фитопланктона (без учета нитей *Spirogyra*) на всех станциях была низкой и значительно варьировала (рис. 4), распределение отличалось от нормального по критерию Колмогорова-Смирнова, и различия средних значений оказались недостоверными по критерию Краскела-Уоллиса. Доминирующее положение на всем обследованном участке протоки занимали в основном бентосные и планкто-бентосные виды диатомовых и зеленых водорослей и цианопрокариот (рис. 4, табл. 2). Однако на всех станциях ниже дамбы существенный вклад в биомассу также вносили истинно-планктонные виды золотистых, динофитовых и криптофитовых водорослей (на рис. 4 показаны как группа «прочие»), некоторые представители которых

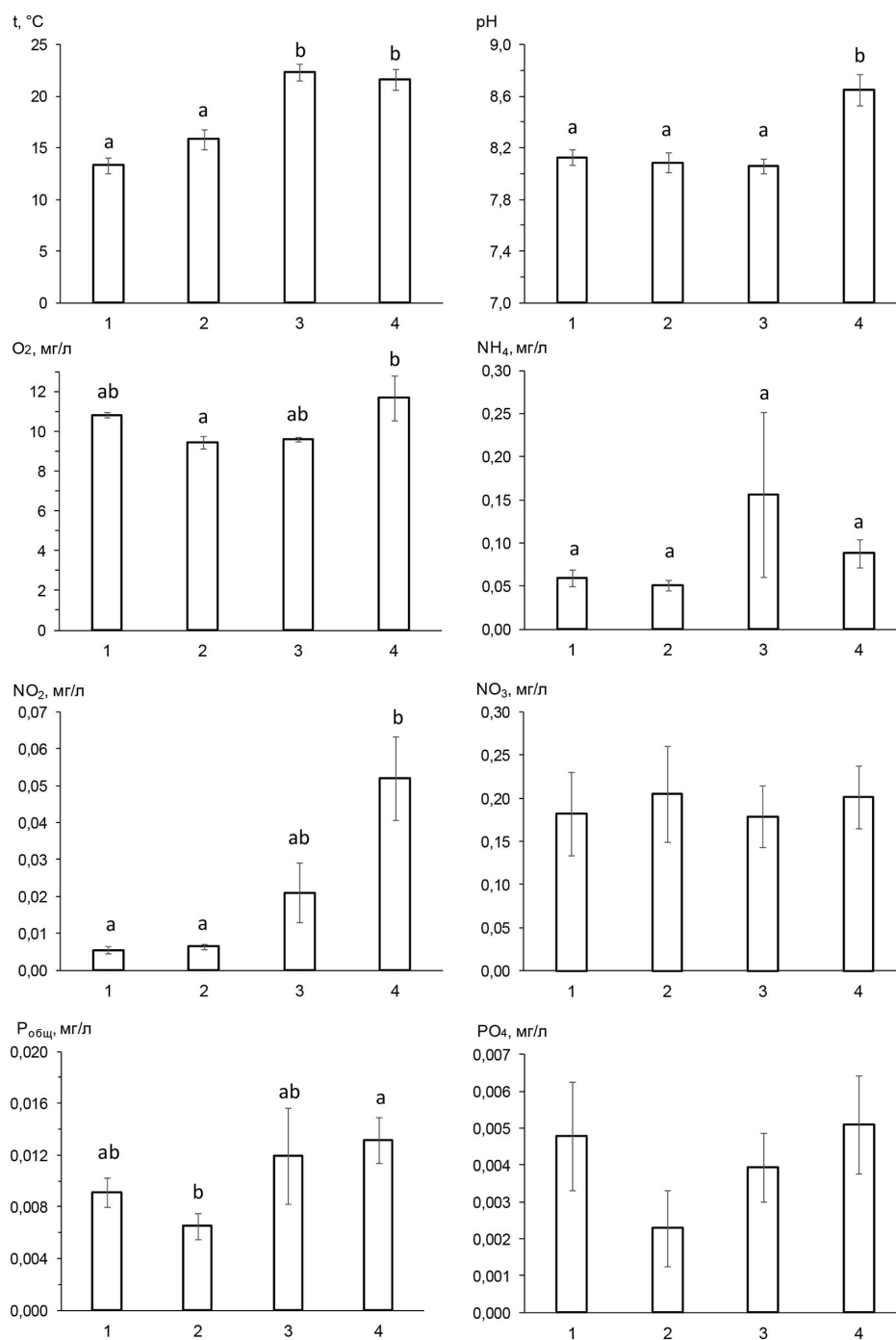


Рис. 2. Средние значения гидрохимических показателей и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по posthoc критерию Тьюки в дисперсионном анализе (ANOVA) в случае нормального распределения по критерию Колмогорова-Смирнова или по критерию Краскела-Уоллиса (ненормальное распределение). При недостоверном ANOVA буквенные обозначения отсутствуют

Fig. 2. Mean values of hydrochemical characteristics ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. The same letters denote means that are not significantly different based on Tukey's posthoc test (ANOVA) in case of normal distribution (Kolmogorov-Smirnov test) or based on Kruskal-Wallis test in case of non-normal distribution. No letters indicates that ANOVA is not significant

Таблица 1. Гидрофизические характеристики Абаканской протоки р. Енисей, измеренные в период 25 июля – 1 августа 2019 г. Достоверность различий в скоростях течений оценена с помощью дисперсионного анализа и критерия Стьюдента. Различия в показателях электропроводности оценены с помощью дисперсионного анализа и процедуры post hoc с использованием критерия Тьюки. Одинаковыми буквами отмечены средние, между которыми отличия статистически не достоверны

Table 1. Hydrophysical characteristics of the Abakanskaya anabranch of the Yenisei River measured 25 July – 1 August 2019. The significance of differences between flow rates was determined by ANOVA or Student's t-test. The significance of differences between electroconductivity values were estimated by ANOVA coupled with Tukey's posthoc test. The same letters denote means that are not significantly different

Тран-секты/участки	Средняя глубина (м)	Диапазон температур, °C	Удельная электропроводность (мкСм/см)	Средние скорости течений в толще воды независимо от направления (мм/с), ANOVA, F = 1,844, p < 0,075	Поток воды через трансекты (м³/(м²·с)), для всех значений различия не достоверны, t-test < 1,42, p < 0,16	
				M ± SE	вниз, M ± SE	вверх, M ± SE
I	1,9	15,0 – 15,3	161,8 ± 0,1 ^a	483,9 ± 20,8	-	-
II	1,4	15,2 – 16,5	163,4 ± 0,5 ^a	463,3 ± 20,9	-	-
III	2,3	10,9 – 13,2	234,1 ± 8,6 ^b	551,4 ± 27,6	0,41 ± 0,03	0,50 ± 0,05
IV	1,8	13,4 – 14,3	213,5 ± 10,7 ^{bc}	356,9 ± 51,1	0,22 ± 0,09	0,10 ± 0,08
V	2,7	8,1 – 15,7	280,1 ± 16,7 ^d	457,1 ± 21,1	0,56 ± 0,06	0,50 ± 0,05
VI	2,1	20,4 – 21,7	178,8 ± 1,2 ^{ac}	416,4 ± 21,7	0,48 ± 0,06	0,47 ± 0,05
VII	1,0	-	-	536,8 ± 45,7	0,78 ± 0,11	0,74 ± 0,13
VIII	1,3	22,0 – 22,2	193,6 ± 1,0 ^{abc}	480,0 ± 32,2	0,48 ± 0,06	0,55 ± 0,08

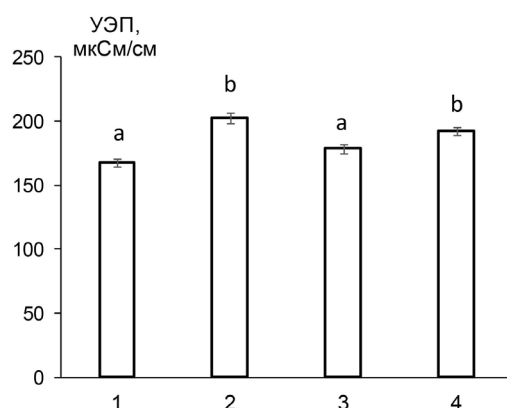


Рис. 3. Средние значения удельной электропроводности (мкСм/см) и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по posthoc критерию Тьюки в дисперсионном анализе (ANOVA)

Fig. 3. Mean values of specific conductivity (μS/cm, ± standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. The same letters denote means that are not significantly different based on Tukey's posthoc test (ANOVA)

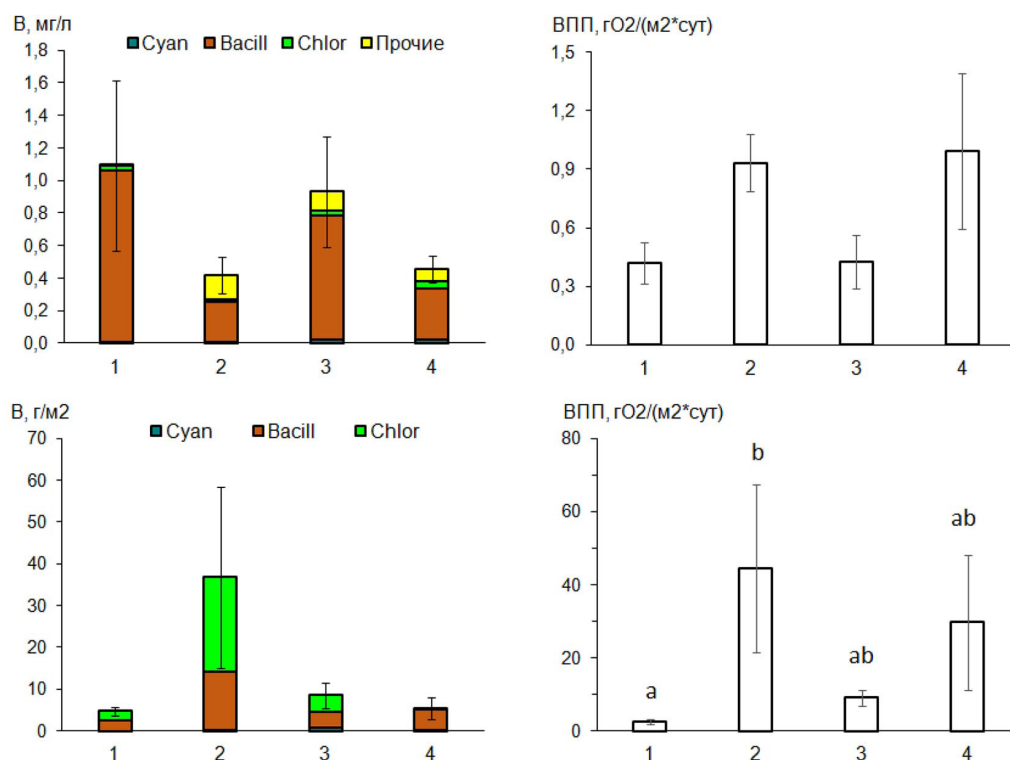


Рис. 4. Средние значения биомассы (B) и валовой первичной продукции (ВПП) фитопланктона (вверху) и фитоперифитона (внизу) и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. В группу «Прочие» входят Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyta, Euglenophyceae, Xanthophyceae. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Краскела-Уоллиса. При недостоверном критерии буквенные обозначения отсутствуют

Fig. 4. Mean values of biomass (B) and gross primary production (GPP) of phytoplankton (top) and phytoplankton periphyton (bottom) ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. "Others" includes Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyta, Euglenophyceae, Xanthophyceae. The same letters denote means that are not significantly different based on Kruskal–Wallis test. No letters means that test is not significant

(*Dinobryon sociale* var. *stipitatum*, *Cryptomonas erosa*) на ст. 2 занимали доминирующее положение (табл. 2). Значительных различий по общему числу видов между станциями не было. Усредненный за все время наблюдения коэффициент Соренсена между всеми станциями варьировал от 0,31 до 0,44 (табл. 2), демонстрируя низкую степень сходства видового состава.

Фитоперифитон

Общая биомасса фитоперифитона (без учета *Spirogyra* sp.) в реке (ст. 1) и в нижней части протоки (ст. 3 и 4) была невысокой

(рис. 4), средние значения между станциями достоверно не различались. Биомасса перифитона на участке ниже плотины (ст. 2) была в среднем выше, чем на остальных станциях, однако это отличие оказалось статистически недостоверным по критерию Краскела-Уоллиса. Как в реке (ст. 1), так и в верхней части протоки (ст. 2 и 3) доминировали диатомовые и нитчатые зеленые водоросли (рис. 4, табл. 3), тогда как в нижней части протоки (ст. 4) перифитон был в основном представлен диатомовыми водорослями. На ст. 3 заметный вклад (около 10 %) также вносили цианопрокариоты (рис. 4), среди которых

Таблица 2. Доминирующие по биомассе таксоны фитопланктона, их приуроченность к местообитанию (Р – планктонный, В – бентосный, Р-В – планкто-бентосный), общее число таксонов и средние значения коэффициентов сходства Соренсена ($\pm$ стандартная ошибка) в Абаканской протоке р. Енисей в 2018-2019 гг.

Table 2. Dominant biomass taxa of phytoplankton, their habitat (P – planktonic, B – benthic, P-B – planktonic-benthic), total taxon number and mean values of Sorensen Index of Similarity ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River in 2018-2019

Доминант	Место- обитание	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3 и 3а	Ст. 4
Цианопрокaryota					
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.	B				+
Bacillariophyta					
<i>Achnanthes minutissima</i> Kutz	B				+
<i>Amphora ovalis</i> (Kutz.) Kutz.	B		+		
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.	B				+
<i>Cymatopleura solea</i> (Bréb.) W.Sm.	B	+		+	
<i>Cymbella cymbiformis</i> Ag.	B		+		
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.	B			+	+
<i>Didymosphenia geminata</i> (Lyngb.) M.Schm.	B	+			
<i>Fragilaria capucina</i> Desm.	P	+			
<i>Melosira islandica</i> O. Müll.	P			+	+
<i>Melosira varians</i> Ag.	P-B	+		+	
Stephanodiscaceae		+	+	+	+
<i>Synedra acus</i> Kutz.	P	+	+	+	
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	B	+			
Chlorophyta					
<i>Ulothrix zonata</i> Kutz.	B			+	
Charophyta					
<i>Closterium acerosum</i> Ehr. ex Ralfs	B	+			
Chrysophyceae					
<i>Dinobryon sociale</i> var. <i>stipitatum</i> (Stein) Lemm.	P		+		
Cryptophyta					
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehr.	P		+		
Общее число таксонов		51	54	57	58
	Коэффициент сходства Соренсена				
Ст. 2		0,37 $\pm$ 0,04			
Ст. 3 и 3а		0,41 $\pm$ 0,04	0,39 $\pm$ 0,04		
Ст. 4		0,34 $\pm$ 0,04	0,31 $\pm$ 0,03	0,38 $\pm$ 0,02	

преобладала *Oscillatoria limosa* (табл. 3). Общее число таксонов на всех станциях было близким. Значения коэффициента Соренсена

(0,37 – 0,49) свидетельствуют о средней степени сходства видового состава между станциями (табл. 3).

Таблица 3. Доминирующие по биомассе таксоны фитоперифитона, общее число таксонов и средние значения коэффициентов сходства Соренсена ($\pm$ стандартная ошибка) в Абаканской протоке р. Енисей в 2018-2019 гг.

Table 3. Dominant biomass taxa of phytoperiphyton, total taxon number and mean values of Sorensen Index of Similarity ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River in 2018-2019

Доминант	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3 и 3а	Ст. 4
Cyanoprokaryota				
<i>Oscillatoria limosa</i> Ag.			+	
Bacillariophyta				
<i>Achnanthes lanceolata</i> (Breb.) Grun.	+	+		+
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehr.) Sim.			+	
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehr.			+	+
<i>Cymatopleura elliptica</i> (Breb.) W.Sm.				+
<i>Cymbella cistula</i> (Hemp.) Grun.				+
<i>Cymbella stuxbergii</i> Cl.			+	
<i>Cymbella ventricosa</i> Kutz.		+	+	
<i>Fragilaria</i> sp.		+		
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kutz.	+			
<i>Gomphonema ventricosum</i> Greg.	+			
<i>Melosira varians</i> Ag.			+	+
<i>Navicula radiosa</i> Kutz.		+		
<i>Pinnularia</i> sp.		+		
<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.	+		+	+
Chlorophyta				
<i>Stigeoclonium tenue</i> Kutz.				+
<i>Ulothrix zonata</i> Kutz.	+	+	+	
Charophyta				
<i>Mougeotia</i> sp.	+		+	
Общее число таксонов	42	42	47	44
Коэффициент сходства Соренсена				
Ст. 2	0,44 $\pm$ 0,03			
Ст. 3 и 3а	0,40 $\pm$ 0,04	0,38 $\pm$ 0,04		
Ст. 4	0,37 $\pm$ 0,03	0,41 $\pm$ 0,02	0,46 $\pm$ 0,04	

Валовая первичная продукция

Валовая первичная продукция (ВПП) фитопланктона и перифитона в реке (ст. 1) была относительно низкой (рис. 4). Средние значения ВПП фитопланктона на всех четырех станциях достоверно не отличались по

критерию Краскела-Уоллиса. ВПП перифитона на ст. 2 была достоверно выше, чем на ст. 1, тогда как между другими станциями не было достоверных различий (рис. 4). В целом на всех станциях ВПП фитоперифитона на порядок превышала ВПП фитопланктона.

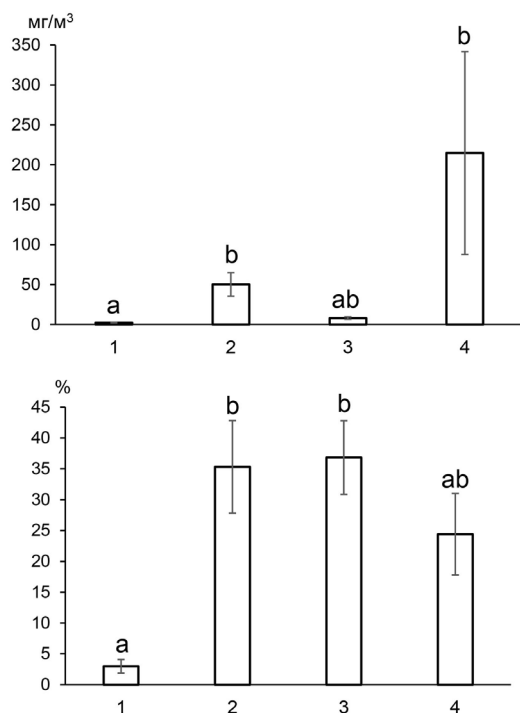


Рис. 5. Средние значения биомассы зоопланктона и доли (%) истинного (пелагического) зоопланктона в общей биомассе, включая планктонбентос и фитофильный зоопланктон, и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Краскела-Уоллиса (общая биомасса) и posthoc критерию Тьюки в дисперсионном анализе (ANOVA, доля истинного зоопланктона, нормальность распределения подтверждена по критерию Колмогорова-Смирнова)

Fig. 5. Mean values of zooplankton biomass and percentage (%) of the true (pelagic) zooplankton in total biomass, including planktobenthos and phytophilyc zooplankton, ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. The same letters denote means that are not significantly different based on Kruskal-Wallis test (total biomass) and Tukey's posthoc test (ANOVA, percentage of the true zooplankton, normality of distribution is supported by Kolmogorov-Smirnov test)

Зоопланктон

Биомасса зоопланктона в реке (ст. 1) была достоверно ниже, чем на ст. 2 и 4 в протоке (рис. 5). Доля истинного (пелагического лимнического) зоопланктона в общей биомассе зоопланктона была достоверно выше в верх-

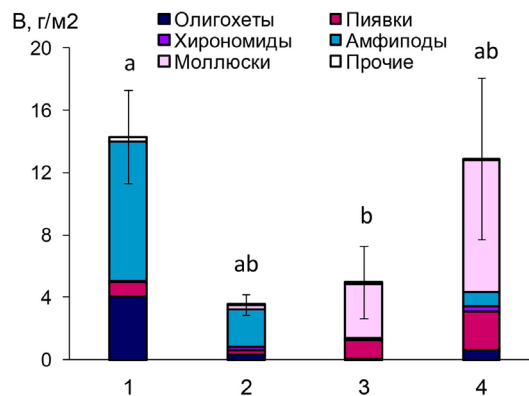


Рис. 6. Средние значения биомассы зообентоса и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. (в группу «Прочие» входят ручейники, двукрылые, веснянки, поленки, стрекозы и жуки). Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Краскела – Уоллиса

Fig. 6. Mean values of zoobenthos biomass ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019 ("others" includes Trichoptera, Diptera, Plecoptera, Ephemeroptera, Odonata, and Coleoptera). The same letters denote means that are not significantly different based on Kruskal-Wallis test

ней части протоки (ст. 2 – 3), чем в реке (ст. 1) (рис. 5). В нижней части протоки на ст. 4 доля истинного зоопланктона имела тенденцию к снижению по сравнению со станциями 2 и 3 и достоверно не отличалась от речной ст. 1 (рис. 5). Однако на ст. 1 зоопланктон был представлен в основном речными бентическими видами (например, *Harpacticella inopinata*), тогда как на ст. 4 – фитофильными (зарослевыми) и планктонными видами (табл. 4). На ст. 2 в составе доминантов преобладали планктонные и планкто-бентосные виды, а на ст. 3 – бентосные (табл. 4). Общее число видов зоопланктона на второй и третьей станциях было в полтора раза выше, а на четвертой – в два раза выше, чем на первой станции. При сравнении верхней и нижележащих станций индекс Соренсена варьировал от 0,30 до 0,36; видовой состав станций 2-4 был более сходным – индекс Соренсена составил 0,43 – 0,47 (табл. 4).

Таблица 4. Доминирующие по биомассе таксоны зоопланктона, их приуроченность к местообитанию (Р – планктонный, В – бентосный, Р-В – планкто-бентосный, Ph – фитофильный), общее число таксонов и средние значения коэффициентов сходства Соренсена ($\pm$ стандартная ошибка) в Абаканской протоке р. Енисей в 2018-2019 гг.

Table 4. Dominant biomass taxa of zooplankton, their habitat (P – planktonic, B – benthic, P-B – planktonic-benthic, Ph – phytophilyc), total taxon number and mean values of Sorensen Index of Similarity ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River in 2018-2019

Доминант и субдоминант	Место-обитание	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3 и 3а	Ст. 4
Rotifera					
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse	P		+	+	+
<i>Asplanchnopus multiceps</i> (Schränk)	P				+
Bdelloida	B, Ph	+		+	+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	Ph	+			
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk)	Ph		+		
Copepoda					
nauplii Copepoda	P-B	+	+	+	+
copepodits Cyclopoida	P-B	+	+	+	+
<i>Cyclops</i> sp.	P			+	
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	B	+	+		
<i>Harpacticella inopinata</i> G.O. Sars	B	+			
Harpacticoida	B	+			
Cladocera					
<i>Acroperus harpae</i> (Baird)	B		+		
<i>Alona affinis</i> (Leydig)	B				+
<i>Alonella nana</i> (Baird)	B		+	+	
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller)	P		+		+
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars	P-B		+	+	
<i>Chydorus cf. sphaericus</i> (O.F. Müller)	P-B, Ph	+			+
<i>Daphnia (Daphnia) galeata</i> Sars	P				+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller)	B				+
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz	B			+	
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine)	B			+	
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus)	P-B		+		
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller)	Ph				+
Общее число таксонов		39	62	57	81
	Коэффициент сходства Соренсена				
Ст. 2		0,36 $\pm$ 0,03			
Ст. 3 и 3а		0,35 $\pm$ 0,02	0,47 $\pm$ 0,03		
Ст. 4		0,30 $\pm$ 0,02	0,47 $\pm$ 0,03	0,42 $\pm$ 0,03	

Таблица 5. Доминирующие по биомассе таксоны зообентоса, общее число таксонов и средние значения коэффициентов сходства Соренсена ($\pm$ стандартная ошибка) в Абаканской протоке р. Енисей в 2018-2019 гг.

Table 5. Dominant biomass taxa of zoobenthos, total taxon number and mean values of Sorensen Index of Similarity ($\pm$ standard error) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River in 2018-2019

Доминант	Ст. 1	Ст. 2	Ст. 3 и 3а	Ст. 4
Амфиподы				
<i>Eulimnogammarus viridis</i> Dub.	+			
<i>Gmelinoides fasciatus</i> Stebbing	+	+	+	+
Олигохеты				
<i>Eiseniella tetraedra</i> Savigny	+			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Claparede			+	
Пиявки				
<i>Herpobdella octoculata</i> Linne	+		+	+
Хирономиды				
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i>			+	
<i>Polypedilum nubeculosum</i> Meigen			+	
<i>Potthastia gaedii</i> Meigen			+	
Моллюски				
<i>Anadonta</i> sp.			+	
<i>Lymnaea ovata</i> Draparnaud			+	+
Общее число таксонов	27	50	45	47
Коэффициент сходства Соренсена				
Ст. 2	0,29 $\pm$ 0,04			
Ст. 3 и 3а	0,12 $\pm$ 0,04	0,28 $\pm$ 0,04		
Ст. 4	0,18 $\pm$ 0,04	0,29 $\pm$ 0,04	0,33 $\pm$ 0,06	

Зообентос

Среднее значение биомассы зообентоса в реке было достоверно выше по критерию Краскала-Уоллиса, чем на ст. 3 в протоке, тогда как между остальными станциями достоверных различий не было (рис. 6). В реке (ст. 1) и ниже плотины (ст. 2) в биомассе зообентоса преобладали амфиподы и олигохеты (рис. 6, табл. 5), однако в реке среди амфипод доминировал крупный рачок *Eulimnogammarus viridis*, а в протоке – более мелкий *Gmelinoides fasciatus* (табл. 5). На ст. 3 и 4 видовой состав

зообентоса существенно изменялся – на доминирующее положение выходили пиявки, моллюски, а на ст. 3 в отдельные даты также хирономиды (рис. 6, табл. 5). Общее число таксонов зообентоса, обнаруженных в реке на ст. 1, было ниже, чем в протоке на ст. 2 – 4 (табл. 5). Существенные различия видового состава зообентоса в реке и на двух нижних станциях протоки (3 и 4) подтверждаются низкой величиной индекса Соренсена (0,12 и 0,18), тогда как для остальных пар станций он варьирует в пределах 0,28-0,33 (табл. 5).

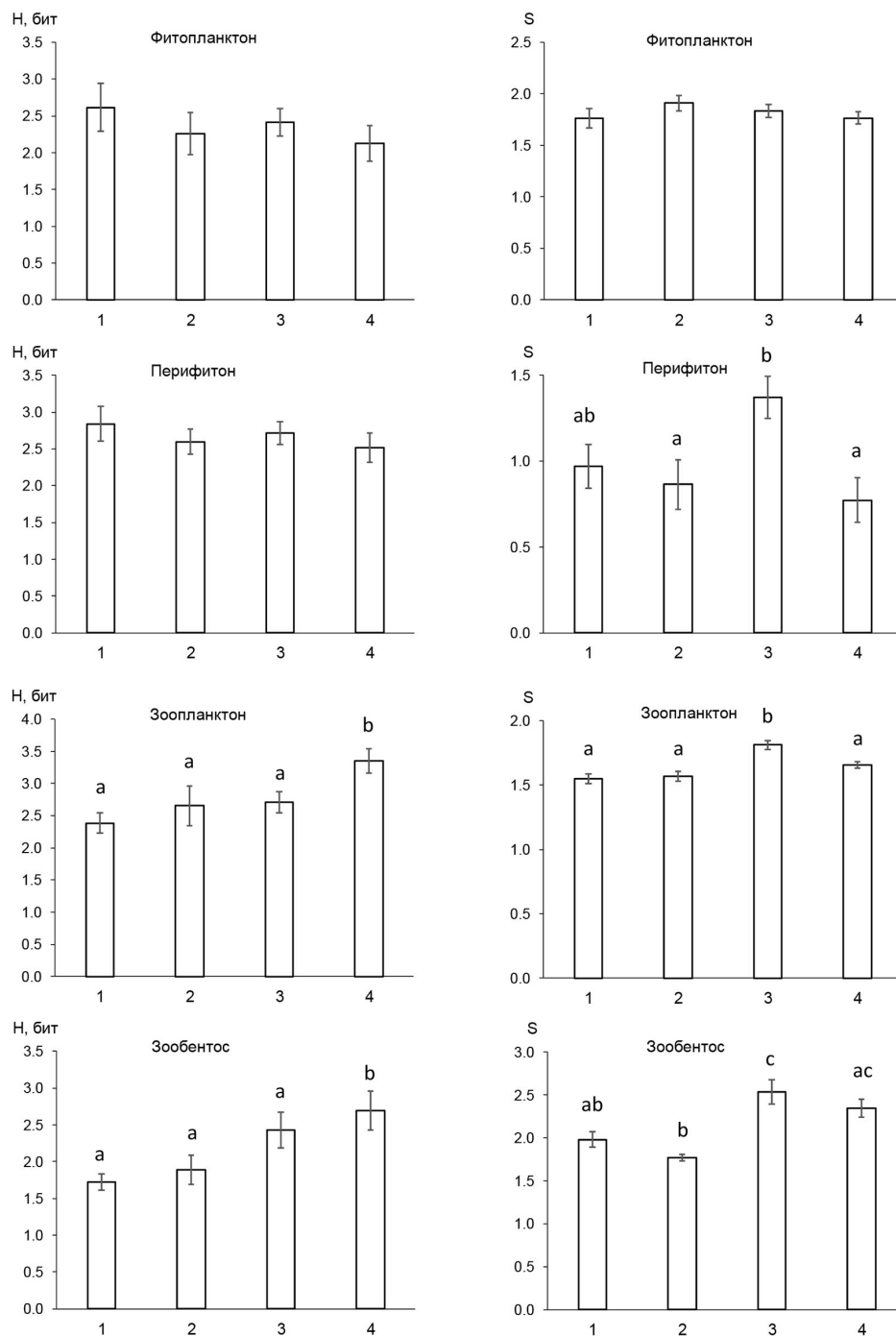


Рис. 7. Средние значения индекса Шеннона (слева), индекса сапробности (справа) и их стандартные ошибки (SE), рассчитанные по численности видов фитопланктона, перифитона, зоопланктона и зообентоса в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по posthoc критерию Тьюки в дисперсионном анализе. При недостоверном ANOVA буквенные обозначения отсутствуют

Fig. 7. Mean values of Shannon index (left) and saprobity index (right) ($\pm$ standard error) based on abundance of phytoplankton, periphyton, zooplankton, and zooplankton species in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. The same letters denote means that are not significantly different based on Tukey's posthoc test (ANOVA). No letters indicates that ANOVA is not significant

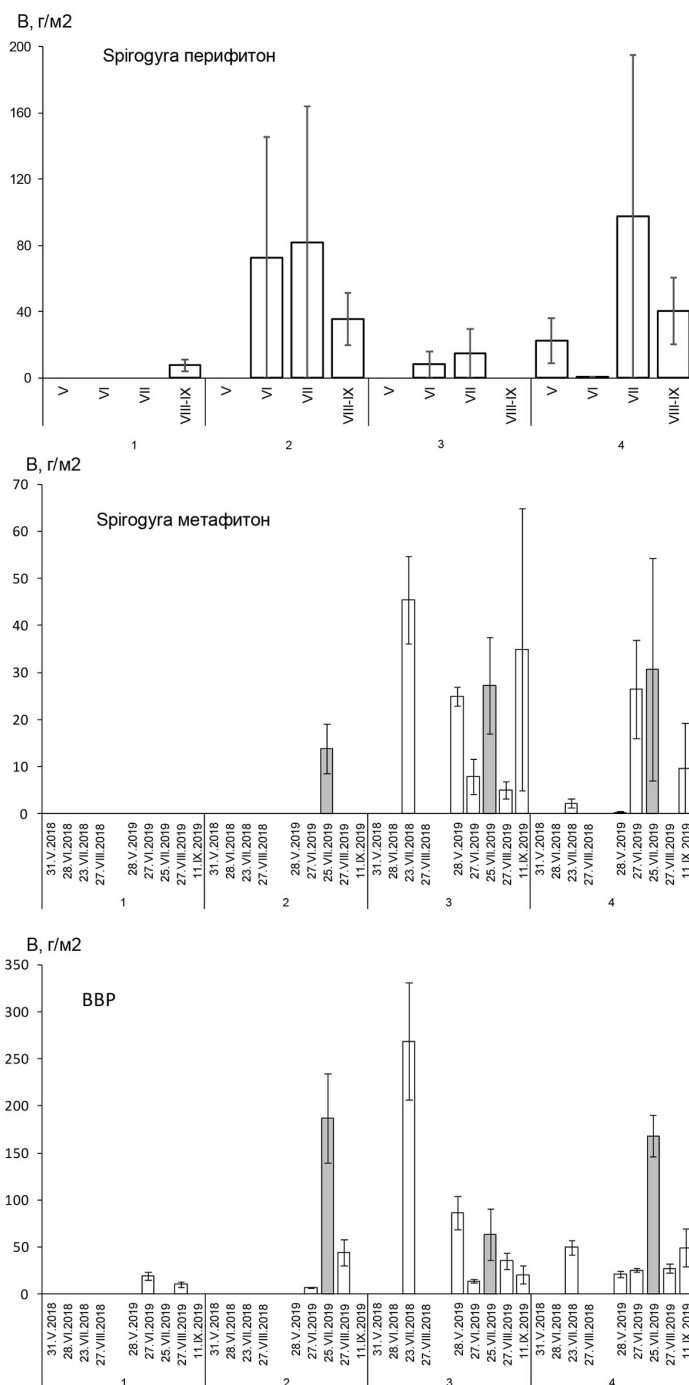


Рис. 8. Средние по месяцам значения биомассы *Spirogyra* sp. в перифитоне, средние значения сухой биомассы скоплений *Spirogyra* sp. (метафитон) и высших водных растений (BVP) и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей, 2018-2019 гг. Белые столбики – пробы, отобранные возле берега, серые столбики – на глубине в центральной части протоки

Fig. 8. Mean monthly values of *Spirogyra* sp. biomass in periphyton, mean values of dry biomass of *Spirogyra* sp. (metaphyton) and higher water plants ($\pm$ standard error) accumulated in water in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River, 2018-2019. White columns indicate samples taken near the bank; gray columns indicate samples taken in the deep central part of the anabranch

Индекс Шеннона и качество воды

Видовое разнообразие фитопланктона и фитоперифитона, оцененное с помощью индекса Шеннона (H), варьировало незначительно, достоверных различий между средними значениями индекса на разных станциях не обнаружено за исключением достоверных различий величин H зоопланктона и зообентоса на ст. 1 и 4 по post hoc критерию Тьюки (рис. 7).

Среднее значение индекса сапробности S колебалось от 0,77 до 2,54 балла (рис. 7), что соответствовало 2-му классу качества воды, степени загрязненности «Слабо загрязненная» (РД 52.24.309-2011). Рассчитанные по перифитону значения S на ст. 3 были достоверно выше по post hoc критерию Тьюки, чем таковые на ст. 2 и 4 (рис. 7). Значения S для зоопланктона на ст. 3 были достоверно выше, чем на всех остальных станциях (рис. 7). Значения S для зообентоса на ст. 3 были достоверно выше, чем таковые на ст. 1 и 2 (рис. 7).

Spirogyra sp. и высшая водная растительность

Spirogyra sp. была встречена в прибрежном перифитоне речной ст. 1 только в августе – сентябре, тогда как в протоке она появлялась существенно раньше – на станциях 2 и 3 в июне – июле, а на станции 4 уже в мае (рис. 8). Наблюдается тенденция к увеличению биомассы *Spirogyra sp.* на ст. 2 и 4 по сравнению со ст. 1 и 3. В планктоне *Spirogyra sp.* была обнаружена в оба года исследований только в августе на ст. 4, ее биомасса составляла 0,5-2,9 мг/л (на рис. 8 не показана).

В реке на ст. 1 за все время наблюдений возле берега не было встречено плавающих в толще воды нитей *Spirogyra sp.* Ниже дамбы (ст. 2) в прибрежье маты *Spirogyra sp.* также не встречалась, однако при отборе проб в центре протоки биомасса метафитонной стадии *Spirogyra sp.* оказалась сравнительно высо-

кой (рис. 8). На нижележащих станциях 3 и 4 *Spirogyra sp.* встречалась в толще воды в течение всего вегетационного сезона с мая по сентябрь (рис. 8).

Среди высшей водной растительности Абаканской протоки наиболее распространены следующие виды: элодея канадская (*Eloдея canadensis* Michx.), уруть (предположительно уруть сибирская – *Myriophyllum sibiricum* Kom.), рдест стеблеобъемлющий (*Potamogeton perfoliatus* L.), рдест гребенчатый (*Potamogeton pectinatus* L. syn. *Stuckenia pectinata* (L.) Börner), роголистник погруженный (*Ceratophyllum demersum* L.) и шелковник (*Batrachium*).

В районе ст. 1 высшая растительность развита слабо и в основном представлена видом элодея канадская, заросли которого эпизодически появляются в толще воды возле дамбы. Сложно сказать, растет ли элодея непосредственно в этом районе или же периодически приносится течением из основного русла реки. На всем исследованном участке протоки ниже дамбы высшая растительность хорошо развита и биомасса макрофитов в отдельные даты значительно превышает значения, отмеченные в реке (рис. 8). На ст. 2 в составе макрофитов преобладают представители родов уруть и шелковник. Эти растения характеризуются развитой корневой системой и достаточно прочно прикреплены ко дну, поэтому, несмотря на достаточно высокую биомассу макрофитов, поверхность воды на данном участке остается свободной. На нижележащем участке (ст. 3 и 4) на доминирующее положение выходят виды роголистник погруженный и элодея канадская, а на ст. 4 также представители рода рдест. Поскольку корневая система у роголистника и элодеи слабая, состоит в основном из придаточных корней, они легко отрываются от дна и всплывают в толщу воды. Поэтому поверхность воды ниж-

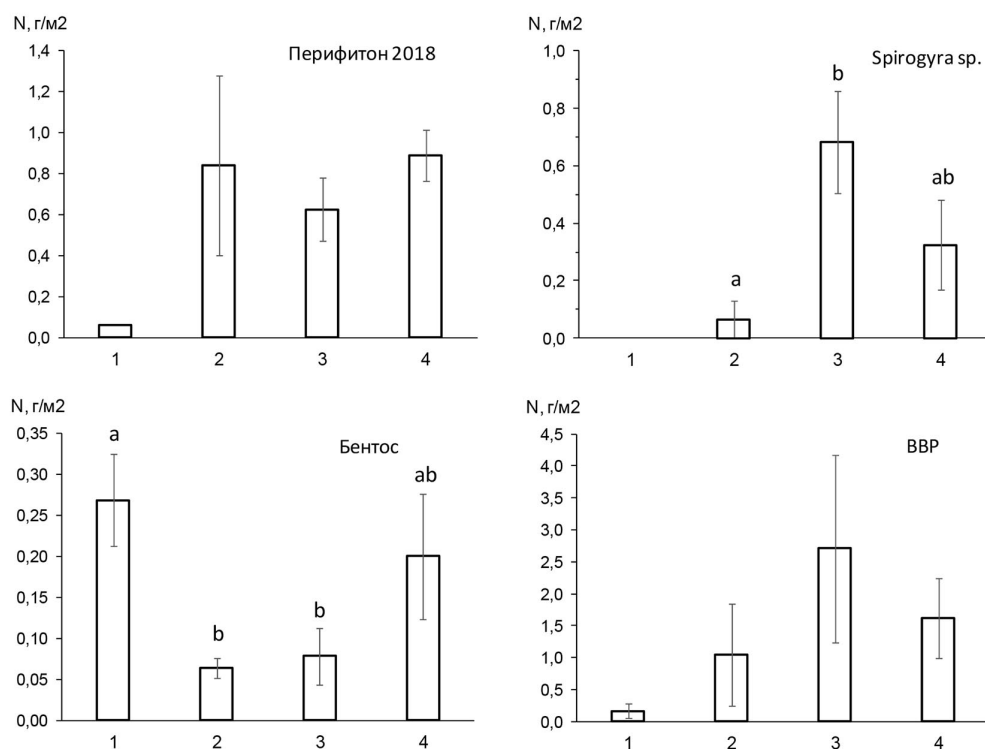


Рис. 9. Средние значения содержания общего азота (г/м²) в биомассе фитоперифитона (2018 г.), зообентоса, *Spirogyra* sp. (метафитон) и высших водных растений (BBP) (2018-2019 гг.) и их стандартные ошибки (SE) в Абаканской протоке р. Енисей. Средние, отмеченные одинаковыми буквами, достоверно не отличаются по критерию Краскела-Уоллиса. При недостоверном критерии буквенные обозначения отсутствуют

Fig. 9. Mean values of total nitrogen content (g/m²) in biomasses of phytoplankton (2018), zoobenthos, *Spirogyra* sp. (metaphyton), and higher water plants (BBP) (2018-2019 гг.) and their standard errors (SE) in the 'Abakanskaya' anabranch of the Yenisei River. The same letters denote means that are not significantly different based on Kruskal–Wallis test. No letters means that test is not significant

ней части (ст. 3-4) обследованного участка протоки в летние месяцы почти полностью покрыта биомассой макрофитов.

Азот в биомассе фитоперифитона, бентоса и макрофитов

Содержание общего азота в биомассе перифитона на ст. 1 было измерено только в одну дату (31.05.2018), поэтому оценить статистическую значимость различий по данному показателю между рекой и протокой невозможно (рис. 9). Достоверных отличий по величине общего азота, содержащегося в биомассе перифитона, в 2018 г. на ст. 2 – 4 не обнаружено. Среднее значение вели-

ны общего азота в биомассе зообентоса на ст. 1 было достоверно выше, чем на ст. 2 и ст. 3 в протоке, тогда как между остальными станциями достоверных различий не было (рис. 9). Величина общего азота, содержащегося в биомассе *Spirogyra* sp., на ст. 3 была достоверно выше, чем на ст. 2. Достоверных отличий между средними значениями величины общего азота, содержащегося в биомассе высших растений, на разных станциях не обнаружено (рис. 9).

Обсуждение

Отсутствие достоверных различий между трансектами по скорости течений в толще

воды (независимо от направлений) и величине потока воды через трансекту (табл. 1) свидетельствует о том, что в Абаканской протоке нет закономерного движения воды сверху вниз по направлению основного потока реки, т.е. стокового течения. Потоки воды, проходящие через трансекты в прямом и обратном направлениях, компенсируют друг друга. Вероятно, течения определяются сложной картиной циркуляций, связанной с ветровыми сгонными и нагонными явлениями и повышением/понижением уровня воды в основном русле.

На станции 1 Абаканской протоки большинство физических и химических показателей воды (температура, pH, содержание O_2 , $P_{\text{общ}}$, $PO_4\text{-P}$, $NH_4\text{-N}$, $NO_3\text{-N}$) находились в пределах, характерных для данного участка р. Енисей (Анищенко и др., 2010; Ponomareva, Ivanova, 2016). Только содержание нитритов в воде на порядок превышало отмеченные нами ранее концентрации на участках, расположенных выше г. Красноярска (Анищенко и др., 2010; Ponomareva, Ivanova, 2016). Вероятно, на ст. 1 Абаканской протоки происходит постоянный водообмен с основным руслом реки.

В фитопланктоне и зоопланктоне ст. 1 в основном доминировали бентосные и планктобентосные виды (табл. 2, 4), доля истинного зоопланктона в общей биомассе была очень низкой (рис. 5). В целом, это согласуется с общими представлениями о том, что в Верхнем Енисее планктон как биоценотически связанное целое отсутствует и представлен небольшим количеством взмученных со дна и вынесенных из затишных участков организмов (Грезе, 1964; Дубовская и др., 2004; Дубовская, 2009). Доминирование в фитоперифитоне диатомовых и зеленых водорослей, а в составе бентофауны амфипод и олигохет характерно

для бентосного сообщества Верхнего Енисея в летние месяцы (Sushchik et al., 2007; Anishchenko et al., 2010; Андрианова, 2013). Величина ВПП фитоперифитона также находится в пределах значений, полученных в летние месяцы 2003 – 2006 гг. на участке р. Енисей, расположенном выше г. Красноярска (Kolmakov et al., 2008). Единственным отличием от полученных ранее данных было появление в перифитоне в августе – сентябре относительно высокой биомассы (до 15 г/м^2) *Spirogyra* sp. (рис. 8). В предыдущие годы основу биомассы зеленых водорослей составляли виды родов *Ulothrix*, *Palmella*, и *Stigeoclonium* (Sushchik et al., 2007; Anishchenko et al., 2010), а *Spirogyra* sp. за весь период трехлетних круглогодичных исследований в прибрежном перифитоне встречалась только один раз, причем ее биомасса и численность составляли менее одного процента от общей биомассы фитоперифитона. Считается, что для роста спирогиры оптимальны условия низкой турбулентности, в то время как в прибрежных зонах с существенной волновой активностью она проигрывает конкуренцию диатомовым и другим видам зеленых водорослей (Gladyshev, Gubelit, 2019). Мы предполагаем, что в Абаканской протоке рост спирогиры начинается в глубоководной части и только в период ее массового роста и летнего падения уровня воды она появляется в прибрежном перифитоне на глубинах менее 0,5 м.

Ниже дамбы (ст. 2, трансекты III, IV, V) статистически достоверно повышалась минерализация воды (по удельной электропроводности, УЭП) (табл. 1, рис. 3) с максимальным значением $280,1 \pm 16,7 \text{ мкСм/см}$ (V трансекта). Очевидно, что дорожная дамба, с внешней стороны которой УЭП воды составляла около $160\text{--}170 \text{ мкСм/см}$, является существенным

препятствием к обновлению воды во внутренней части Абаканской протоки, и пропускная способность дренажных труб дамбы в настоящее время очень ограничена. В ином случае значения электропроводности с внешней и внутренней сторон дамбы должны выравниваться. Температура воды возле берега на ст. 2 достоверно не отличалась от речной ст. 1 (рис. 2), однако в глубокой части наблюдалась температурная стратификация столба воды. Низкая температура (8,1 – 13,4 °C) и повышенная электропроводность придонного слоя воды на данном участке позволяют предположить, что возрастание минерализации связано с поступлением холодных грунтовых вод. Кроме того, нельзя исключать влияния на уровень минерализации поступления ливневых сточных вод, которые сбрасываются в Абаканскую протоку в районе ст. 2. Однократный анализ пробы сливаемой воды летом 2019 г. показал, что ее УЭП составляет 300 мкСм/см.

Несмотря на отсутствие достоверных различий в скоростях течений между ст. 1 и ст. 2 (табл. 1), появление дамбы, очевидно, оказывает существенное влияние на видовой состав и количественные показатели биоты. В планктонном сообществе на ст. 2 появляются признаки, характерные для зарегулированных участков рек и перехода лотической экосистемы в лентическую (Bunn, Arthington, 2002; Poff, Zimmerman, 2010; Wang et al., 2018). То есть в фитопланктоне значительно возрастает доля подвижных жгутиковых форм (рис. 4), причем два вида (*Dinobryon sociale* var. *stipitatum*, *Cryptomonas erosa*) на этой станции выходят на доминирующее положение (табл. 2). Кроме того, увеличивается биомасса зоопланктона и значительно возрастает доля представителей истинного планктона, в числе доминантов появляются планктонные виды, а число обнаруженных таксонов

по сравнению с рекой возрастает в два раза (рис. 5, табл. 4). Тем не менее биомасса фито- и зоопланктона остается относительно низкой. Несмотря на низкие скорости течения (движения водных масс) (0,36-0,55 м/с, табл. 1), в период измерений они были выше критической для развития лимнического зоопланктона – 0,25 м/с (Дубовская, 2009), т.е. высокая подвижность водных масс и их турбулентность препятствуют его развитию в толще воды. Основным продуцентом в прибрежье на ст. 2 продолжает оставаться фитоперифитон, ВПП которого на порядок возрастает по сравнению с рекой (рис. 4) за счет интенсивного роста *Spirogyra* sp. (рис. 8). Следует отметить, что *Spirogyra* sp. появляется в прибрежной зоне ст. 2 уже в июне, на два месяца раньше, чем на речной ст. 1. Кроме того, на этой станции появляются заросли макрофитов (рис. 8). Зообентос ниже дамбы не отличается от речного по биомассе и соотношению групп, однако общее число таксонов существенно возрастает (рис. 6, табл. 5).

В районе ст. 3 и 3а минерализация по сравнению со ст. 2 снижается и возвращается к значениям, характерным для реки (рис. 3), а температура воды в результате поступления подогретых вод ТЭЦ достоверно повышается (рис. 2). Литературные данные о влиянии теплового загрязнения на водные экосистемы противоречивы – описаны случаи как увеличения, так и снижения таксономического разнообразия и количественных показателей бентосных и планктонных сообществ под влиянием повышения температуры среды в результате сброса подогретых вод (например, Zargar, Ghosh, 2006; Czerniawski et al., 2013; Ruzickova et al., 2017; Nashaat et al., 2019). В Абаканской протоке на ст. 3 не обнаружено достоверных отличий биомассы планктона и бентоса, а также первичной продукции от ст. 2 (рис. 4-6). Однако следует отметить тенден-

цию к снижению на этой станции биомассы зоопланктона, перифитона и ВПП. Вероятно, планктонные и бентосные организмы на этом участке угнетены какими-либо физическими (например, высокой температурой из-за сброса теплых вод) или химическими (сброс загрязненных вод) факторами. Действительно, на ст. 3 наблюдается достоверное возрастание индексов сапробности, рассчитанных по численности перифитона, зоопланктона и зообентоса, что свидетельствует об увеличении органической нагрузки (рис. 7). На рост макрофитов данный фактор существенного воздействия, судя по всему, не оказывал (рис. 8). Хотя в обрастаниях камней прибрежной зоны на этом участке *Spirogyra* sp. была встречена только в июне и июле 2018 г., и ее биомасса была гораздо ниже, чем на ст. 2, однако на поверхности воды скопления этих зеленых водорослей присутствовали постоянно (рис. 8).

Видовой состав фито- и зоопланктона на ст. 3 существенно не изменился. Характерной особенностью перифитона ст. 3 было увеличение доли цианопрокариот и появление среди доминирующих видов *O. limosa* – обитателя стоячих или медленно текущих вод, богатых биогенами. В то же время видовая структура зообентоса значительно изменяется: в биомассу основной вклад начинают вносить пиявки и моллюски, а в доминирующем комплексе встречаются личинки хирономид (рис. 6, табл. 5). Эти изменения, вероятно, вызваны, с одной стороны, повышением температуры воды, а с другой – появлением плотных зарослей макрофитов.

На станции 4, расположенной ниже рыбободных садков, количественные показатели рассматриваемых звеньев экосистемы достоверно не изменяются (рис. 4-6). В то же время возрастает видовое богатство (число таксонов) зоопланктона, а также таксономическое разнообразие (индекс Шеннона)

зоопланктона и зообентоса (рис. 7, табл. 4). Очевидно, что, как и на ст. 3, повышение температуры воды на этом участке приводит к удлинению вегетационного сезона по сравнению с рекой и ст. 2, а относительно небольшая глубина и высокая подводная освещенность способствуют интенсивному росту спирогиры и высшей водной растительности. Именно активный фотосинтез макрофитов и спирогиры в нижней части протоки, вероятно, является причиной возрастания концентрации кислорода в воде ст. 4 (рис. 2). Достоверное повышение величины pH воды на ст. 4 также косвенно подтверждает высокую интенсивность фотосинтеза. Известно, что в результате интенсивного фотосинтеза в донных матах спирогиры образуются пузырьки кислорода, на которых они всплывают в толщу воды (Berry, Lembi, 2000). Таким образом, небольшая глубина протоки и высокая придонная освещенность способствуют не только росту донных макроводорослей, но и их переходу к метафитонной стадии вегетации. Плотные заросли макрофитов, вероятно, способствуют изменению типа грунта – ранее было показано, что растения задерживают взвешенные частицы, что приводит к заиливанию донных отложений (French, Chambers, 1996). Массовое развитие высшей растительности и увеличение разнообразия типов грунта в свою очередь увеличивает разнообразие экологических ниш для бентосных и фитофильных животных, что приводит к максимальному видовому разнообразию на этом участке зоопланктона и зообентоса. Величины индексов сапробности, рассчитанных по численности перифитона и зоопланктона, на этой станции достоверно уменьшались, а индекс сапробности по зообентосу не отличался от ст. 3, но тоже имел тенденцию к уменьшению. Это свидетельствует о снижении органического загрязнения на ст. 4, что также может благо-

приятно повлиять на видовое разнообразие беспозвоночных.

Известно, что эксплуатация аквакультурного хозяйства приводит к увеличению биогенной нагрузки на водоем в результате разложения не съеденных кормов и физиологических выделений рыб: в воде возрастает содержание растворенного углерода, азота и фосфора, однако основными компонентами обычно являются аммоний и мочевины (Podemski, Blanchfield, 2006; Ruiz-Zarzuela et al., 2009; Mavraganis et al., 2017). В Абаканской протоке на ст. 4, расположенной ниже по течению от рыбопроизводного хозяйства, не было достоверных отличий по содержанию в воде форм азота по сравнению со ст. 3 (рис. 2). Хотя, в отсутствие стокового течения, само понятие «ниже по течению» в данном случае утрачивает свой истинный гидродинамический смысл. Отсутствие различий может объясняться также высокой скоростью потребления азота первичными продуцентами. Известно, что фоновая концентрация лимитирующего рост фактора всегда находится на одном и том же уровне и не зависит от его концентрации во входном потоке (принцип аутостабилизации) (Дегерменджи и др., 1979). В то же время очевидна тенденция к увеличению в протоке (ст. 2-4) по сравнению с рекой (ст. 1) количества азота, связанного в биомассе перифитона, метафитонных матов и высшей водной растительности (рис. 9), что предполагает увеличение азотной нагрузки на участке протоки, расположенном ниже дамбы, на котором нет стокового течения, и, вероятно, происходит лишь ветровое перемешивание (ст. 2-4).

Список литературы / References

Алимов А. Ф., Богатов В. В., Голубков С. М. (2013) *Продукционная гидробиология*. СПб., Наука, 343 с. [Alimov A. F., Bogatov V. V., Golubkov S. M. (2013) *Production hydrobiology*. Saint Petersburg, Nauka, 343 p. (in Russian)]

Заключение

Таким образом, основным фактором, вызывающим перестройку сообщества Абаканской протоки, является уменьшение ее проточности вследствие малой пропускной способности дренажных труб, расположенных в дамбе. Именно на ст. 2 происходят основные изменения структурных и количественных показателей всех компонентов экосистемы. На нижележащих станциях повышение температуры и биогенной нагрузки только способствует более интенсивному развитию высшей растительности и макроводорослей, что, в свою очередь, приводит к постепенному изменению видового состава и увеличению таксономического разнообразия беспозвоночных животных. За исключением проточности, другие исследованные факторы – тепловое, биогенное и органическое загрязнение – в связи с гидрологическими особенностями изученного участка, а именно отсутствием на нем стокового течения, очевидно, действовали на экосистему в комплексе, и их специфические эффекты в явном виде не проявлялись.

Однако увеличение проточности как наиболее очевидная мера борьбы с массовым ростом *Spirogyra* sp. неизбежно приведет к снижению температуры воды и потере протокой ее рекреационных свойств. Поэтому дальнейшим направлением данных исследований должно стать создание математической модели экосистемы Абаканской протоки для поиска оптимального баланса между проточностью и качеством воды, с одной стороны, и сохранением рекреационных качеств протоки – с другой.

Андреанова А. В. (2013) Динамика развития енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 1: 74–88 [Andrianova A. V. (2013) Dynamics of Yenisei zoobenthos evolution in the downstream of Krasnoyarsk hydroelectric power station. *Tomsk State University Journal of Biology* [Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta. Biologiya], 1: 74–88 (in Russian)]

Анищенко О. В. (2008) Влияние гидрофизических факторов на флуоресцентные характеристики фитопланктона в поверхностном слое малого эвтрофного водохранилища Бугач. *Сибирский экологический журнал*, 2: 303–313 [Anishchenko O. V. (2008) Effect of hydrophysical factors on the fluorescence characteristics of phytoplankton in the surface layer of a small eutrophic water reservoir Bugach. *Contemporary Problems of Ecology* [Sibirskii ekologicheskii zhurnal], 2: 303–313 (in Russian)]

Анищенко О. В., Гладышев М. И., Кравчук Е. С., Калачева Г. С., Грибовская И. В. (2010) Оценка антропогенного загрязнения р. Енисей по содержанию металлов в основных компонентах экосистемы на участках, расположенных выше и ниже г. Красноярска. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 3(1): 82–98 [Anishchenko O. V., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Kalacheva G. S., Gribovskaya I. V. (2010) Assessment of the Yenisei river anthropogenic pollution by metals concentrations in the main ecosystem compartments upstream and downstream Krasnoyarsk city (Russia). *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 3(1): 82–98 (in Russian)]

Барина С. С., Медведева Л. А., Анисимова О. В. (2000) *Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды*. Москва, ВНИИприроды, 150 с. [Barinova S. S., Medvedeva L. A., Anisimova O. V. (2000) *Algae as indicators of environmental quality*. Moscow, All-Russian Scientific Research Institute for Environmental Protection, 150 p. (in Russian)]

Водоросли. Справочник (1989) Вассер С. П. (ред.) Киев, Наукова думка, 608 с. [Algae. Reference book. (1989) Vasser S. P. (Ed.) Kiev, Naukova dumka, 608 p. (in Russian)]

ГОСТ 33045–2014. Межгосударственный стандарт. Вода. Методы определения азотсодержащих веществ. (2015) Москва, Стандартинформ, 20 с. [GOST 33045–2014. Interstate standard. Water. Nitrogen-containing substances measurement methods. (2015) Moscow, Standartinform, 20 p. (in Russian)]

Грезе В. Н. (1964) Биологический сток реки Енисей в районе Красноярска. *Рыбное хозяйство Восточной Сибири. Труды Сибирского отделения ГосНИОРХ*. Т. VIII. Красноярск, с. 67–109 [Greze V. N. (1964) Biological sink of the Yenisei River near the city of Krasnoyarsk. *Fishery of the Eastern Siberia. Proceedings of Siberian Branch of the State Research Institute of Lake and River Fisheries*. Vol. 8. Krasnoyarsk, p. 67–109 (in Russian)]

Дегерменджи А. Г., Печуркин Н. С., Шкидченко А. Н. (1979) *Аутостабилизация контролирующих рост факторов в биологических системах*. Новосибирск, Наука [Degermendzhy A. G., Pechurkin N. S., Shkidchenko A. N. (1979) *Autostabilization of growth-controlling factors in biological systems*. Novosibirsk, Nauka (in Russian)]

Дубовская О. П., Гладышев М. И., Махутова О. Н. (2004) Сток лимнического зоопланктона через высоконапорную плотину и его судьба в реке с быстрым течением (на примере плотины Красноярской ГЭС на р. Енисей). *Журнал общей биологии*, 65(1): 81–93 [Dubovskaya O. P., Gladyshev M. I., Makhutova O. N. (2004) Limnetic zooplankton passing through a high-head dam

and their fate in a river with high current velocity (case of the Krasnoyarsk hydroelectric power station on the Yenisey river). *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 65(1): 81–93 (in Russian)]

Дубовская О. П. (2009) Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, ее возможные причины (обзор литературы). *Журнал общей биологии*, 70(2): 168–192 [Dubovskaya O. P. (2009) Non-predatory mortality of the crustacean zooplankton, and its possible causes (a review). *Journal of General Biology* [Zhurnal obshchei biologii], 70(2): 168–192 (in Russian)]

Катанская В. М. (1981) *Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР*. Методы изучения. Л., Наука, 187 с. [Katanskaya V. M. (1981) *Higher aquatic vegetation of continental water bodies of USSR. Research methods*. Leningrad, Nauka, 187 p. (in Russian)]

Макрушин А. В. (1974) *Биологический анализ качества вод*. Винберг Г. Г. (ред.) Л., Наука, 60 с. [Makrushin A. V. (1974) *Biological analysis of water quality*. Vinberg G. G. (ed.) Leningrad, Nauka, 60 p. (in Russian)]

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов (1975) М., Наука, 242 с. [Methods of studying biogeocenoses of inland water bodies (1975) Moscow, Nauka, 242 p. (in Russian)]

РД 52.24.382–2006. Массовая концентрация фосфатов и полифосфатов в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 27 с. [RD52.24.382–2006. Mass concentration of phosphates and polyphosphates in water. Procedure of measurement by photometric method (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 27 p. (in Russian)]

РД 52.24.387–2006. Массовая концентрация фосфора общего в водах. Методика выполнения измерений фотометрическим методом после окисления персульфатом калия (2006) Ростов-на-Дону, ГУ «Гидрохимический институт», 26 с. [RD52.24.387–2006. Mass concentration of total phosphorus in water. Procedure for measurement by photometric method after oxidation by potassium persulfate (2006) Rostov-on-Don, Institute of Hydrochemistry, 26 p. (in Russian)]

РД 52.24.309–2011. Организация и проведение режимных наблюдений за состоянием и загрязнением поверхностных вод суши (утв. Росгидрометом 25.10.2011). Электронный ресурс: www.consultant.ru [RD52.24.309–2011. Organization and conduct of monitoring of surface waters condition and pollution (Approved by Federal Service for Hydrometeorology and Environmental Monitoring 25.10.2011). Online resource: www.consultant.ru (in Russian)]

РД 52.24.380–2017. Массовая концентрация нитратного азота в водах. Методика измерений фотометрическим методом с реактивом Грисса после восстановления в кадмиевом редуторе (2017) Ростов-на-Дону, 30 с. [RD52.24.380–2017. Mass concentration of nitrate nitrogen in water. Measurement technique by photometric method with Griess reagent after reduction in cadmium reducer (2017) Rostov-on-Don, 30 p.]

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем (1992) СПб., Гидрометеиздат, 318 с. [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems (1992) Saint Petersburg, Gidrometeoizdat, 318 p. (in Russian)]

Унифицированные методы исследования качества вод. Часть III. Методы биологического анализа вод. Приложение 2. Атлас сапробных организмов. (1977) М., СЭВ, 227 с. [Unified methods of water quality assessment. Part III. Methods of biological water analysis. Supplement 2. Atlas of saprobic organisms. (1977) Moscow, SEV, 227 p. (in Russian)]

Alberty M.S, Germineaud C., Sprintall J., Ganachaud A., Cravatte S. (2017) *SPICE mooring data report: description and quality control*. UC San Diego, Scripps Institution of Oceanography. Retrieved from <https://escholarship.org/uc/item/6xd149s8>

Anishchenko O. V., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Gribovskaya I. V., Sushchik N. N. (2010) Seasonal variations of metal concentrations in periphyton and taxonomic composition of the algal community at a Yenisei River littoral site. *Central European Journal of Biology*, 5(1): 125–134

Berry H. A., Lembi C. A. (2000) Effects of temperature and irradiance on the seasonal variation of a *Spirogyra* (Chlorophyta) population in a midwestern lake (U.S.A.). *Journal of Phycology*, 36: 841–851

Bunn S. E., Arthington A. H. (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30(4): 492–507

Burford M. A., Carey C. C., Hamilton D. P., Huisman J., Paerl H. W., Wood S. A., Wulff A. (2020) Perspective: Advancing the research agenda for improving understanding of cyanobacteria in a future of global change. *Harmful Algae*, 91: 101601

Czerniawski R., Pilecka-Rapacz M., Domagała J. (2013) Zooplankton communities of inter-connected sections of lower River Oder (NW Poland). *Central European Journal of Biology*, 8(1): 18–29

French T. D., Chambers P. A. (1996) Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology*, 36(3): 509–520

Gaevsky N. A., Kolmakov V. I., Popelnitsky V. A., Gold V. M., Dubovskaya O. P. (2000) Evaluation of the effect of light intensity on the measurement of the photosynthetic rate in plankton microalgae by the chlorophyll fluorescence method. *Russian Journal of Plant Physiology*, 47(6): 820–825

Gladyshev M. I., Gubelit Y. I. (2019) Green tides: new consequences of the eutrophication of natural waters (invited review). *Contemporary Problems of Ecology*, 12(2): 109–125

Gladyshev M. I., Sushchik N. N., Kolmakova A. A., Kalachova G. S., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Makhutova O. N. (2007) Seasonal correlations of elemental and ω -3 PUFA composition of seston and dominant phytoplankton species in a eutrophic Siberian Reservoir. *Aquatic Ecology*, 41: 9–23

Kelley D. E. (2018) *Oceanographic analysis with R*. New York, Springer-Verlag

Kirk J. T. O. (2010) *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. UK, Cambridge University Press, 649 p.

Kolmakov V. I., Anishchenko O. V., Ivanova E. A., Gladyshev M. I., Sushchik N. N. (2008) Estimation of periphytic microalgae gross primary production with DCMU-fluorescence method in Yenisei River (Siberia, Russia). *Journal of Applied Phycology*, 20: 289–297

Mavraganis T., Thorarensen H., Tsoumani M., Nathanailides C. (2017) On the environmental impact of freshwater fish farms in Greece and in Iceland. *Annual Research & Review in Biology*, 13(1): 1–7

Nashaat M. R., Merhoon K. A., Salman S. K., Abbas E. K., Ali E. H. (2019) Impact of Al-Rasheed Power Plant effluents on phytoplankton biodiversity in Tigris River, Southern Baghdad. *Journal of Physics: Conference Series*, 1234(1): 012064

Nusch E. A. (1980) Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Archiv für Hydrobiologie*, 14: 14–36

Podemski C. L., Blanchfield P. J. (2006) Overview of the environmental impacts of Canadian freshwater aquaculture. A scientific review of the potential environmental effects of aquaculture in aquatic ecosystems. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2450: 30–79

- Poff N. L., Zimmerman J. K. H. (2010) Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology*, 55: 194–205
- Ponomareva Yu. A., Ivanova E. A. (2016) Ratio between living and dead cells and the size structure of the Yenisei River phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Contemporary Problems of Ecology*, 9(5): 582–589
- Ruiz-Zarzuela I., Halaihel N., Balcazar J. L., Ortega C., Vendrell D., Perez T., Alonso J. L., de Blas I. (2009) Effect of fish farming on the water quality of rivers in northeast Spain. *Water Science and Technology*, 60(3): 663–671
- Ruzickova S., Weisssova V., Uher B., Helesic J. (2017) Macroinvertebrate herbivores and epilithon algae community of a stream affected by mineralized heated mining water inflow. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 53: 189–201
- Schultz J. G. E., Kovatch J. J., Anneken E. M. (2013) Bacterial diversity in a large, temperate, heavily modified river, as determined by pyrosequencing. *Aquatic Microbial Ecology*, 70: 169–179
- Sladeczek V. (1973) System of water quality from biological point of view. *Archiv für Hydrobiologie*, 7: 1–218
- Søndergaard M., Jeppesen E. (2007) Anthropogenic impacts on lake and stream ecosystems, and approaches to restoration. *Journal of Applied Ecology*, 44: 1089–1094
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Ageev A. V., Kalachova G. S. (2007) Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei river. *Aquatic Ecology*, 41: 349–365
- Tolomeev A. P., Anishchenko O. V., Kravchuk E. S., Kolmakova O. V., Glushchenko L. A., Makhutova O. N., Kolmakova A. A., Kolmakov V. I., Trusova M. Yu., Sushchik N. N., Gladyshev M. I. (2014) Component elements of the carbon cycle in the middle and lower Yenisei River. *Contemporary Problems of Ecology*, 7(4): 489–500
- Walseng B., Hessen D. O., Halvorsen G., Schartau A. K. (2006) Major contribution from littoral crustaceans to zooplankton species richness in lakes. *Limnology Oceanography*, 51(6): 2600–2606
- Wang F., Maberly S. C., Wang B., Liang X. (2018) Effects of dams on riverine biogeochemical cycling and ecology. *Inland Waters*, 8(2): 130–140
- Wegl R. (1983) Index für die Limnosaprobitat. *Wasser und Abwasser*. B. 26. 175 p.
- Zargar S., Ghosh T. K. (2006) Influence of cooling water discharges from Kaiga nuclear power plant on selected indices applied to plankton population of Kadra reservoir. *Journal of Environmental Biology*, 27(2): 191–198

DOI 10.17516/1997-1389-0348

УДК 630.1

Growth and Development of the Introduced *Picea* L. (Karst.) Species in the Taiga Zone (Karelia)

Ivan T. Kishchenko*

*Petrozavodsk State University
Petrozavodsk, Russian Federation*

Received 19.01.2019, received in revised form 03.06.2020, accepted 20.12.2020

Abstract. The study was conducted in the Botanical Garden of Petrozavodsk State University (South Karelia, the middle taiga subzone) from April to October during 1988–2016. The following representatives of the genus *Picea* were investigated: four introduced species (*Picea glauca* (Moench) Voss [syn. *P. canadensis* Britt.], *P. pungens* Engelm. f. *viridis* Regel., *P. obovata* Ledeb., and *P. mariana* Britt.) and one native species (*P. abies* (L.) Karst.). The growth of *P. abies* shoots starts 1–4 weeks earlier and ends 1–3 weeks later compared to the introduced species. The earliest culmination of shoot growth is observed in *P. glauca* and *P. obovata* and the latest in *P. abies*. The longest shoots are formed by *P. abies*. The growth dynamics of shoots differs considerably between the introduced species and the native species. The dates of the beginning and the culmination of the shoot growth in the studied species are to a certain extent affected by the temperature of the air. *P. abies* needles begin to grow 1–2 weeks earlier than the needles of the introduced species. The earliest culmination of needle growth is observed in *P. obovata* and *P. glauca* and the latest in *P. pungens*. *P. abies* and *P. pungens* show the largest needle length increment, while in the other species, it is 2–4 times smaller. The longest needles are formed in *P. pungens* and *P. abies*. There is a noticeable difference in needle growth dynamics between the introduced species and the native species. The dates on which needles begin to grow are largely determined by the temperature of the air. The temperature of the air and solar radiation produce a substantial effect on the time of occurrence of most phenophases in the studied *Picea* species. *P. pungens* and *P. glauca* were found to be the most promising spruce species for residential landscaping and creation of artificial plant communities in Karelia.

Keywords: introduction, *Picea*, growth, development, Karelia.

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: ivanki@karelia.ru

ORCID: 0000-0002-1039-1020

Acknowledgements. The research was supported by RFBR (project 18–44–100002 p_a).

Citation: Kishchenko I. T. Growth and development of the introduced *Picea* L. (Karst.) species in the taiga zone (Karelia). J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2021, 14(2), 238–258. DOI: 10.17516/1997-1389-0348

Рост и развитие интродуцированных видов *Picea* L (Karst.) в таежной зоне (Карелия)

И. Т. Кищенко

Петрозаводский государственный университет
Российская Федерация, Петрозаводск

Аннотация. Исследования проводили в 1988–2016 гг. с апреля по октябрь в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета (Южная Карелия, подзона средней тайги). Объектами исследований служили представители рода *Picea*: четыре интродуцированных вида (*Picea glauca* (Moench) Voss [syn. *P. canadensis* Britt.], *P. pungens* Engelm. f. *viridis* Regel., *P. obovata* Ledeb., *P. mariana* Britt.) и один аборигенный (*P. abies* (L.) Karst.). Рост побегов у *P. abies* начинается на 1–4 недели раньше, а заканчивается на 1–3 недели позже, чем у интродуцентов. Ранее всего кульминация прироста побегов происходит у *P. glauca* и *P. obovata*, а позже всего – у *P. abies*. Наиболее длинные побеги формируются у *P. abies*. Динамика прироста побегов у интродуцентов значительно отличается от таковой у аборигенного вида. Начало роста побегов и кульминация их прироста у изучаемых видов в определенной мере зависят от температурного режима воздуха. Рост хвои у *P. abies* начинается на 1–2 недели раньше, чем у интродуцированных видов. Ранее всего кульминация ее прироста происходит у *P. obovata* и *P. glauca*, а позже всего – у *P. pungens*. Наибольшая величина прироста хвои характерна для *P. abies* и *P. pungens*, у других видов она в 2–4 раза меньше. Наиболее длинная хвоя формируется у *P. pungens* и *P. abies*. Динамика прироста хвои у интродуцентов существенно отличается от таковой у аборигенного вида. Начало роста хвои в значительной степени зависит от температурного режима воздуха. Существенное влияние на сроки прохождения большинства фенофаз изученных видов рода *Picea* оказывает температура воздуха и солнечная радиация. Наиболее перспективными для озеленения населенных пунктов и создания культурценозов в Карелии оказались *P. pungens* и *P. glauca*.

Ключевые слова: интродукция, *Picea*, рост, развитие, Карелия.

Благодарности. Исследование выполнено при поддержке РФФИ (проект 18–44–100002 p_a).

Цитирование: Кищенко, И. Т. Рост и развитие интродуцированных видов *Picea* L (Karst.) в таежной зоне (Карелия) / И. Т. Кищенко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2021. 14(2). С. 238–258. DOI: 10.17516/1997–1389–0348

Введение

Большинство аборигенных видов древесных растений таежной зоны России обладают низкой устойчивостью к поллютантам. Между тем, многие виды семейства Pinaceae других географических районов устойчивы к загрязнению урбаноcреды и к тому же долговечны и декоративны в течение круглого года (Встовская, 1983; Плотникова, 1983; Лапин, 1987; Бабич, 2008; Стецук и др., 2011; Rousselet et al., 2015). Некоторые из них даже показывают повышенную продуктивность по сравнению с местными видами и способны к натурализации (Калуцкий, Болотов, 1983; Мамаев, Махиев, 1996; Ботенков, Попова, 1997). Кроме того, интродукция растений способна значительно повысить биологическое разнообразие окружающей среды (Мамаев, Махиев, 1996; Bradshaw, 1995; Исаев и др., 1997; Буданцев, 1999; Морякина, 1998; Сикура, 1998). Все это свидетельствует о необходимости интродукции хвойных растений и оценки их перспективности. Перспективность интродукции устанавливается путем исследования адаптаций, происходящих у испытуемых растений в новых условиях (Базилевская, 1964; Ворошилов, 1960). Как показали исследования ряда авторов (Встовская, 1983; Плотникова, 1983; Трулевич, 1991; Шкутко, 1991; Кищенко, 2000), именно особенности роста и развития растений наиболее достоверно характеризуют состояние интродуцентов.

К настоящему времени особенности роста и развития хвойных интродуцентов изучены далеко не полно и нуждаются в уточнении и дальнейшем изучении. Характер и степень влияния экологических факторов на их рост и развитие остаются во многом неясными. В Карелии подобные исследования интродуцентов рода *Picea* ранее не проводились.

Целью настоящих исследований являлось выяснение особенностей роста и раз-

вития некоторых интродуцированных видов *Picea* L. (Karst.) под влиянием главнейших климатических факторов и оценка их перспективности.

Материалы и методы

Объектами исследований служили 5 видов рода *Picea*. Характеристика объектов исследований приведена в табл. 1.

Изучали интродуцированные виды хвойных растений в Ботаническом саду Петрозаводского государственного университета. Наблюдения за развитием растений проводили в 1988–2016 гг., а за ростом – в 1988–1990 гг. Каждый изучаемый вид представлен групповой посадкой из 10–25 деревьев. Условия водного, минерального и светового режимов у всех изучаемых видов одинаковые. Размещение и густота посадок в каждой группе идентичны.

Picea abies занимает обширный ареал в Западной Европе. В России этот вид распространен в северо-западных, западных и центральных районах европейской части. *Picea obovata* растет в европейской части России в северных, северо-восточных районах, а также на Урале, в Сибири (кроме Крайнего Севера), на Дальнем Востоке (юг Охотского побережья, бассейн верхнего и нижнего течения р. Амура). Ареал *Picea pungens* – Запад Северной Америки (Скалистые Горы), где она произрастает на высоте 2–3 тыс. м над уровнем моря. *Picea glauca* растет в Северной Америке (Канада и северные штаты США). Родина *Picea mariana* – территория Северной Америки от Лабрадора и Аляски на севере до Виргинии и Висконсина на юге.

Наблюдения за ростом побегов и хвои проводили по методике А. А. Молчанова и В. В. Смирнова (1967). С помощью линейки измеряли длину осевых побегов (второго порядка ветвления) с юго-западной части кро-

Таблица 1. Характеристика объектов исследований

Table 1. Characteristics of research objects

Виды	Место происхождения саженцев (ботсад–город)	Возраст, лет	Средняя высота, м	Наличие семеношения
<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss [syn. <i>P. canadensis</i> Britt.]	С.-Петербург	42	16,7	есть
<i>P. pungens</i> Engelm. f. <i>viridis</i> Regel.	Бухарест	45	13,7	есть
<i>P. obovata</i> Ledeb.	Минск	32	9,2	нет
<i>P. mariana</i> Britt.	Бухарест	28	7,1	нет
<i>P. abies</i> (L.) Karst.	Петрозаводск	31	8,4	нет

ны на высоте около 2 м с момента набухания почек до заложения зимующих почек через каждые 2–3 сут. По каждому виду выбирали по 10 учетных деревьев, у каждого из которых промаркировали по 25 побегов. Таким образом, объем выборки по каждому сроку наблюдения составлял 250 побегов. Рост промаркированной хвои с помощью линейки изучали в верхней части тех же побегов, с тем же временным интервалом. Объем выборки тот же, что и для побегов. Величину суточного прироста побегов и хвои определяли как разницу в их длине (среднеарифметической) между последующим и предшествующим наблюдениями, деленную на число суток этого периода.

Фенологические наблюдения проводили, используя методические указания Н. Е. Булыгина (1979), через каждые 2–3 сут. Фиксировали время прохождения таких фенофаз, как набухание и разverzание вегетативных почек, начало и окончание линейного роста побегов, опробковение ростовых побегов, обособление хвои на побегах, завершение роста и вызревание, расцвечивание и опадение хвои, обособление на побегах почек. Фенофаза считалась наступившей, если она отмечалась не менее чем у 30 % побегов всех особей исследуемого вида. Отсутствие

данных по развитию репродуктивной сферы у большинства изучаемых видов объясняется сравнительно небольшим возрастом особей, а также большими временными интервалами между семенными годами, не позволяющими использовать статистическую обработку данных.

Оценку перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений проводили по методике П. И. Лапина и С. В. Сидневой (1973). При этом учитывали такие показатели, как степень ежегодного вызревания побегов, зимостойкость, сохранение габитуса, побегообразовательная способность, регулярность прироста осевых побегов, способность к генеративному развитию, возможность размножения в культуре, общая оценка перспективности.

Климатические данные (суммарная солнечная радиация; атмосферные осадки; среднесуточная, минимальная и максимальная относительная влажность воздуха; среднесуточная, минимальная и максимальная температура воздуха) регистрировались на Сулажгорской метеостанции (Карельская гидрометеорологическая обсерватория), расположенной в 3 км к юго-западу от Ботанического сада. Сумму положительных температур рассчитывали как сумму среднесуточных

температур с момента перехода температуры через 0 °С до начала или прекращения какой-либо фенофазы.

Статистическая обработка материалов наблюдений за интродуцентами показала, что при определении среднеарифметической величины прироста побегов ошибка среднего значения составляет 4–6 %, а коэффициент вариации – 14–20 %; хвои – соответственно 3–5 и 10–15 %; фенодат – 5–6 и 18–24 %. По результатам наблюдений за ростом и развитием растений, а также метеорологических условий сформировали банк данных, обработанный с помощью рекомендуемых для этих целей корреляционного и регрессионного методов анализа (Зайцев, 1981). Длина корреляционного ряда при изучении роста побегов и хвои (число наблюдений за вегетацию) –

от 25 до 35, а при изучении развития (число лет) – 28.

Результаты и обсуждение

Линейный рост побегов

Проведенные исследования позволили установить, что сроки начала роста побегов изучаемых видов рода *Picea* могут варьировать по годам в пределах 2–3 недель. Подобную изменчивость наблюдал и Н.В. Шкутко (1991). Наиболее стабильны сроки начала данной фенофазы у *P. abies*. При сравнении отдельных видов *Picea* выяснилось, что раньше всего начинается рост побегов у аборигенного вида – 30 IV–11 V. Через 6–14 сут их рост отмечается у *P. glauca*. Остальные виды вступают в эту фазу в конце мая или в начале июня (табл. 2).

Таблица 2. Температурный режим воздуха в период роста побегов у различных видов рода *Picea*

Table 2. Air temperature in the period of growth of shoots of different *Picea* species

Виды	Годы наблюдений	Начало роста			Кульминация прироста			Окончание роста		
		Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма положит. температур, °С	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма положит. температур, °С	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °С	Сумма положит. температур, °С
<i>P. pungens</i>	1988	29 V	17,2	335	24–26 VI	22,2	738	25 VII	14,5	1296
	1989	16 V	13,2	232	13–15 VI	11,0	695	25 VII	15,0	1398
	1990	4 VI	17,2	172	4–6 VI	12,5	298	2 VII	10,6	522
<i>P. glauca</i>	1988	18 V	14,5	192	10–12 VI	12,2	502	25 VII	14,5	1296
	1989	6 V	9,6	182	23–29 V	13,8	444	25 VII	15,0	1398
	1990	18 V	14,4	184	29–31 V	8,9	259	18 VI	14,4	384
<i>P. mariana</i>	1988	17 V	10,8	178	10–12 VI	12,2	502	22 VII	20,4	1249
	1990	29 V	4,8	252	7–10 VI	7,4	352	2 VII	10,6	522
<i>P. obovata</i>	1988	29 V	17,0	335	10–12 VI	12,2	502	25 VII	14,5	1296
	1989	12 V	9,4	242	23–29 V	13,8	444	7 VII	14,9	1103
	1990	1 VI	7,6	268	4–6 VI	12,5	298	2 VII	10,6	522
<i>P. abies</i>	1988	11 V	9,2	126	24–26 VI	22,2	738	25 VII	14,5	1296
	1989	30 IV	8,5	131	16–19 VI	15,6	758	29 VII	20,9	1475
	1990	4 V	5,0	121	15–17 VI	8,6	379	6 VII	16,1	572

Оказалось, что сроки прекращения роста побегов значительно варьируют по годам и различаются на 2–3 недели. По среднелетним данным, к рано прекращающим рост побегов (2–25 VII) следует отнести все интродуцированные виды. У аборигенного вида эта фенофаза заканчивается на 1–3 недели позже.

Установлено, что время кульминации прироста побегов также довольно заметно изменяется по годам. Быстрее всего эта фаза наступает у *P. obovata* и *P. glauca* (23 V–12 VI), а позже всего – у *P. abies* (15–26 VI).

Величина максимального прироста у разных видов рода *Picea* также варьирует в широких пределах (табл. 3). Его наибольшая величина (в среднем 4,7–4,9 мм/сут) обнаружена у *P. abies* и *P. pungens*. У других изучаемых видов этот показатель меньше примерно в 1,5 раза. Следует подчеркнуть, что погодичная изменчивость величины максимального прироста побегов у этих видов может достигать 200–400 %.

Вполне понятно, что погодичные изменения в сроках начала и окончания роста побегов вызывают изменения и в продолжительности их формирования (Кищенко, 2000). В зависимости от периода наблюдений и вида растения последняя варьирует от 31 до 92 сут (табл. 3). Наиболее длительный рост характерен для *P. abies* (65–92 сут.), а самый короткий – для *P. obovata* (32–57 сут.).

Обнаруженная значительная изменчивость в продолжительности и интенсивности роста побегов обуславливает и соответствующие различия в величине их годовичного прироста. Длина побегов у *P. obovata* и *P. pungens* при этом может различаться в 3 раза, а у других видов – не более чем на 30–40 %. Из данных табл. 3 следует, что наиболее длинные побеги (в среднем за 3 года 141 мм) формируются у *P. abies*. У других видов их длина составляет в среднем всего 69–84 мм. Анализ результатов исследований свидетельствует о том, что величина годовичного прироста по-

Таблица 3. Основные характеристики прироста побегов у различных видов рода *Picea*

Table 3. The main characteristics of the growth of shoots in different *Picea* species

Виды	Годы наблюдений	Максимальный суточный прирост, мм	Годичный прирост, мм	Продолжительность роста, сут.
<i>P. pungens</i>	1988	9,9±0,2	142±6	57±2
	1989	2,0±0,1	66±3	70±3
	1990	2,1±0,1	39±2	34±1
<i>P. glauca</i>	1988	4,2±0,1	111±4	58±3
	1989	2,5±0,1	75±3	80±4
	1990	1,8±0,1	47±2	31±1
<i>P. mariana</i>	1988	4,1±0,1	85±4	66±3
	1990	1,7±0,1	53±2	34±1
<i>P. obovata</i>	1988	7,0±0,3	134±6	57±3
	1989	2,7±0,1	73±3	56±3
	1990	1,8±0,1	45±2	32±1
<i>P. abies</i>	1988	6,8±0,2	181±7	75±4
	1989	2,6±0,1	121±5	92±4
	1990	5,4±0,2	122±4	65±3

бегов определяется в основном интенсивностью, а не продолжительностью роста (Кищенко, 2000). Так, длина побегов у *P. pungens* больше, чем у *P. mariana*, в среднем почти в 1,5 раза. При этом скорость роста побегов у первого вида в 1,5 раза больше, чем у второго, а продолжительность их формирования примерно одинакова.

Выяснилось, что рост побегов при самой низкой среднесуточной температуре воздуха (4,8–10,8 °C) начинается у *P. abies* и *P. mariana* (табл. 2). Начало данной фазы у *P. pungens* наблюдается при наиболее высокой температуре (13,2–17,2 °C). У остальных видов этот процесс отмечается при 7,6–17,0 °C. Следовательно, начало роста побегов у изучаемых видов *Picea* не обуславливается строго определенной температурой воздуха, о чем свидетельствуют ее различия в этот период в 5–7 °C. Зависимость наступления данной фазы от температуры воздуха у различных видов хвойных растений обнаружена другими исследователями (Гортинский, Тарасов, 1977; Шкутко, 1991).

Выяснилось, что требовательность растений к температуре воздуха в период кульминации прироста побегов в значительной степени определяется их систематическим положением. Так, максимальный прирост побегов при температуре менее 9 °C может иметь место у *P. abies*, *P. mariana* и *P. glauca*. У других видов в эту фазу данный параметр среды выше на 2–13 °C. Н.В. Шкутко (1991) также отмечает зависимость сроков кульминации прироста ели от температурного режима окружающей среды. Между тем сумма положительных температур в этот период варьирует в широких пределах (300–700 °C), что указывает на отсутствие явного влияния данного параметра на кульминацию прироста побегов (Кищенко, 2000).

Как выявили исследования, для начала роста побегов показатель теплообеспеченности гораздо более стабилен, чем текущая температура воздуха. Оказалось, что рост побегов *P. abies* начинается при сумме положительных температур 121–131 °C, *P. glauca* – при 182–192 °C, *P. pungens* – при 172–335 °C. Подобная зависимость обнаружена Л.А. Фроловой (1979). Во время прекращения роста побегов среднесуточная температура воздуха и сумма положительных температур варьируют в широких пределах – соответственно 10,6–20,9 и 384–1475 °C. Эти данные свидетельствуют о том, что сроки прекращения деятельности апикальной меристемы у представителей рода *Picea* не связаны с температурным режимом, а скорее всего обусловлены генотипом вида. Результаты исследований Л.А. Фроловой (1979) показали, что для всех интродуцентов рода *Picea* тепла вполне достаточно для завершения годичного цикла развития вегетативных почек.

По сравнению с интродуцентами наиболее приспособленным к местным экологическим условиям является аборигенный вид *P. abies*, адекватно реагирующий на изменчивость факторов среды. Следовательно, о степени адаптации интродуцентов можно предположительно судить путем сравнения динамики их роста и роста аборигенного вида, используя корреляционный анализ. Оказалось, что однозначный вывод об истинной корреляции сделать невозможно, так как ее направление и сила весьма заметно изменяются по годам. Так, по данным 1988 г., прямая и часто тесная связь ($r = +0,6$ – $+0,9$; $p < 0,05$) обнаружена между динамикой прироста *P. abies* и аналогичным показателем всех изучаемых видов интродуцентов. По наблюдениям 1989 г., число таких связей снижается до 3, а в 1990 г. две из них характеризуются уже отрицательным направлением. Следова-

тельно, можно предположить, что ростовые реакции интродуцентов, весьма сильно отличающиеся от таковых у аборигенного вида, имеют специфический характер в зависимости от конкретных экологических условий того или иного вегетационного периода.

Анализ результатов исследований свидетельствует об отсутствии достоверной корреляции между динамикой прироста побегов у изучаемых видов рода *Picea* и изменчивостью среднесуточной температуры воздуха за период наблюдений. Гораздо информативнее оказались данные этого анализа в отношении максимальных суточных температур. Так, между этими параметрами среды и приростом побегов у *P. pungens* установлена достоверная положительная корреляция ($r = +0,4 - +0,6$; $p < 0,05$). Полученные результаты дают возможность предположить, что температурный оптимум для этого вида находится выше значений данного фактора района интродукции. Также достоверная, но обратная по направлению корреляция ($r = -0,4 - -0,7$; $p < 0,05$) между интенсивностью роста побегов и максимальной температурой воздуха отмечена для *P. abies* и *P. mariana*. Вероятно, температурные условия района исследования для этого процесса у данных видов иногда несколько превышают норму. Результаты ряда авторов (Worrall, 1973; Damian et al., 1978; Шкутко, 1991) также свидетельствуют о том, что температура воздуха способна существенно влиять на динамику прироста побегов рода *Picea*. Отсутствие достоверной сопряженности прироста побегов и температуры воздуха у *P. glauca* и *P. obovata* скорее всего доказывает то, что решающее влияние на развитие вегетативной сферы этих видов имеют другие факторы.

При изучении корреляционных связей между динамикой прироста побегов и относительной влажностью воздуха выясни-

лось, что для *P. abies* они либо недостоверны, либо незначительны по силе и положительны по направлению ($r = +0,2 - +0,3$; $p < 0,05$). Для других видов ели эти связи либо не выявляются, либо имеют отрицательное направление ($r = -0,3 - -0,5$; $p < 0,05$). Эти данные могут свидетельствовать о том, что аборигенный вид вполне адаптирован к режиму влажности воздуха, а для роста побегов интродуцентов ее значения в районе исследования часто находятся выше оптимальных. Возможно, механизм этого явления связан с уменьшением поступления в побеги органических веществ из-за падения скорости фотосинтеза, вызванного снижением интенсивности солнечной радиации. В условиях Карелии это явление наблюдается при увеличении облачности и влажности воздуха, чему обычно способствует выпадение атмосферных осадков. С этим хорошо согласуются и данные корреляционного анализа, показывающие, что для интродуцированных видов рода *Picea* количество атмосферных осадков явно превышает норму ($r = -0,4 - -0,6$; $p < 0,05$).

Линейный рост хвои

Проведенные исследования позволили установить, что сроки начала роста хвои у изученных видов рода *Picea* могут варьировать по годам в пределах 2–4 недель (табл. 4). Подобную изменчивость наблюдали и В. В. Смирнов (1964) и Н. В. Шкутко (1991). По мнению авторов, в годы с теплой и дружной весной разница в сроках распускания почек в пределах одного вида гораздо меньше, чем в годы с холодной и затяжной весной. Наши данные подтверждают этот вывод. При сравнении отдельных видов рода *Picea* выяснилось, что раньше всего начинается рост хвои у аборигенного вида – 13 V–3 VI. Остальные виды вступают в эту фазу на 3–14 сут позже (табл. 4).

Таблица 4. Температурный режим воздуха в период роста хвои у различных видов рода *Picea*Table 4. Air temperature during the growth of needles in different *Picea* species

Виды	Годы наблюдений	Начало роста			Кульминация прироста			Окончание роста		
		Дата	Среднесуточная температура воздуха, °C	Сумма положит. температур, °C	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °C	Сумма положит. температур, °C	Дата	Среднесуточная температура воздуха, °C	Сумма положит. температур, °C
<i>P. pungens</i>	1988	7 VI	20,7	448	24–26 VI	22,2	738	22 VII	20,4	1249
	1989	16 V	13,2	292	13–15 VI	11,0	695	2 VIII	21,2	1556
	1990	15 VI	16,8	450	29 VI-1 VII	16,0	520	9 VII	22,5	633
<i>P. glauca</i>	1988	6 VI	20,9	436	13–16 VI	13,9	552	18 VII	23,2	1164
	1989	13 V	11,5	254	30 V-2 VI	13,8	492	2 VIII	21,2	1554
	1990	4 VI	14,6	284	29–31 VI	8,9	259	18 VII	14,4	384
<i>P. mariana</i>	1988	9 VI	11,5	471	17–19 VI	17,8	599	18 VII	23,2	1164
	1990	7 VI	6,3	300	10–14 VI	8,3	346	25 VI	16,8	450
<i>P. obovata</i>	1988	6 VI	20,9	436	13–16 VI	13,9	552	22 VII	23,2	1249
	1989	19 V	10,0	323	23–29 V	13,8	444	25 VII	15,0	1398
	1990	4 VI	17,2	292	10–14 VI	8,3	346	2 VII	10,6	522
<i>P. abies</i>	1988	3 VI	8,0	381	20–23 VI	21,7	673	22 VII	20,4	1249
	1989	13 V	11,5	254	3–5 VI	13,8	543	2 VIII	21,2	1556
	1990	1 VI	7,6	268	4–6 VI	12,5	298	25 VI	14,2	450

Установлено, что время кульминации прироста хвои также довольно существенно изменяется по годам. Раньше всего эта фаза наступает у *P. obovata* и *P. glauca* (23 V – 31 VI), а позже всего – у *P. pungens* (13 VI – 1 VII). Величина максимального прироста у разных видов ели также варьирует в широких пределах (табл. 5). Его наибольшая величина (в среднем 1,2–1,6 мм/сут) обнаружена у *P. pungens* и *P. abies*. У других изучаемых видов этот показатель в 2–3 раза меньше. Следует подчеркнуть, что погодичная изменчивость величины максимального прироста хвои у этих видов может достигать 50–300 % (табл. 5).

Оказалось, что сроки прекращения роста хвои у разных видов, как и его начала, различаются на 3–22 сут и заметно варьируют

по годам. При этом погодичная разница в сроках у отдельных видов рода *Picea* может составлять от 3 сут до 5 недель, что согласуется с результатами, полученными ранее С. А. Потаповой (1983).

Погодичные изменения в сроках начала и окончания роста хвои вызывают изменения и в продолжительности ее формирования, которая может меняться в 1,5–5 раз (табл. 5). Наиболее продолжительный рост характерен для *P. abies* (25–81 сут), а самый короткий – для *P. mariana* (18–36 сут).

Обнаруженная значительная изменчивость в продолжительности и интенсивности роста хвои обуславливает и соответствующие различия в величине ее годового прироста. Длина хвои у *P. obovata* при этом может различаться в 1,5 раза, а у других видов – не боль-

Таблица 5. Основные характеристики линейного прироста хвои у различных видов рода *Picea*Table 5. The main characteristics of the length growth of needles in different *Picea* species

Виды	Годы наблюдений	Максимальный суточный прирост, мм	Годичный прирост, мм	Продолжительность роста, сут.
<i>P. pungens</i>	1988	1,2±0,05	23±1	45±2
	1989	0,8±0,03	30±2	78±3
	1990	1,7±0,06	22±1	15±1
<i>P. glauca</i>	1988	0,4±0,02	20±1	42±2
	1989	0,4±0,02	24±1	81±3
	1990	0,4±0,02	18±1	14±1
<i>P. mariana</i>	1988	0,3±0,01	16±1	36±2
	1990	1,1±0,05	15±1	18±1
<i>P. obovata</i>	1988	0,3±0,01	14±1	46±2
	1989	0,6±0,03	16±1	67±3
	1990	0,8±0,04	11±1	28±1
<i>P. abies</i>	1988	0,6±0,03	24±1	79±4
	1989	2,2±0,10	22±1	81±4
	1990	2,0±0,08	21±1	25±1

ше чем на 15–30 %. Из данных табл. 5 следует, что наиболее длинная хвоя (в среднем за 3 года 25,1 мм) формируется у *P. pungens*. У *P. abies* и *P. glauca* ее размеры несколько меньше (20–22 мм), а у *P. mariana* и *P. obovata* они составляют всего 14–15 мм. Длина хвои у *P. pungens* больше, чем у *P. obovata*, в среднем почти в 2 раза. При этом скорость роста хвои у первого вида в 2–3 раза выше, чем у второго, а продолжительность их роста примерно одинакова (Кищенко, 1998).

По данным 3-летних наблюдений, начало роста хвои при самой низкой среднесуточной температуре воздуха (6,3–11,5 °C) отмечается у *P. abies* и *P. mariana* (табл. 4). У остальных видов этот процесс начинается при 10,0–20,9 °C. Значительная изменчивость температуры воздуха (на 5–11 °C) во время начала роста хвои позволяет предположить отсутствие строго определенной связи этой фенофазы с данным фактором. Различия между видами по их требовательности к данному фактору в этот момент просматриваются с достаточной

очевидностью. Влияние температуры воздуха на сроки наступления данной фенофазы у видов рода *Picea* отмечено и другими исследователями (Фролова, 1979; Шкутко, 1991).

Исследованиями установлено, что показатель теплообеспеченности для начала роста хвои гораздо более стабилен, чем текущая температура воздуха. Выяснилось, что рост хвои *P. abies* начинается при сумме положительных температур 254–381 °C, а у интродуцированных видов – при 254–471 °C. Подобная зависимость обнаружена и Л.А. Фроловой (1979).

Обнаружено, что в период кульминации прироста хвои температура воздуха и теплообеспеченность могут изменяться в 1,5–2 раза. Такая значительная вариация температурного режима указывает на отсутствие явного влияния данных параметров на кульминацию прироста хвои у всех изучаемых видов рода *Picea* (Кищенко, 1998а).

Во время прекращения роста хвои среднесуточная температура воздуха и сумма по-

ложительных температур варьируют в широких пределах – соответственно 10,6–23,2 и 384–1556 °C. Эти данные показывают, что сроки прекращения роста хвои у представителей рода *Picea* не связаны с температурным режимом, а скорее всего обусловлены генотипом вида. По данным Л. А. Фроловой (1979), для всех интродуцентов рода *Picea* тепла вполне достаточно для завершения годичного цикла развития вегетативных почек.

Самым приспособленным к местным экологическим условиям из изучаемых видов является аборигенный вид *P. abies*, который наиболее адекватно реагирует на изменчивость факторов среды. Проведение корреляционного анализа позволило обнаружить прямую и довольно тесную связь ($r = +0,7\text{--}+0,9$; $p < 0,05$) между динамикой прироста хвои *P. abies* и аналогичным показателем *P. glauca*. В отношении *P. mariana* искомая зависимость почти в 2 раза слабее. Достоверная корреляция между динамикой прироста хвои аборигенного и остальных изучаемых видов рода *Picea* не обнаружена. Следовательно, можно предположить, что ростовые реакции у этих видов интродуцентов весьма сильно отличаются от таковых у аборигенного вида.

Дисперсионный анализ установил силу влияния некоторых экологических факторов на динамику прироста хвои изучаемых видов рода *Picea*. Выяснилось, что степень этого влияния может весьма заметно изменяться по годам в зависимости от биологических особенностей вида. Например, температура воздуха обеспечивает изменчивость прироста хвои у *P. pungens* до 34 %, а у *P. abies* – до 96 %. Влажность воздуха может почти полностью определить интенсивность роста хвои у этих видов. Наоборот, формирование хвои у *P. obovata* определяется данным фактором всего на 3–4 %. Атмосферные осад-

ки почти не влияют на рост хвои *P. obovata* и *P. mariana*, а у других видов рода *Picea* иногда обеспечивают почти 50 % изменчивости ее прироста.

Развитие растений

Анализ данных статистической обработки наблюдений показал, что ошибка средней многолетней величины фенодат изучаемых видов рода *Picea* весьма незначительна и, как правило, не превышает 1–2 сут (табл. 6). Лишь для фаз окончания линейного роста побегов и обособления почек ее величина возрастает до 4–5 сут. Наибольшая вариабельность фенодат характерна также для этих двух фенофаз: среднее квадратическое отклонение составляет от 14 до 20 сут. Для остальных фенофаз его величина обычно значительно меньше (4–8 сут). Изучая рост различных видов рода *Picea*, многие авторы обнаружили, что погодичная изменчивость сроков начала тех или иных фенофаз может варьировать от нескольких суток (Иваненко, 1962) до 1–2 недель (Фролова, 1979; Luomajoki, 1977) или даже до 1 месяца (Шкутко и др., 1974).

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что ритмика сезонного развития изучаемых видов имеет свои специфические особенности (Кищенко, 2000). По среднеемноголетним данным, первыми (11–15 V) начинают набухать почки у *P. abies*, *P. obovata*, *P. glauca* и *P. pungens*. У *P. mariana* эта фенофаза отмечается на 2–6 сут позже (табл. 6).

Линейный рост побегов начинается через 2–3 недели, при этом отмеченные различия между видами сохраняются. Дольше всего (до 2 VIII) растут побеги у *P. obovata*. Завершение этого процесса у других видов наблюдается на 3–7 сут раньше. Опробковение оснований побегов у исследуемых видов начинается почти в одно время – 16–21 VII. Раньше всего процесс опробковения побегов

Таблица 6. Среднемноголетние даты наступления фенофаз у различных видов рода *Picea*Table 6. Average long-term dates of the onset of phenophases in different *Picea* species

Фенофазы и стат. показатели		<i>P. pungens</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. mariana</i>	<i>P. obovata</i>	<i>P. abies</i>
Набухание вегетативных почек	$M \pm m_M$	12 V $\pm$ 1,5	11 V $\pm$ 1,5	17 V $\pm$ 1,5	15 V $\pm$ 7,1	15 V $\pm$ 7,3
	σ	10,0	6,7	5,7	6,5	7,3
Разверзание вегетативных почек	$M \pm m_M$	8 VI $\pm$ 1,6	2 VI $\pm$ 1,8	31 V $\pm$ 1,6	28 V $\pm$ 1,4	25 V $\pm$ 2,0
	σ	6,2	6,8	5,4	5,2	7,9
Начало линейного роста побегов	$M \pm m_M$	4 VI $\pm$ 2,9	2 VI $\pm$ 1,8	31 V $\pm$ 1,5	28 V $\pm$ 1,4	25 V $\pm$ 2,0
	σ	11,2	6,8	6,2	5,2	7,9
Окончание линейного роста побегов	$M \pm m_M$	29 VII $\pm$ 4,5	26 VII $\pm$ 3,6	30 VII $\pm$ 5,4	2 VII $\pm$ 3,8	27 VII $\pm$ 5,0
	σ	17,5	14,2	20,0	13,8	19,4
Опробковение оснований побегов	$M \pm m_M$	16 VII $\pm$ 1,0	18 VII $\pm$ 0,8	21 VII $\pm$ 0,8	20 VII $\pm$ 2,1	19 VII $\pm$ 0,6
	σ	3,8	3,2	3,7	7,9	2,3
Опробковение ростовых побегов по всей длине	$M \pm m_M$	18 VIII $\pm$ 1,7	19 VIII $\pm$ 1,3	21 VIII $\pm$ 1,5	24 VIII $\pm$ 1,0	11 VIII $\pm$ 5,0
	σ	6,6	2,9	5,6	3,8	19,3
Обособление хвои на побегах	$M \pm m_M$	12 VI $\pm$ 1,5	10 VI $\pm$ 2,1	5 VI $\pm$ 2,0	6 VI $\pm$ 1,5	3 VI $\pm$ 1,4
	σ	5,6	8,2	7,3	5,4	5,4
Завершение роста и вызревание хвои	$M \pm m_M$	21 VI $\pm$ 1,6	17 VI $\pm$ 1,6	14 VI $\pm$ 2,4	14 VI $\pm$ 1,6	13 VI $\pm$ 6,4
	σ	6,3	6,3	8,9	6,1	6,1
Расцветивание отмирающей хвои	$M \pm m_M$	6 X $\pm$ 3,1	11 X $\pm$ 4,9	23 X $\pm$ 0,9	24 X $\pm$ 4,8	24 X $\pm$ 1,0
	σ	12,0	18,8	3,4	4,5	3,8
Опадение хвои	$M \pm m_M$	16 X $\pm$ 2,6	20 X $\pm$ 3,2	5 XI $\pm$ 0,8	16 XI $\pm$ 1,2	15 XI $\pm$ 2,6
	σ	10,1	12,5	3,1	4,6	9,4
Обособление на побегах почек	$M \pm m_M$	25 VII $\pm$ 4,7	26 VII $\pm$ 4,6	25 VII $\pm$ 4,1	28 VII $\pm$ 5,0	29 VII $\pm$ 5,4
	σ	18,4	17,8	15,5	18,7	20,08

Примечание: М – среднеарифметическая величина; m_M – ошибка среднеарифметической величины; σ – среднеквадратическое отклонение.

по всей длине завершается у *P. abies* (в среднем за 28 лет 11 VIII), а позже всего (24 VIII) – у *P. obovata*.

Обособление вегетативных почек у изучаемых видов рода *Picea* происходит почти одновременно – 25–29 VII. Л. А. Фролова (1979) ранее также пришла к выводу о том, что у большинства интродуцированных видов рода *Picea* различия в требовательности к температурному фактору проявляются лишь в начале вегетации, а в дальнейшем они почти исчезают.

В фазу разверзания почек раньше всего (25–28 V) вступают *P. abies* и *P. obovata*,

а позже всего (8 VI) – *P. pungens*. Обособление хвои у евроазиатских видов происходит уже 3–6 VI, а у североамериканских – на 4–6 сут позже. Наиболее рано рост хвои заканчивается (13–14 VI) у *P. mariana*, *P. abies* и *P. obovata*, а у остальных видов – на 3–7 сут позже. Самой первой (6 X) в фазу расцветивания хвои вступает *P. pungens*, а последними (23–24 X) – евроазиатские виды. Дольше всего (до 15–16 XI) отмирающая хвоя держится у *P. abies* и *P. obovata*. У остальных видов рода *Picea* она начинает опадать уже 16 X–5 XI.

Проведенные исследования показали, что фазы начала, обособления и завершения

роста хвои у аборигенного вида начинаются на 2–10 сут раньше, а фазы расцветивания и опадения хвои – на 10–30 сут позже, чем у интродуцентов. Очередность наступления фенофаз у изучаемых видов из года в год не меняется (Кищенко, 1995). Этот вывод согласуется с мнением Н.В. Трулевич (1991). Наибольшая стабильность в сроках наступления фенофаз при этом характерна для аборигенного вида. Все изученные виды растений успевают закончить вегетацию к наступлению зимнего периода, и их цикл вегетативного развития соответствует вегетационному периоду места интродукции. Этот вывод полностью согласуется с результатами исследований О.А. Гончаровой с соавторами (2015), проведенных на Кольском полуострове.

При анализе состояния среды во время начала тех или иных фенофаз обнаружена весьма значительная погодичная вариабель-

ность значений относительной влажности воздуха, атмосферных осадков и суммарной солнечной радиации. Между тем температурный режим в момент вступления растения в очередную фенофазу довольно стабилен, что указывает на существенное влияние данного фактора. Так, набухание почек при самой высокой среднесуточной температуре воздуха (около 10 °C) и наибольшей сумме положительных температур (220–231 °C) начинается у *P. mariana* и *P. abies* (табл. 7). Для других видов ели величины этих параметров среды намного ниже (соответственно 7,3–8,3 и 165–193 °C).

Развержение почек у *P. abies* и *P. pungens* происходит при повышении температуры до 12,1–13,1 °C, а суммы положительных температур – до 386–452 °C. У остальных видов ели эта фенофаза начинается при более прохладной погоде (10,0–11,0 и 301–380 °C). Сле-

Таблица 7. Среднесуточные значения экологических факторов во время прохождения фенофаз у различных видов рода *Picea*

Table 7. Daily average values of environmental factors during different phenophases of various *Picea* species

Фенофазы и факторы		Виды				
		<i>P. pungens</i>	<i>P. glauca</i>	<i>P. mariana</i>	<i>P. obovata</i>	<i>P. abies</i>
1	2	3	4	5	6	7
Набухание вегетативных почек	Т	8,1	7,3	10,4	8,3	10,2
	СПТ	177	165	220	193	231
	В	65	69	57	67	66
	О	1,0	4,1	1,6	2,2	1,9
	Р	383	397	370	380	397
Развержение вегетативных почек	Т	12,1	11,0	10,7	10,0	13,1
	СПТ	452	380	360	301	386
	В	73	65	73	71	69
	О	3,3	1,9	2,0	1,4	2,2
	Р	423	430	396	416	411
Начало линейного роста побегов	Т	11,7	10,7	10,9	10,1	10,9
	СПТ	440	376	360	303	391
	В	70	66	73	72	66
	О	1,4	1,6	2,0	1,4	1,6
	Р	445	432	407	415	506

Продолжение таблицы 7

Continued Table. 7

1	2	3	4	5	6	7
Окончание линейного роста побегов	T	15,2	16,2	14,2	16,0	17,0
	СПТ	1208	1173	1229	1178	1152
	B	78	75	77	77	72
	O	1,3	0,7	10,2	0,7	0,5
	P	356	369	380	419	431
Опробковение основания побегов	T	16,9	16,3	15,8	15,9	15,9
	СПТ	1022	1018	1113	1058	1085
	B	77	80	80	79	77
	O	4,5	1,6	3,2	1,0	1,7
	P	428	380	424	412	456
Опробковение побегов по всей длине	T	13,9	12,2	12,7	12,6	10,6
	СПТ	1518	1536	1585	1429	1564
	B	82	86	84	81	86
	O	2,2	5,8	1,9	1,9	5,2
	P	344	216	266	181	205
Обособление хвои на побегах	T	12,4	13,2	12,9	11,9	14,3
	СПТ	511	474	433	402	426
	B	69	73	65	67	72
	O	1,6	1,6	1,3	1,6	2,5
	P	389	407	452	470	353
Завершение роста и вызревание хвои	T	14,2	14,3	13,6	13,0	15,3
	СПТ	622	574	538	529	573
	B	69	70	72	70	75
	O	1,0	0,8	2,2	1,0	2,2
	P	477	439	452	396	341
Расцветивание отмирающей хвои	T	4,4	3,4	3,4	3,0	3,4
	СПТ	1920	1903	1952	1952	1952
	B	84	83	83	83	83
	O	8,7	9,0	8,4	8,4	8,4
	P	2727	2125	1948	2152	1948
Опадение хвои	T	3,7	3,7	3,0	1,5	2,4
	СПТ	1950	1957	2100	1917	1883
	B	83	83	89	88	82
	O	10,2	10,2	8,2	8,0	5,0
	P	2152	2152	1927	2070	2262
Обособление на побегах почек	T	15,0	16,6	16,9	15,8	15,8
	СПТ	1152	1162	1171	1200	1155
	B	77	75	76	75	76
	O	1,7	3,9	1,3	1,2	2,5
	P	463	394	393	381	322

Примечание: T – температура воздуха, °C; СПТ – сумма положительных температур, °C; B – относительная влажность воздуха,%; O – атмосферные осадки, мм; P – солнечная радиация, кал/см².

дует отметить, что начало этих двух важнейших фаз у тех же самых видов в условиях Главного Ботанического сада РАН происходит при гораздо меньшей теплообеспеченности (Фролова, 1979). Линейный рост побегов у всех исследуемых видов ели начинается при очень близких значениях температуры воздуха – 10,1–11,7 °С. Однако требовательность к количеству тепла для начала данной фазы у *P. abies*, *P. obovata* и *P. glauca* значительно ниже (около 303–391 °С), чем у других видов (360–440 °С).

Выяснилось, что степень влияния экологических условий на развитие видов рода *Picea* в значительной мере определяется их биологическими особенностями и периодом воздействия фактора.

Температура воздуха наиболее сильное влияние (28–43 %) оказывает на сроки начала набухания почек. Подобная зависимость не обнаружена только для *P. mariana*. Степень влияния данного фактора на разverzание почек у североамериканских видов *P. pungens* и *P. glauca* снижается до 25–37 %, а у других видов оно почти не прослеживается. Прекращение роста побегов в незначительной мере (9–33 %) зависит от температурного режима. В фазе опробковения побегов по всей длине только *P. pungens* испытывает сильное воздействие (34 %) температуры. У других видов рода *Picea* эта зависимость очень слаба либо вообще отсутствует.

Достоверное влияние температуры на сроки обособления хвои установлено для *P. mariana* и *P. obovata* (19–29 %). Гораздо слабее этот фактор отражается на сроках завершения роста хвои (10–22 %), ее расцветивания (25–30 %) и обособления почек (7–12 %). Л. А. Фролова (1979) пришла к выводу, что в условиях Подмосковья интродуцированные виды рода *Picea* получают достаточное количество тепла для завершения вегетации.

На развитии растений заметно сказывается и относительная влажность воздуха. Степень влияния этого фактора на фазу набухания почек достигает 24–48 %. Окончание роста побегов связано с ним довольно слабо (4–25 %). Однако на фазы опробковения оснований побегов, роста и опадения хвои влажность воздуха влияет иногда довольно заметно (16–48 %). Сроки обособления почек довольно слабо зависят от данного фактора (4–15 %).

Степень влияния атмосферных осадков на время прохождения тех или иных фаз в значительной мере обусловлена биологическими особенностями вида, достигая 10–40 %. Для части изучаемых видов в некоторые периоды развития такое влияние вообще отсутствует (Кищенко, 1995).

Величина суммарной солнечной радиации существенно сказывается на ходе вегетативного развития растений. Данный фактор заметно влияет на сроки набухания вегетативных почек у *P. obovata*, *P. glauca* и *P. mariana* (25–30 %). У всех изучаемых видов обнаружена существенная зависимость фазы разverzания почек от этого фактора. Прекращение роста побегов связано с интенсивностью солнечной радиации у всех видов (31–93 %), за исключением *P. abies*. На сроках опробковения побегов по всей длине у *P. glauca*, *P. mariana* и *P. abies* влияние этого параметра сказывается довольно заметно (10–41 %). Определенное влияние (13–19 %) оказывает солнечный свет на сроки наступления фазы обособления хвои у всех видов, кроме *P. glauca*. Завершение роста хвои не связано с данным фактором только у *P. abies* и *P. obovata*. У двух других изучаемых видов рода *Picea* (*P. pungens* и *P. glauca*) прослеживается существенное влияние (24–29 %) этого фактора на сроки расцветивания хвои. Из всех регистрируемых факторов на сроки

обособления почек наиболее сильно влияет солнечная радиация.

Проведенными ранее исследованиями (Гурский, 1957; Ворошилов, 1960; Шкутко, 1973) установлено, что погодные условия периода заложения зимующих почек могут заметно сказаться на развитии побегов в следующем году. Полученные данные свидетельствуют о существенной и достоверной положительной корреляции между фенодатами большинства изучаемых видов рода *Picea* и температурой воздуха этого периода ($r = +0,5 - +0,9$; $p < 0,05$). Исключением является фаза расцветивания хвои, для которой обнаруженная связь носит отрицательный характер. Сроки опробковения побегов от температуры воздуха, как правило, не зависят. Существенное влияние на развитие растений оказывает и влажность воздуха периода заложения почек ($r = +0,3 - +0,9$; $p < 0,05$). Такая зависимость не прослеживается лишь в фазе опробковения побегов. Заметная корреляция количества осадков этого периода отмечена со следующими фенофазами: положительная – с окончанием роста побегов, расцветиванием хвои и обособлением почек; отрицательная – с опадением хвои. Солнечная радиация периода заложения почек существенно влияет на сроки наступления всех фе-

нофаз, за исключением опробковения побегов, расцветивания и опадения хвои.

Перспективность интродукции

Перспективность интродукции растений оценивали в баллах по методике П. И. Лапина и С. В. Сидневой (1973). Исследованиями установлено, что по пяти показателям оценки интродукции различия между видами незначительны (табл. 8). У всех видов отмечены высокие степень вызревания побегов (18–20 баллов из 20 возможных), зимостойкость (22–25 баллов из 25 возможных), сохранение габитуса (8–10 баллов из 10 возможных), побегообразовательная способность (4–5 баллов из 5 возможных) и регулярность прироста осевых побегов (4–5 баллов из 5 возможных).

Самые большие различия в оценочных баллах между видами имеют место по показателям, связанным с развитием репродуктивной сферы. Так, максимальная способность к генеративному развитию отмечена у *P. glauca* и *P. pungens* – 20 баллов (табл. 8). У других видов развитие генеративных органов вообще не происходит.

Возможность размножения интродуцентов в культуре оценивается максимум пятью баллами, что не заслуживает ни один из из-

Таблица 8. Оценка перспективности интродукции видов семейства *Picea*, баллы

Table 8. Assessment of the prospects for the introduction of *Picea* species (scores)

Виды	Степень ежегодного вызревания побегов	Зимостойкость	Сохранение габитуса	Побегообразова- тельная способность	Регулярность прироста осевых побегов	Способность к генеративному развитию	Возможность размножения в культуре	Общая оценка перспективности
<i>P. glauca</i>	20	25	10	5	5	20	3	88
<i>P. pungens</i>	20	25	10	5	5	20	3	88
<i>P. obovata</i>	20	25	10	5	5	0	0	65
<i>P. mariana</i>	18	22	8	4	4	0	0	56

учаемых видов. Эта способность у *P. glauca* и *P. pungens* оценивается в 3 балла, у остальных видов – в 0 баллов.

На основании вышеприведенных данных получена общая оценка перспективности изучаемых интродуцентов. Выяснилось, что к очень перспективным относятся *P. glauca* и *P. pungens* (88 баллов), к довольно перспективным – *P. obovata* (65 баллов), к перспективным – *P. mariana* (56 баллов). К аналогичному выводу в отношении данных видов интродуцентов ранее пришли в Центральной России С.М. Лазарева (2014), Р.А. Воробьев и Д.Н. Тебенкова (2013), в Архангельской области О.С. Залывская (2014), на Европейском Северо-востоке России Н.В. Паутова (2011).

Заключение

Рост и развитие видов *Picea* в условиях интродукции имеет свои особенности. Обнаружено, что рост побегов у *P. abies* начинается на 1–4 недели раньше, а заканчивается на 1–3 недели позже, чем у интродуцентов. Ранее всего кульминация прироста побегов происходит у *P. glauca* и *P. obovata*, а позже всего – у *P. abies*. Наибольшая величина их прироста характерна для *P. abies*, а у других видов она в 1,5–2 раза меньше. Сроки начала кульминации и окончания роста побегов под влиянием экологических факторов весьма заметно варьируют по годам.

Наиболее длинные побеги формируются у *P. abies*. Различия в величине данного показателя обуславливаются в основном интенсивностью, а не продолжительностью роста побегов. Динамика прироста побегов у интродуцентов весьма заметно отличается от таковой у аборигенного вида. Начало ро-

ста побегов и кульминация их прироста у изучаемых видов в определенной мере зависят от температурного режима воздуха. Влажность воздуха значительно превышает норму, необходимую для роста побегов у интродуцированных видов рода *Picea*.

Рост хвои у *P. abies* начинается на 1–2 недели раньше, чем у интродуцированных видов. Ранее всего кульминация ее прироста происходит у *P. obovata* и *P. glauca*, а позже всего – у *P. pungens*. Наибольшая величина прироста хвои характерна для *P. abies* и *P. pungens*, у других видов она в 2–4 раза меньше. Сроки начала, кульминации и окончания роста хвои под влиянием экологических факторов из года в год очень варьируют.

Наиболее длинная хвоя формируется у *P. pungens* и *P. abies*. Величина данного показателя обуславливается в основном интенсивностью, а не продолжительностью роста хвои. Динамика прироста хвои у интродуцентов весьма заметно отличается от таковой у аборигенного вида. Начало роста хвои в значительной степени зависит от температурного режима воздуха. Степень влияния экологических факторов на рост хвои весьма заметно меняется по годам, существенно различаясь у разных видов рода *Picea*.

Существенное влияние на сроки прохождения большинства фазов изученных видов рода *Picea* оказывает температура воздуха и солнечная радиация.

Наиболее близкими к аборигенному виду по динамике роста побегов и хвои оказались *P. glauca* и *P. pungens*. Это свидетельствует о перспективности введения их в культурценозы и создания городских посадок.

Список литературы / References

- Бабич Н. А. (2008) *Интродуценты в зеленом строительстве северных городов: монография*. Архангельск, Архангельский государственный технический университет, 144 с. [Babich N. A. (2008) *Introduced species in the green construction of northern cities: a monograph*. Arkhangelsk, Arkhangelsk State Technical University, 144 p. (in Russian)]
- Базилевская Н. А. (1964) *Теория и методы интродукции растений*. М., Наука, 130 с. [Bazilevskaya N. A. (1964) *Theory and methods of introduction of plants*. Moscow, Nauka, 130 p. (in Russian)]
- Ботенков В. Н., Попова В. Е. (1997) Интродукция высокопродуктивных пород в Сибири. *Лесное хозяйство*, 5: 44 [Botenkov V. N., Popova V. E. (1997) Introduction of highly productive varieties in Siberia. *Forestry* [Lesnoe khozyaystvo], 5: 44 (in Russian)]
- Буданцев Л. Ю. (1999) Биологическое разнообразие растительного мира, разные аспекты – одна задача. *Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Матер. 2-й Междунар. науч. конф. (20–23 апреля 1999 г.)*. СПб., с. 12–14 [Budantsev L. Yu. (1999) Biological diversity of the plant world, different aspects – one task. *Biological diversity. Introduction of plants. Proceedings of 2nd International Scientific Conference (20–23 April 1999)*. Saint-Petersburg, p. 12–14 (in Russian)]
- Булыгин Н. Е. (1979) *Фенологические наблюдения над древесными растениями*. Л., 97 с. [Bulygin N. E. (1979) *Phenological observations of woody plants*. Leningrad, 97 p. (in Russian)]
- Воробьев Р. А., Тебенькова Д. Н. (2013) Содержание основных пигментов в хвое интродуцентов рода ель в условиях южной тайги (на примере Нижегородской области). *Лесоведение*, 4: 22–31 [Vorob'ev R. A., Teben'kova D. N. (2013) The main pigment content in needles of introduced spruce in the southern taiga (Nizhnii Novgorod region). *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 4: 22–31 (in Russian)]
- Ворошилов В. Н. (1960) *Ритм развития у растений*. М., Наука, 312 с. [Voroshilov V. N. (1960) *Rhythm of development in plants*. Moscow, Nauka, 312 p. (in Russian)]
- Встовская Т. Н. (1983) *Интродукция древесных растений дальнего Востока и Западной Сибири*. Новосибирск, 196 с. [Vstovskaya T. N. (1983) *Introduction of woody plants of the Far East and Western Siberia*. Novosibirsk, 196 p. (in Russian)]
- Гончарова О. А., Полоскова Е. Ю., Липпонен И. Н. (2015) Фенология интродуцированных видов *Picea* A. Dietr. на Кольском полуострове. *Hortus Botanicus*, 10: 189–196 [Goncharova O. A., Poloskova E. Yu., Lipponen I. N. (2015) Phenological development of introduced species *Picea* A. Dietr. on the Kola peninsula. *Hortus Botanicus*, 10: 189–196 (in Russian)]
- Гортинский Г. Б., Тарасов А. И. (1977) Сравнительная характеристика сезонного прироста сосны и ели в некоторых типах леса. *Известия вузов СССР. Лесной журнал*, 4: 151–153 [Gortinsky G. B., Tarasov A. I. (1977) Comparative characterization of the seasonal growth of pine and spruce in some types of forest. *Bulletin of USSR Higher Educational Institutions. Forestry Journal* [Izvestiya vuzov SSSR. Lesnoy zhurnal], 4: 151–153 (in Russian)]
- Гурский А. В. (1957) *Основные итоги интродукции древесных растений в СССР*. М., Л., 140 с. [Gurskiy A. V. (1957) *The main results of the introduction of woody plants in the USSR*. Moscow, Leningrad, 140 p. (in Russian)]
- Зайцев Г. Н. (1981) *Фенология древесных растений*. М., 119 с. [Zaytsev G. N. (1981) *Phenology of woody plants*. Moscow, 119 p. (in Russian)]

- Залывская О. С. (2014) Комплексная оценка адаптивной способности интродуцентов. *Известия высших учебных заведений. Лесной журнал*, 6: 161–166 [Zalyvskaya O. S. (2014) Comprehensive evaluation of adaptive capacity of introduced species. *Bulletin of Higher Educational Institutions. Russian Forestry Journal* [Izvestiya vysshikh uchebnykh zavedeniy. Lesnoy zhurnal], 6: 161–166 (in Russian)]
- Иваненко Б. И. (1962) *Фенология древесных и кустарниковых пород*. М., Наука, 183 с. [Ivanenko B. I. (1962) *Phenology of tree and shrub species*. Moscow, Nauka, 183 p. (in Russian)]
- Исаев А. С., Носов Л. М., Пузаченко Ю. Г. (1997) Биологическое разнообразие лесов России – предложения к программе действий. *Сибирский экологический журнал*, 4(6): 545–552 [Isaev A. S., Nosov L. M., Puzachenko Yu. G. (1997) Biological diversity of Russian forests – proposals for a program of actions. *Siberian Journal of Ecology* [Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal], 4(6): 545–552 (in Russian)]
- Калуцкий К. К., Болотов Н. А. (1983) Биоэкологические особенности лесной интродукции. *Лесная интродукция*. Воронеж, с. 4–14 [Kalutskiy K. K., Bolotov N. A. (1983) Bioecological features of forest introduction. *Forest introductions*. Voronezh, p. 4–14 (in Russian)]
- Кищенко И. Т. (1995) Влияние экологических факторов на развитие представителей рода *Picea* (Pinaceae) в условиях интродукции. *Ботанический журнал*, 8: 11–18 [Kishchenko I. T. (1995) The influence of ecological factors on the development of representatives of the genus *Picea* (Pinaceae) under the conditions of introduction. *Botanical Journal* [Botanicheskiy zhurnal], 8: 11–18 (in Russian)]
- Кищенко И. Т. (1998) Сезонный рост хвои представителей рода *Picea* (Pinaceae) в условиях интродукции. *Ботанический журнал*, 1: 103–109 [Kishchenko I. T. (1998) Seasonal growth of needles of the representatives of the genus *Picea* (Pinaceae) in the conditions of introduction. *Botanical Journal* [Botanicheskiy zhurnal], 1: 103–109 (in Russian)]
- Кищенко И. Т. (2000) *Рост и развитие аборигенных и интродуцированных видов семейства Pinaceae Lindl. в условиях Карелии*. Петрозаводск, Изд-во ПетрГУ, 214 с. [Kishchenko I. T. (2000) *Growth and development of native and introduced species of the family Pinaceae Lindl. in the conditions of Karelia*. Petrozavodsk, Petrozavodsk State University, 214 p. (in Russian)]
- Лазарева С. М. (2014) Рост боковых побегов и продолжительность жизни хвои видов *Picea* в левобережном Заволжье. *Хвойные бореальной зоны*, 32(5–6): 44–49 [Lazareva S. M. (2014) Growth of side shoots and life of needles on the left bank of *Picea* in the middle Volga. *Conifers of the Boreal Area* [Hvojnye boreal'noj zony], 32(5–6): 44–49 (in Russian)]
- Лапин П. И. (1987) Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции. *Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР*, 65: 12–18 [Lapin P. I. (1987) Seasonal rhythm of development of woody plants and its significance for introduction. *Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences* [Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR], 65: 12–18 (in Russian)]
- Лапин П. И., Сиднева С. В. (1973) Оценка перспективности интродукции древесных растений по данным визуальных наблюдений. *Опыт интродукции древесных растений*. М., с. 7–68 [Lapin P. I., Sidneva S. V. (1973) Estimation of the prospects of introduction of woody plants based on visual observations. *The experience of introduction of woody plants*. Moscow, p. 7–68 (in Russian)]
- Мамаев С. А., Махнев А. К. (1996) Проблема биологического разнообразия и его поддержания в лесных экосистемах. *Лесоведение*, 5: 3–10 [Mamaev S. A., Makhnev A. K. (1996) Problems

of biological diversity and its maintenance in forest ecosystems. *Russian Journal of Forest Science* [Lesovedenie], 5: 3–10 (in Russian)]

Молчанов А. А., Смирнов В. В. (1967) *Методика изучения прироста древесных растений*. М., 95 с. [Molchanov A. A., Smirnov V. V. (1967) *Method of studying the growth of woody plants*. Moscow, 95 p. (in Russian)]

Морякина В. А. (1998) Интродукционные фонды растений и их сохранение. *Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации. Тез. докл. Междунар. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения акад. Н. В. Цицина*. М., с. 139–140 [Moryakina V. A. (1998) Introduction funds of plants and their conservation. *Problems of introduction of plants and remote hybridization. Abstracts of International Conference dedicated to 100-th anniversary of Academician N. V. Tsitsin*. Moscow, p. 139–140 (in Russian)]

Паутова Н. В. (2011) Интродукция представителей семейства Pinaceae Lindl. в условиях Европейского Северо-Востока. *Вестник ИрГСХА*, 44–6: 102–110 [Pautova N. V. (2011) Introduction of the Pinaceae Lindl. family representatives in the conditions of the European north-east. *Herald of Irkutsk State Agricultural Academy* [Vestnik IrGSHA], 44–6: 102–110 (in Russian)]

Плотникова Л. С. (1983) *Научные основы интродукции и охраны древесных растений флоры СССР: Афтореф. дисс... докт. биол. наук*. М., 52 с. [Plotnikova L. S. (1983) *Scientific foundations of the introduction and protection of woody flora in the USSR. Theses Dr. Biol. Sciences*. Moscow, 52 p. (in Russian)]

Потапова С. А. (1983) Изменчивость длины хвои как показатель успеха адаптации интродуцированных сосен. *Древесные растения в природе и культуре*. М., Наука, с. 63–67 [Potapova S. A. (1983) Conifer needle length variability as an indicator of the success of adaptation of introduced pines. *Woody plants in nature and culture*. Moscow, Nauka, p. 63–67 (in Russian)]

Сикура И. И. (1998) Значение интродукции растений в деле сохранения биологического разнообразия видов различных природных флор. *Проблемы интродукции растений и отдаленной гибридизации. Тез. докл. Междунар. науч. конф., посвященной 100-летию со дня рождения акад. Н. В. Цицина*. М., с. 186–188 [Sikura I. I. (1998) Importance of introduction of plants in the conservation of biological diversity of species of various natural floras. *Problems of plant introduction and remote hybridization. Abstracts of International Conference dedicated to 100-th anniversary of Academician N. V. Tsitsin*. Moscow, p. 186–188 (in Russian)]

Смирнов В. В. (1964) *Сезонный рост главнейших древесных пород*. М., Наука, 167 с. [Smirnov V. V. (1964) *Seasonal growth of the main tree species*. Moscow, Nauka, 167 p. (in Russian)]

Стецук Н. П., Шонина С. М., Кухлевская Ю. Ф. (2011) Древесные интродуценты в озеленении г. Оренбурга. *Вестник ИрГСХА*, 44–2: 153–158 [Stetsuk N. P., Shonina S. M., Kухlevskaya Yu. F. (2011) The introduced species of woods in gardening of Orenburg. *Herald of Irkutsk State Agricultural Academy* [Vestnik IrGSHA], 44–2: 153–158 (in Russian)]

Трулевич Н. В. (1991) *Эколого-фитоценотические основы интродукции растения*. М., 214 с. [Trulevich N. V. (1991) *Ecological and phytocenotic basis of plant introduction*. Moscow, 214 p. (in Russian)]

Фролова Л. А. (1979) Влияние температуры на сезонное развитие сосен в Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах. *Термический фактор в развитии растений различных географических зон. Матер. Всес. конф.* М., с. 37–39 [Frolova L. A. (1979) Influence of temperature on the

seasonal development of pines in the Botanical Garden of the Moscow State University on the Lenin Hills. *Thermal factor in the development of plants of different geographical zones. Proceedings of All-Union Conference*. Moscow, p. 37–39 (in Russian)]

Шкутко Н. В. (1973) Зимний покой хвойных интродуцентов. *Ритм роста и развития интродуцентов. Тез. докл. Всес. совещ.* М., с. 184–187 [Shkutko N. V. (1973) Winter dormancy of coniferous introduced species. *Rhythm of growth and development of introduced species. Abstracts of the All-Union meeting*. Moscow, p. 184–187 (in Russian)]

Шкутко Н. В. (1991) *Хвойные Белоруссии*. М., 263 с. [Shkutko N. V. (1991) *Conifers of Belarus*. Moscow, 263 p. (in Russian)]

Шкутко Н. В., Александрова М. С., Фролова Л. А. (1974) К методике фенологических наблюдений над хвойными растениями в ботанических садах. *Бюллетень Главного ботанического сада АН СССР*, 94: 3–10 [Shkutko N. V., Aleksandrova M. S., Frolova L. A. (1974) To the methods of phenological observations of conifers in botanical gardens. *Bulletin of the Main Botanical Garden of the USSR Academy of Sciences* [Byulleten' Glavnogo botanicheskogo sada AN SSSR], 94: 3–10 (in Russian)]

Bradshaw W. R. H. (1995) The origins and dynamics of native forest ecosystems: background to the use of exotic species in forestry. *Buvisindi*, 9: 7–15

Damian I., Negrutiu F., Florescu Gh. (1978) Dinamica cresterii molidului in perioada de vegetatie. *Nout. Econ. Forest. Univ. Brasov*, 12: 55–60

Luomajoki A. (1977) Effects of temperature on spermatophyte male meiosis. *Hereditas*, 85(1): 33–47

Rousselet J., Roques A., Garcia J., Rossi J.-P. (2015) An exhaustive inventory of coniferous trees in an agricultural landscape. *Biodiversity Data Journal*, 3: e4660

Worrall J. (1973) Seasonal, daily, and hourly growth of height and radius in Norway spruce. *Canadian Journal of Forest Research*, 4: 501–511