

Структура популяции доминанта фитопланктона в пелагиали Телецкого озера (Алтай, Россия)

Population structure of phytoplankton dominant in pelagic zone of Lake Teletskoye (Altai, Russia)

Митрофанова Е. Ю.

Mitrofanova E. Yu.

Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия. E-mail: mitelena-09@mail.ru
Institute for Water and Environmental Problems SB RAS, Barnaul, Russia

Реферат. В 2021–2024 гг. в фитопланктоне пелагиали Телецкого озера в различные гидрологические циклы исследована структура популяции мелкоразмерного вида центрических диатомовых водорослей *Pantocsekiella teletskoyensis*, численно преобладающего среди других видов этого же размерного ряда – *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus* и *Stephanocostis chantaicus*. С помощью СЭМ произведены замеры диаметра створок *P. teletskoyensis*, которые позволили оценить состояние популяции данного вида по соотношению мелких, средних и крупных клеток. При разделении полученных размеров на группы с шагом 1 мкм выявлено, что в популяции данного вида летом и осенью преобладают створки с диаметром из средней размерной группы (4,00–4,99 мкм), а зимой и весной – из группы с крупными формами, и состояние популяции *P. teletskoyensis* в большинстве случаев можно оценить как процветающее. При разделении на статистически обоснованные классы градации и оценке их соотношения состояние популяции вида *P. teletskoyensis* в фитопланктоне пелагиали Телецкого озера летом-осенью-зимой можно оценить как депрессивное и только в весенний период – как процветающее. Ввиду этого, вероятно, и обилие фитопланктона в целом (его численность и тем более биомасса из-за преобладания мелкоклеточных видов) в этом глубоком водоеме предельно низкие и соответствуют уровню олиготрофных и даже ультраолиготрофных водоемов.

Ключевые слова. Алтай, классы и группы градации, состояние популяции, структура популяции, Телецкое озеро, центрические диатомовые.

Summary. In 2021–2024, we investigated the population structure of the small-sized species of centric diatoms *Pantocsekiella teletskoyensis* in the phytoplankton of Lake Teletskoye pelagic zone in various hydrological cycles. This species is numerically predominant among other species of the same size range – *Stephanodiscus minutulus*, *S. binatus* and *Stephanocostis chantaicus*. Using SEM, the valve diameters of *P. teletskoyensis* were measured, which made it possible to assess the state of the species population based on the ratio of small, medium and large cells. When dividing the obtained sizes into groups with a step of 1 μm , it was revealed that valves with a diameter from the average size group (4.00–4.99 μm) in the species population prevail in summer and autumn, and from the group with large forms – in winter and spring. The status of the *P. teletskoyensis* population can be assessed in most cases as prosperous. When divided into statistically based gradation classes and assessing their correlation, the state of the population of *P. teletskoyensis* in the phytoplankton of Lake Teletskoye pelagic zone in summer-autumn-winter can be assessed as depressed and only in spring – as prosperous. In view of this, it is likely that the abundance of phytoplankton in general (its number and, especially, biomass due to the predominance of small-celled species) in this deep reservoir is extremely low and corresponds to the level of oligotrophic and even ultra-oligotrophic reservoirs.

Key words. Altai, centric diatoms, gradation classes and groups, Lake Teletskoye, state of population.

Телецкое озеро – уникальный глубокий водоем на юге Западной Сибири в горах Алтая. История изучения озера и его водорослей относится к первой половине XX в. с проведением первых научных экспедиций и последующей передаче альгологических материалов ведущим исследователям (Скворцов, 1930; Порецкий, Шешукова, 1953). Возможности световой микроскопии того времени позволяли изучать лишь крупные или среднеразмерные формы водорослей. Только в 1989 г., когда началось современное исследование Телецкого озера и его фитопланктона с применением электронной микро-

скопии, были выявлены центрические диатомовые водоросли с диаметром створок 3–6 мкм, которые преобладали по численности. С. И. Генкалом (Институт биологии внутренних вод РАН, п. Борок) был описан новый для науки вид *Cyclotella delicatula* Genkal (Генкал, 1994; Генкал, Митрофанова, 1995). Как выяснилось немного позднее, *C. delicatula* из мелкоклеточных центрических диатомовых была не одна. В этой группе были выявлены еще три вида – *Stephanodiscus minutulus* (Kütz.) Cl. et Möll., *S. makarovae* Genkal и *Stephanocostis chantaicus* Genkal et Kuzmina (Митрофанова, 2011). Изучение многочисленных изображений центрических диатомей в последние годы позволило уточнить, что в Телецком озере вид *S. makarovae* не встречается, вместо него обитает *S. binatus* Håkansson et H. J. Kling (Genkal, Mitrofanova, 2022a). Кроме того, в международной номенклатуре вид с названием *C. delicatula* уже существовал – *C. delicatula* Hust. Поэтому в 2022 г. он был переописан как *Pantocsekiella teletskoyensis* Genkal et Mitrofanova (Genkal, Mitrofanova, 2022b). Цель работы – оценить состояние популяции вида-доминанта по численности *Pantocsekiella teletskoyensis* в фитопланктоне пелагиали Телецкого озера по соотношению размерных групп и классов градации.

Для исследования размерной структуры популяции вида-доминанта пробы фитопланктона отбирали в пелагиали Телецкого озера в разные гидрологические сезоны – у пос. Яйлю (на стыке широтной и меридиональной частей озера) весной (9 июня 2022 г. и 27 июня 2023 г.), летом (5 августа 2022 г. и 9 августа 2023 г.), осенью (8 октября 2021 г. и 19 сентября 2023 г.) и зимой в Камгинском заливе (середина) примерно в 5 км от пелагиали у пос. Яйлю подо льдом (18–20 марта 2024 г.). Телецкое озеро находится в горах Алтая на юге Западной Сибири, оно глубокое (до 323 м), расположено в узкой горной долине, вытянуто на 78 км в длину при максимальной ширине 5,2 км (Selegei et al., 2001). Пробы профильтровывали на мембранные фильтры «Владипор» диаметром 10 мм с размером пор около 0,8 мкм, фильтры высушивали и инсталлировали на «столики» для электронной микроскопии с помощью двустороннего скотча, напыляли золото-палладиевой смесью и производили замеры диаметра створок с помощью СЭМ Hitachi S-3400N (Центр коллективного пользования «Электронная микроскопия» Института водных и экологических проблем СО РАН).

Для изучения размерной структуры популяции *P. teletskoyensis* полученные размеры створок сначала были условно разделены на группы с шагом в 1 мкм: 3,00–3,99, 4,00–4,99 и 5,00–7,99 мкм (в последнюю группу относили все крупные створки с размерами более 5,00 мкм). Применение статистических методов при изучении размерной структуры популяции (Злобин, 1989) позволило произвести разделение всего статистического ряда на три размерных класса или три класса градации – низший «с», средний или промежуточный «b», высший «a». Используя критерий Стьюдента (при нормальном распределении признака), можно получить иную, чем равную шаг в 1 мкм, разбивку признака на три класса градации. После установления размера особей была проведена оценка качества популяции по долевого участию особей разного размера в составе ценопопуляции. По уровню виталитета (жизненному состоянию) ценопопуляции разделили на три типа: процветающие, равновесные, депрессивные. Первые характеризуются преобладанием особей, несущих признак, который относится к высшему классу градации. Критическое условие их выделения: $\frac{1}{2}(a+b) > c$. Равновесные популяции характеризуются равенством встречаемости особей всех трех градаций. Критическое условие их выделения: $\frac{1}{2}(a+b) = c$. Депрессивные популяции характеризуются преобладанием особей, несущих признак, который относится к низшему классу градации. Критическое условие их выделения: $\frac{1}{2}(a+b) < c$ (Злобин, 1989).

Pantocsekiella teletskoyensis в группе мелкоклеточных центрических диатомей занимает лидирующие позиции по численности – ее доля в группе обычно выше 50 %, в некоторые сезоны – и более 80 %. Варьирует и диаметр панциря *P. teletskoyensis* в разные сезоны года. За период исследования были отмечены створки с диаметром от 3,02 до 7,96 мкм. Произведенные ранее замеры показали, что для разных станций по всему озеру диаметр створок может изменяться от 3,02 до 7,98 мкм, т.е. в пелагиали Яйлю на стыке широтной и меридиональной частей озера встречаются створки *P. teletskoyensis* с размерами, свойственными популяции этого вида по всему озеру, и данная станция является репрезентативной для оценки структуры популяции вида. Наименьшие и наибольшие размеры панцирей клеток у *P. teletskoyensis*, т.е. наибольший диапазон размеров, были отмечены в октябре 2021 г. – 3,02–7,96 мкм (рис. 1). Стоит отметить, что именно в этот период исследования и в июне 2023 г. у *P. teletskoyensis* были найдены панцири диаметром более 6 мкм, ранее в планктоне озера мы встречали клетки этого вида всегда меньше 6 мкм. Кроме того, анализируя размеры панцирей по месяцам, в которые были отобра-

ны пробы, можно отметить, что в течении двух лет отмечены сходные сезонные тенденции изменения диаметров створок. Выявлено снижение средних размеров от июня к августу (в 2022 и 2023 гг.) и далее к сентябрю (2023 г.), и увеличение размеров в подледный период.

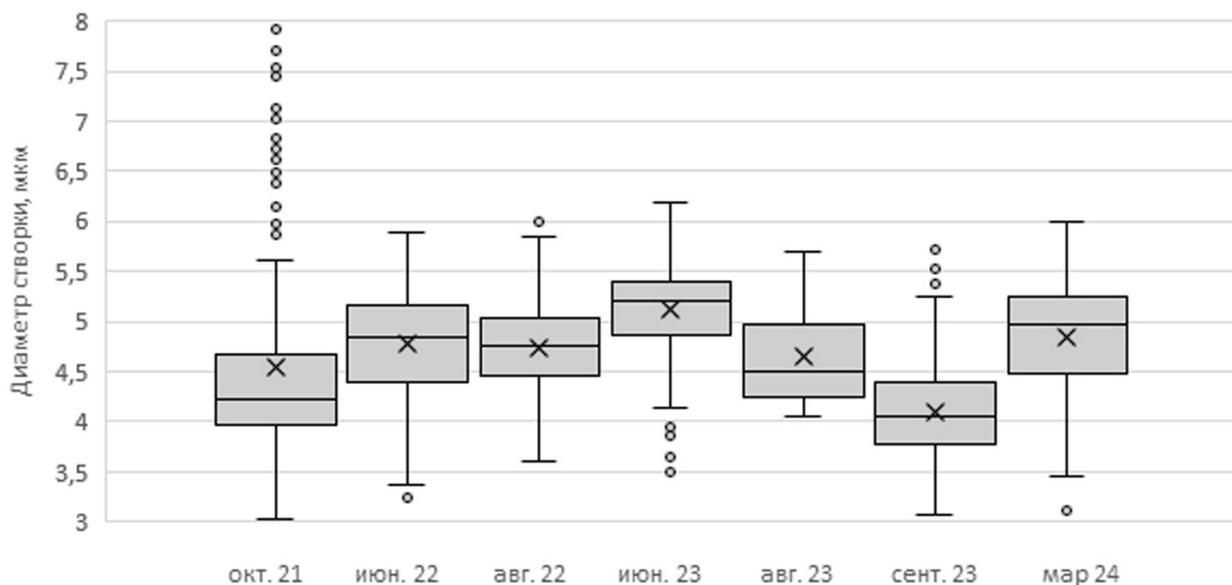


Рис. 1. Диапазон размеров и средний диаметр створки у *Pantocsekiella teletskoyensis* в Телецком озере в пелагиали у пос. Яйлю в 2021–2023 гг. и в Камгинском заливе в марте 2024 г.

При группировке данных по сезонам – гидрологическая весна (июнь), лето (август), осень (сентябрь и октябрь) и зима (март) средние величины диаметра створок были примерно на одном уровне зимой и весной и снижались к лету и осени, составив $4,85 \pm 0,04$, $4,93 \pm 0,04$, $4,72 \pm 0,03$, $4,31 \pm 0,04$ мкм, соответственно (рис. 2). При этом, самые маленькие и самые большие створки были отмечены в октябре, а наибольшие средние величины – зимой подо льдом Камгинского залива, т.е. более спокойные условия в гидродинамическом отношении подо льдом способствуют развитию в популяции более крупных форм клеток.

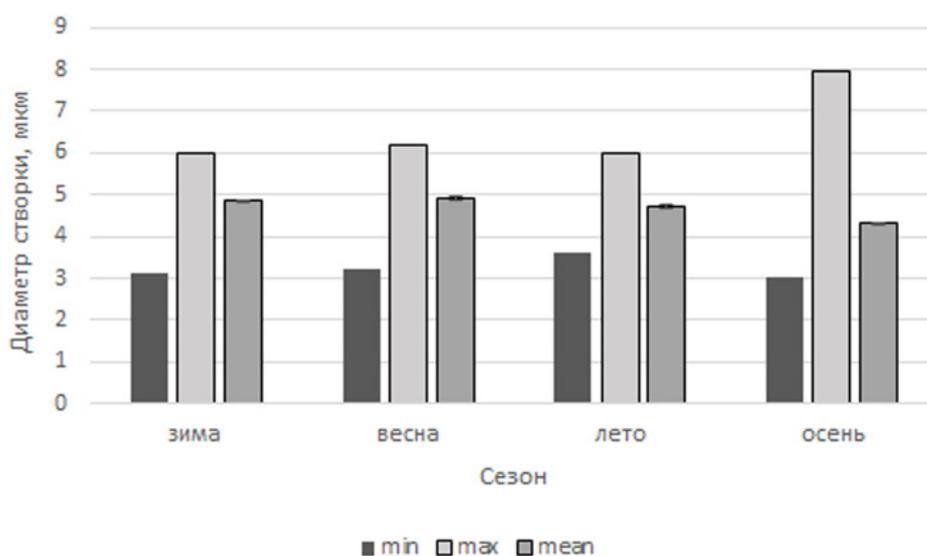


Рис. 2. Диапазон размеров и средний диаметр створки у *Pantocsekiella teletskoyensis* в Телецком озере в сезонном аспекте.

При разделении полученных размеров створок *P. teletskoyensis* на группы с шагом в 1 мкм – 3,00–3,99, 4,00–4,99 и 5,00–7,99 мкм – было выявлено, что большинство клеток *P. teletskoyensis* зимой и весной имеют панцири, размеры которых соответствуют группе с наибольшими диаметрами, а летом и осенью – группе со средним диапазоном размеров створок, а состояние популяции данного вида в пелагиали Яйлю и Камгинского залива можно оценить как процветающее и только осенью – как депрессивное (табл. 1). Но произвольное деление на размерные группы не объективно и не вполне может соответствовать картине распределения признаков у вида в природе. Поэтому несколько иное распределение на группы получается, если применить статистические методы при изучении размерной структуры популяции (Злобин, 1989) и состояние популяции можно оценить как процветающее только весной.

Таблица 1

Значения классов градации и групп для диаметра створок *Pantocsekiella teletskoyensis* в планктоне Телецкого озера

Сезон	Градация	Частоты классов виталитета			Качество популяции $Q = \frac{1}{2}(a+b)$	Виталитетный тип популяции
		c	b	a		
Яйлю, пелагиаль						
весна	класс	63 (3,24–4,61)	24 (4,62–4,82)	154 (4,83–6,18)	$89 > 63$	процветающая
	группа	18 (3,00–3,99)	98 (4,00–4,99)	125 (5,00–6,18)	$111,5 > 18$	процветающая
лето	класс	93 (3,6–4,61)	50 (4,62–4,82)	98 (4,83–5,99)	$74 < 93$	депрессивная
	группа	11 (3,00–3,99)	164 (4,00–4,99)	66 (5,00–5,99)	$115 > 11$	процветающая
осень	класс	263 (3,02–4,2)	62 (4,21–4,42)	137 (4,43–7,96)	$98,5 < 263$	депрессивная
	группа	180 (3,00–3,99)	234 (4,00–4,99)	48 (5,00–7,96)	$141 < 180$	депрессивная
Камгинский залив, пелагиаль						
зима	класс	61 (3,11–4,75)	22 (4,76–4,94)	93 (4,95–5,99)	$57,5 < 61$	депрессивная
	группа	15 (3,00–3,99)	76 (4,00–4,99)	85 (5,00–5,99)	$80,5 > 15$	процветающая

По размерной структуре популяции преобладающих видов можно судить о состоянии экосистемы водоема в целом. Известно, что у мелкоразмерных видов клеточный цикл короче и наработка их численности происходит быстрее, хотя это не находит отражения в величине биомассы, она все такая же низкая. Более крупный фитопланктон способен поддерживать более высокую удельную скорость метаболизма и роста биомассы, чем более мелкие клетки, когда ресурсы в изобилии, и меньше подвергаться выеданию хищниками (Maganon, 2015). Вероятно, статистически выделенные классы градации более объективно оценивают состояние популяции, преобладающей по численности *P. teletskoyensis* в фитопланктоне Телецкого озера, потому что численность и тем более биомасса фитопланктона (ввиду преобладания мелкоклеточных видов) в этом глубоком водоеме предельно низкие и соответствуют уровню олиготрофных и даже ультраолиготрофных водоемов. С другой стороны, преобладание в фитопланктоне озера мелкоклеточных видов позволяет экосистеме Телецкого озера поддерживать практически постоянный уровень трофности в водоеме в любой период года и на протяжении долгого периода времени (Митрофанова и др., 2016). Ввиду низкой антропогенной нагрузки на водоем природные факторы являются определяющими для развития водорослей в этом глубоком водоеме. В Телецком озере, это, прежде всего, его глубина и большой объем (41,1 км³), слабое развитие литоральных участков, огромная площадь водосборного бассейна (1 : 91 – соотношение площади зеркала озера и площади его водосборного бассейна), с которой с большой высоты над ур. м. (средняя высота бассейна озера над ур. м. 1940 м) в озеро поступают большие объемы холодных вод, что приводит к значительному колебанию уровня воды (до 600 см в год) и повышенному водообмену в озере (5,6 лет), а также низким температурам воды от дна до поверхности большую часть года (Селегей В. В., Селегей Т. С., 1978; Selegei et al., 2001). Отмечают, что в целом на размерную структуру сообщества фитопланктона влияют такие факторы, как термическая стратификация, режим перемешивания и скорость погружения клеток, но более всего – доступность питательных веществ (Mousing et al., 2014). Последнее особенно актуально для Телецкого озера, ведь содержание биогенных элементов в воде озера невысокое, а для некоторых из них – и крайне низкое (Третьякова, 2012). Это ограничивает развитие водорослей в озере, и, возможно,

приводит к численному преобладанию мелкогазмерных видов центрических диатомовых водорослей, но, в то же время, способствует поддержанию экосистемы данного водоема в устойчивом состоянии, но с низким уровнем трофии.

Таким образом, в группе мелкогазмерных видов центрических диатомовых водорослей с диаметром панцирей 3–8 мкм преобладает *Pantocsekiella teletskoyensis*. С помощью электронной сканирующей микроскопии произведены замеры диаметра створок *P. teletskoyensis* в пелагиали озера в разные гидрологические циклы. При разделении полученных размеров на группы с шагом 1 мкм выявлено, что в основном в популяции данного вида преобладают створки с диаметром из средне- и крупногазмерных групп – 4,00–4,99 и более 5,00 мкм, и состояние популяции *P. teletskoyensis* в большинстве случаев можно оценить как процветающее. При разделении на статистически обоснованные классы градации и оценке их соотношения состояние популяции вида *P. teletskoyensis* в фитопланктоне пелагиали Телецкого озера можно оценить как депрессивное. Ввиду этого, вероятно, и обилие фитопланктона в целом (его численность и тем более биомасса из-за преобладания мелкогазмерных видов) в этом глубоком водоеме предельно низкие и соответствуют уровню олиготрофных и даже ультраолиготрофных водоемов.

Благодарности. Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания № 0306-2021-0001 с использованием СЭМ Hitachi S-3400N ЦКП «Электронная микроскопия» ИВЭП СО РАН. Автор выражает признательность коллегам из Лаборатории гидрологии и геоинформатики А. В. Дьяченко и А. В. Коломейцеву, капитану НИС В. П. Федоровых за помощь при отборе проб фитопланктона.

ЛИТЕРАТУРА

- Генкал С. И.** О новом для науки представителе диатомовых водорослей из оз. Телецкое // Биология внутренних вод: Информ. бюлл., 1994. – № 97. – С. 3–8.
- Генкал С. И., Митрофанова Е. Ю.** Материалы к флоре Bacillariophyta Телецкого озера (Алтайский край, Россия) // Альгология, 1995. – Т. 5., № 4. – С. 375–377.
- Злобин Ю. А.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1989. – 148 с.
- Митрофанова Е. Ю.** Разнообразие центрических диатомовых водорослей в фитопланктоне как один из факторов и индикаторов устойчивости экосистемы глубокого олиготрофного озера (на примере оз. Телецкое, Горный Алтай, Россия) // Экология, 2011. – № 3. – С. 233–236.
- Митрофанова Е. Ю., Сутченкова О. С., Ловцкая О. В.** Реконструкция и прогноз изменения факторов среды в глубоком озере Телецкое (Алтай, Россия) по составу и количеству диатомовых водорослей в донных отложениях // Геология и геофизика, 2016. – Т. 57, № 9. – С. 1682–1697.
- Порецкий В. С., Шешукова В. С.** Диатомовые Телецкого озера и связанных с ним рек // Диатомовый сборник. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1953. – С. 107–173.
- Селегей В. В., Селегей Т. С.** Телецкое озеро. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 142 с.
- Скворцов Б. В.** Материалы по флоре водорослей Азиатской части СССР. 1. О фитопланктоне оз. Телецкого // Журн. Русск. ботан. общ-ва, 1930. – Т. 15, вып. 1–2. – С. 91–92.
- Третьякова Е. И.** Пространственное распределение биогенных элементов в водах Телецкого озера // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: Труды Всерос. науч. конф. с междунар. участием, посвященной 25-летию ИВЭП СО РАН: в 3 т. – Барнаул: Пять плюс, 2012. – Т. 2. – С. 190–193.
- Genkal S. I., Mitrofanova E. Yu.** New Data on the Morphology, Taxonomy and Distribution of Small-Celled Species of the Genus *Stephanodiscus* in Lake Teletskoye and the Water Bodies of Its Basin (Altai, Russia) // Inland Water Biology, 2022a. – № 6. – P. 1–10.
- Genkal S. I., Mitrofanova E. Yu.** Centric Diatoms of Lake Teletskoye (Altai, Russia) and a New Species from the Genus *Pantocsekiella* K.T. Kiss et Ács (Centrophyceae) // International Journal on Algae, 2022b. – Vol. 24, № 1. – P. 1–16. DOI: 10.1615/InterJAlgae.v24.i1.10.23.03.202
- Maranon E.** Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // Annu. Rev. Mar. Sci., 2015. – № 7. – P. 241–64.
- Mousing E. A., Ellegaard M., Richardson K.** Global patterns in phytoplankton community size structure – evidence for a direct temperature effect // Marine Ecology progress Series, 2014. – Vol. 497. – P. 25–38.
- Selegei V., Dehandschutter B., Klerks J., Vysotsky A.** Physical and geological environment of Lake Teletskoye // Annales Sciences Geologiques, 2001. – Vol. 105. – P. 1–310.