

СВЕДЕНИЯ О СОВРЕМЕННОМ РАЗВИТИИ ВИДА *EBRIA TRIPARTITA* (SCHUMANN) LEMMERMANN (CERCOZOA: EBRIIDEA) В ТАГАНРОГСКОМ ЗАЛИВЕ ПО ДАННЫМ МОНИТОРИНГОВЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИТОПЛАНКТОНА в 2017–2019 гг.

Г.Ю. Глущенко, В.Л. Сёмин

Аннотация. В работе приведены сведения об условиях среды обитания фаготрофа *Ebria tripartita* в Таганрогском заливе Азовского моря, полученные в ходе мониторинга с января 2017 г. по март 2019 г. Эти данные свидетельствуют о более широком диапазоне значений экологических факторов для исследуемого вида. Впервые в заливе отмечено присутствие *E. tripartita* в составе зимнего планктона. В работе приведены результаты анализа встречаемости вида в зависимости от развития мелкоклеточных видов диатомей и динофлагеллят и показан комплекс видов *Heterocapsa rotundata*, *Unruhdinium penardii*, *Kolkwitziella acuta*, *Chaetoceros rigidus*, *Chaetoceros socialis*, в присутствии которых развивается *E. tripartita*.

Ключевые слова: фаготрофный вид *Ebria tripartita*, фитопланктон, динофитовые и диатомовые водоросли, Таганрогский залив Азовского моря.

Ebria tripartita (Schumann) Lemmermann (Cercozoa: Ebrriidea) является морским одноклеточным гетеротрофным (фаготрофным) организмом [Hoppenrath et al., 2009], который широко распространен в прибрежных районах от тропических до бореальных вод, в планктоне эстуариев, заливов, полужамкнутых морей и внутренних соленых озер (диапазон глубин 0–265 м). Он имеет высокую устойчивость к изменениям температуры (от –1,9 до 23,6 °С) и солености (4,6–37,8 ‰) [Korhola, Grönlund, 1999; Phyto'pedia, 2018] и довольно длительную геологическую историю [Korhola, Smol, 2001; Hargraves, 2002]. Этот реликтовый вид относят к малоизученной группе Cercozoa [Hoppenrath, Leander, 2006], представители которой никогда не культивировались в лаборатории, и поэтому остается еще много вопросов, касающихся деталей процесса питания, жизненных циклов и др. [Hargraves, 2002], а исследования данных организмов в природных биоценозах в связи с этим становятся всё более актуальными.

Несмотря на экологическую значимость, работы по изучению этого вида скудны и чаще всего сводятся только к учету в стратиграфических и фау-

нистических исследованиях. Такими упоминаниями ограничиваются сведения об *E. tripartita* и в Азовском море. В составе планктонных представителей водоема ученые отмечали его эпизодически: в Таганрогском заливе весной 1958–1968 гг. и летом 1977–1987 гг. [Студеникина и др., 1999], в начале 2000-х гг. в открытой части моря [Азовское море ... 2008] и в Таманском заливе [Фуштей, 2002], последние упоминания имеются в работах 2017 и 2018 гг. [Бондаренко, 2017; Ковалева, Григоренко, 2018]. Однако исследований по выяснению причин периодического развития этого вида в Азовском море не проводили.

Целью работы является получение новых сведений о современном развитии *Ebria tripartita* в Таганрогском заливе Азовского моря и анализ встречаемости вида в зависимости от условий среды и развития мелкоклеточных видов диатомовых и динофитовых водорослей.

Исследования были проведены в январе – ноябре 2017 г., марте – июле 2018 г. и марте 2019 г. в Таганрогском заливе и дельте р. Дон. Развитие *E. tripartita* в зимний период изучено нами только в 2017 г. В последующие годы по причине погодных условий повторить зимнюю съемку не удалось.

Отобранные с поверхности пробы фиксировали и обрабатывали по общепринятой методике [Методика ... 1975]. При определении таксономической принадлежности водорослей использовали определители и сводки [Крахмальный, 2011; Прошкина-Лавренко, 1963; Царенко, 1990; Hoppenrath et al., 2009; Komárek, 2013; Komárek, Anagnostidis, 1998; 2005; Tomas, 1997]. Названия таксонов водорослей приведены с учетом систематических преобразований [Guiry, Guiry, 2019]. Районирование Таганрогского залива принято по публикации [Азовское море ... 2008]. Параллельно с отбором гидробиологических проб осуществляли метео- и гидрологические наблюдения.

Статистический анализ данных проводили в программе Primer-6 с расширением PERMANOVA+ [Anderson et al., 2008]. Перед анализом величины обилия видов стандартизовали и логарифмировали, значения предикторов нормализовали. Для расчета матриц сходства использовали Евклидовы расстояния (между видами) и индекс сходства Брея – Кёртиса (между станциями). Для выделения группировок видов использовали как ординацию (анализ главных координат – РСО), так и прямое сравнение встречаемости и численности видов по станциям. Достоверность выделенных группировок проверяли с помощью процедуры PERMANOVA (Permutational Multivariate Analysis of Variance). Корреляцию численности видов фитопланктона и *Ebria tripartita*

оценивали попарно с помощью рангового коэффициента Спирмена. Связь между факторами среды и структурой и численностью фитопланктона, а также связь обилия *E. tripartita* с обилием других видов оценивали с помощью регрессионного непараметрического анализа DistLM (Distance-based Linear Models). В качестве предикторов, помимо абиотических факторов (соленость, температура воды, географические координаты в качестве меры расстояния от устья р. Дон), использовали численность *E. tripartita* (исключив ее из зависимых переменных). После выделения комплекса видов, связанных с *E. tripartita*, отдельно проводили анализ редуцированных данных, включавших распределения только видов этого комплекса. Достоверным считали р-значение, равное 0,001. Графическую визуализацию моделей осуществляли методом dbRDA (Distance-based Redundancy Analysis).

В результате обработки проб в альгоценозе Таганрогского залива было выявлено 240 таксонов эукариотических водорослей и цианобактерий, относящихся к 10 отделам. По отношению к солености большую часть составляли эвригалинные виды, по отношению к сапробности – бетамезосапробы ($\beta \geq 60\%$). Соотношение размерных групп водорослей и их распределение по районам залива, как и структура фитопланктона Таганрогского залива в целом, соответствовали ранее описанным [Студеникина и др., 1999; Макаревич, 2007; Глущенко, Лужняк, 2013], однако имели некоторые особенности, которые выражались в смене основных доминантов среди цианобактерий, в смещении начала цветения цианобактерий (июнь 2017 г., май 2018 г.), а также в интенсивном развитии динофитовых водорослей, отмеченном весной 2019 г. Такое явление обычно наблюдают в годы с пониженным речным стоком [Пицык, 1955].

В наших предыдущих зимних исследованиях вид *Ebria tripartita* не встречался. В работах, посвященных зимним исследованиям фитопланктона Азовского моря [Пицык, 1951; Макаревич, 2007; Азовское море ... 2008; Ковалева и др., 2014], сведения о находках вида также отсутствуют. Его присутствие в подледных пробах нами было отмечено в январе – феврале 2017 г. За всё время наблюдений (январь 2017 г. – март 2019 г.) вид встречался в диапазоне солености 1,2 – 15,3 PSU и температуры от –0,7 до 25,6 °С. Из литературных данных об экологии *E. tripartita* известны широкие диапазоны солености и температуры, при которых вид существует: 4,6–37,8 ‰ и от –1,9 до 23,7 °С соответственно [Korhola, Grönlund, 1999; Phyto'pedia, 2018]. Имеются сведения о развитии в планктоне восточной ча-

сти Таганрогского залива, где соленость возрастала с 1 до 6 ‰ [Ковалева, Григоренко, 2018], но без указания конкретных значений, при которых встречался вид. В нашем исследовании полученные данные гидрологических условий среды говорят о более широкой экологической валентности вида, чем было принято считать.

Средние размеры отмеченных клеток *E. tripartita* ($26,6 \pm 5,7$ мкм \times $22,1 \pm 4,1$ мкм) соответствовали приведенным в источниках [Hoppenrath et al., 2009; Phyto'pedia, 2018], но встречались экземпляры меньшего размера, что вероятно связано с обитанием вида при критическом для него уровне солености. Вид фиксировался практически по всему Таганрогскому заливу, кроме придельтовой части (рис. 1); его частота встречаемости была выше в восточном и центральном районах. Значения численности *E. tripartita* по сравнению с литературными данными были высокими: до 132 тыс. кл./л например, против 49 тыс. кл./л, указанных для прол. Лонг-Айленд [Conover, 1956]. Однако вклад в общий показатель не превышал 2,6 ‰, и поэтому нельзя говорить о массовом развитии *E. tripartita* в Таганрогском заливе, которое могло бы повлиять на количественные показатели и биоразнообразии фитопланктона в целом.

Результаты РСО-анализа позволили выделить группу видов, имеющих сходное распределение с *Ebria tripartita* (далее «комплекс *E. tripartita*»), включающую виды с наиболее тесной связью: *Heterocapsa rotundata* (Lohmann) Hansen, *Unruhadinium* cf. *penardii* (Lemmermann) Gottschling, *Kolkwitzia acuta* (Arstein) Elbrächter; и с менее тесной связью: *Chaetoceros* cf. *rigidus* Ostenfeld, *Chaetoceros* cf. *socialis* Lauder; а также группу видов, не связанных с распределением *E. tripartita* (PERMANOVA: Pseudo-F = 4,153, p = 0,001). Виды *Thalassiosira* spp. 1–2, *Skeletonema subsalsum* (Cleve) Bethge, *S. costatum* (Greville) Cleve занимали промежуточное положение. Распределение численности видов первой группы, в отличие от остальных, достоверно коррелировало ($R = 0,5-0,6$) с распределением *E. tripartita*.

DistLM-анализ показал наличие двух групп станций с различающейся структурой фитопланктона (рис. 2, табл. 1). Большая часть станций расположена на графике вдоль вектора солености (гр. 1). Меньшая часть станций (гр. 2) расположена вдоль вектора численности *E. tripartita*; видовой состав на них существенно отличался от остальных станций: здесь наибольшую роль играли виды, отнесенные по результатам РСО-анализа к «комплексу *E. tripartita*», отсутствовавшие или имевшие минимальную численность на станциях группы 1.

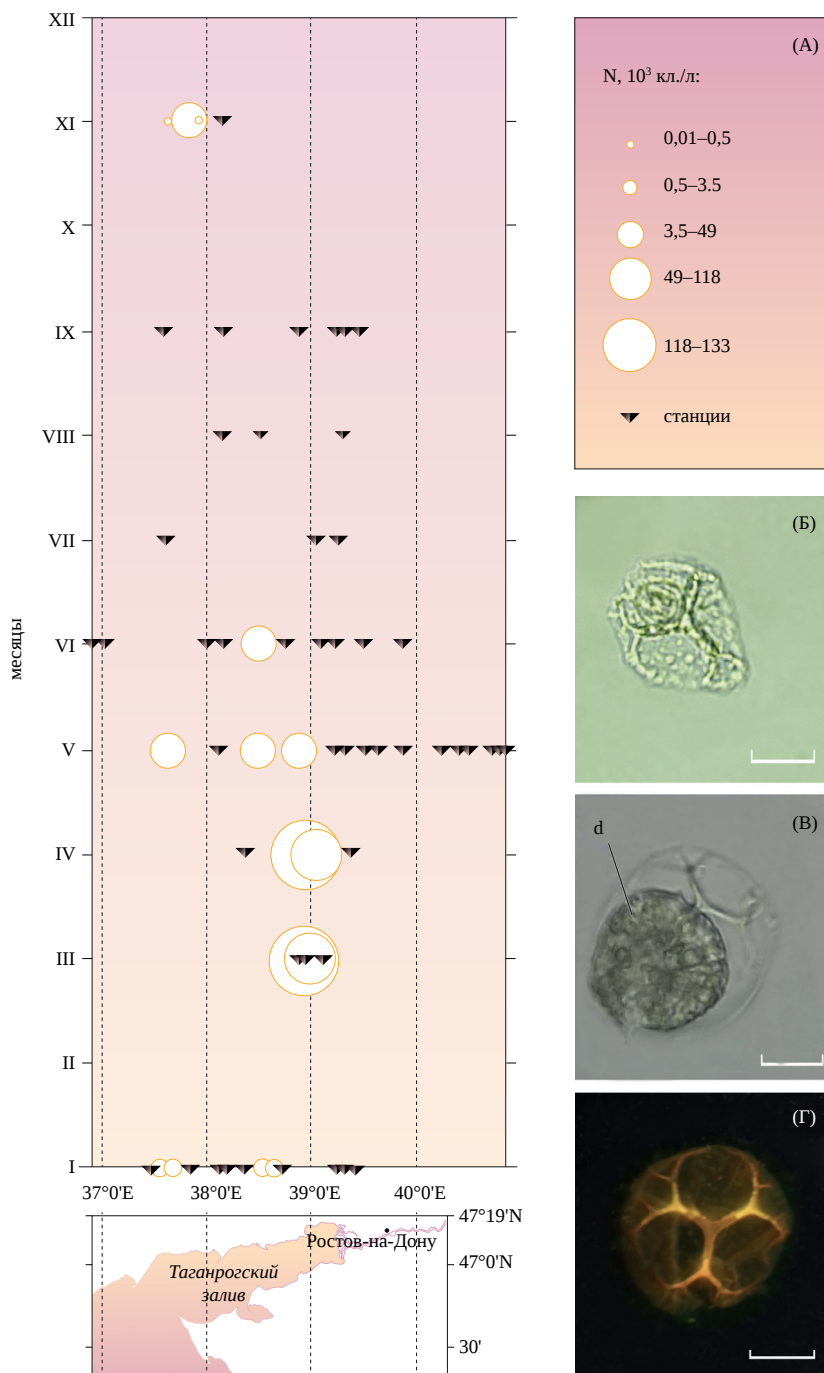


Рис. 1. Численность *Ebria tripartita* (N, тыс. кл./л) в Таганрогском заливе в разные месяцы (А) и световые микрофотографии (Б–Г): вид клетки в оптическом (Б–В) и люминесцентном (Г) микроскопе, d – динофлагеллята. Линейка, мкм: 10

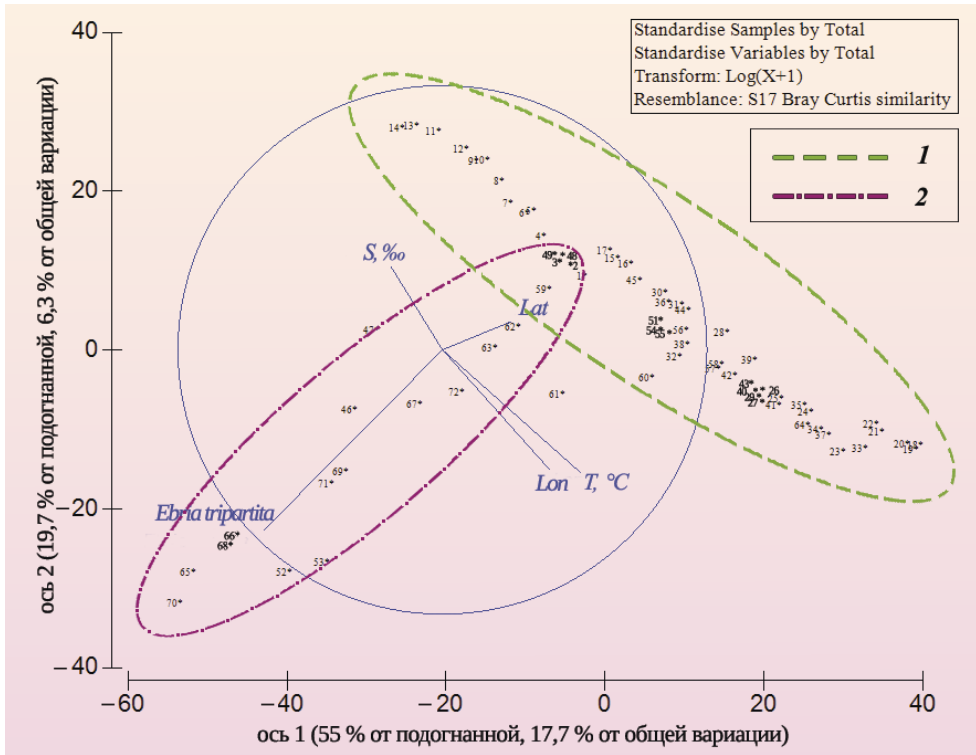


Рис. 2. Выполненная методом dbRDA ординация результатов DistLM-анализа связи обилия фитопланктона на исследуемых станциях (1–75) с факторами среды и численностью *Ebria tripartita*: 1 – группа станций, расположенных вдоль вектора солености; 2 – группа станций, расположенных вдоль вектора численности *Ebria tripartita*; S – соленость; T – температура; Lon, Lat – географические долгота и широта соответственно

Таблица 1. Результаты последовательных тестов DistLM для полного набора данных

| Факторы | Adj R ² | SS (trace) | Pseudo-F | P | Prop. | Cumul. | Res. df | Regr. df |
|----------------------------------|--------------------|------------|----------|-------|-------|--------|---------|----------|
| Температура | 0,105 | 19662 | 9,197 | 0,001 | 0,118 | 0,118 | 69 | 2 |
| Соленость | 0,157 | 10635 | 5,284 | 0,001 | 0,064 | 0,181 | 68 | 3 |
| Координаты | 0,222 | 14179 | 3,814 | 0,001 | 0,085 | 0,266 | 66 | 5 |
| Численность <i>E. tripartita</i> | 0,324 | 17803 | 11,033 | 0,001 | 0,106 | 0,373 | 65 | 6 |

Примечание (для табл. 1 и 2). Adj R² – скорректированный коэффициент детерминации; SS (trace) – диагональная сумма квадратов; Prop. – доля объясненной вариации для каждого фактора; Cumul. – суммарная доля объясненной вариации; Res. df – остаточное число степеней свободы; Regr. df – число степеней свободы регрессии.

DistLM-анализ распределения по станциям только видов «комплекса *E. tripartita*» показал, что для них единственным достоверным предиктором была численность *E. tripartita*, остальные же факторы были недостоверными и имели незначительную долю объясненной вариации (табл. 2).

Таблица 2. Результаты последовательных тестов DistLM для редуцированных данных (только виды «комплекса *E. tripartita*»)

| Факторы | Adj R ² | SS (trace) | Pseudo-F | P | Prop. | Cumul. | Res. df | Regr. df |
|----------------------------------|--------------------|------------|----------|-------|-------|--------|---------|----------|
| Температура | 0,035 | 4861 | 3,550 | 0,014 | 0,048 | 0,048 | 70 | 2 |
| Соленость | 0,034 | 1336 | 0,975 | 0,362 | 0,013 | 0,061 | 69 | 3 |
| Координаты | 0,056 | 4830 | 1,804 | 0,118 | 0,048 | 0,109 | 67 | 5 |
| Численность <i>E. tripartita</i> | 0,331 | 27072 | 28,531 | 0,001 | 0,269 | 0,378 | 66 | 6 |

Судя по преобладанию количества видов β -мезосапробов и их количественным показателям в альгоценозе Таганрогского залива, данный водоем сохраняет α - β -мезосапробный статус [Азовское море ... 2008], который предпочитает для своего существования *E. tripartita* [Korhola, Smol, 2001]. Однако развитие вида, исходя из проведенного анализа, совпало с развитием мелко-клеточных водорослей, интенсивно протекающим в восточном и центральном районах Таганрогского залива. По мнению исследователей [Korhola, Smol, 2001; Jafari et al., 2015], развитие этого вида, предпочитающего мелко-клеточные виды диатомей и динофлагеллят [Hargraves, 2002], преимущественно контролируется различиями видового состава этих водорослей и их вкладом в продукцию. Достоверная и достаточно сильная связь распределения фаготрофа и видов «комплекса *E. tripartita*», выявленная методом DistLM (табл. 2, рис. 2), поддерживает это предположение. При этом следует понимать, что DistLM-анализ не говорит о направлении связи, и в данном случае именно развитие водорослей этого комплекса является фактором, а численность *E. tripartita* (хотя и была использована в анализе в качестве предиктора) – зависимая величина.

Таким образом, получает объяснение и приуроченность вида к центральному и восточному районам – зонам максимального развития ультрапланктона, среди представителей которого виды из «комплекса *E. tripartita*» внесли существенный вклад в суммарную численность фитопланктона (до 63 %).

Литературные данные о присутствии эбрии в планктоне Азовского моря совпадают с годами наиболее выраженных гидролого-гидрохимических изменений в водоеме [Студеникина и др., 1999; Фуштей, 2002; Азовское море ... 2008; Ковалева, Григоренко, 2018; Косенко и др., 2018]. Однако четкой привязанности развития *E. tripartita* к маловодным или многоводным годам выявлено не было.

Итак, анализ литературы по встречаемости *E. tripartita* в Азовском море и полученных результатов позволяет говорить, что развитие фаготрофа *E. tripartita* в Таганрогском заливе в первую очередь регулируется особенностями видового и количественного состава фитопланктона. Сходное предположение высказывалось для некоторых других водоемов [Korhola, Smol, 2001; Jafari et al., 2015]. Развитие выделенных в «комплекс *E. tripartita*» видов показывает нам возможные границы распространения эбрии.

Данная работа дополняет сведения о зимнем составе и функционировании планктонного альгоценоза Таганрогского залива Азовского моря. Соотношение размерных групп водорослей и структура фитопланктона залива в целом соответствовали ранее описанным. При этом происходящие в ответ на гидролого-гидрохимические изменения среды вспышки развития видов, входящих в «комплекс *E. tripartita*», в свою очередь, создают условия для развития этого фаготрофа в планктоне. Диапазоны солености и температуры, при которых *E. tripartita* встречался в Таганрогском заливе, превышают известные из литературы и свидетельствуют о более широкой экологической валентности вида.

Авторы благодарны за помощь в пробоотборе коллегам В.В. Саяпину, А.И. Савикину и предоставленные данные по абиотическим параметрам водоема сотрудникам лаборатории гидрологии и гидрохимии (ЮНЦ РАН) Е.П. Олейникову, К.С. Григоренко, Е.Г. Алешинной, А.Ю. Московцу.

Работа выполнена в рамках реализации ГЗ НИР ЮНЦ РАН, № ГР проекта АААА-А18-118122790121-5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Азовское море в конце XX – начале XXI веков: геоморфология, осадконакопление, пелагические сообщества. Т. Х. Апатиты: КНЦ РАН, 2008. 295 с.

Бондаренко А.В. Микроводоросли бентоса Крымского побережья Азовского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь, 2017. 22 с.

Глущенко Г.Ю., Лужняк О.Л. Роль водорослей разных размерных фракций в общей биомассе фитопланктона Таганрогского залива // Вестник Южного научного центра. Т. 9. № 1. 2013. С. 42–52.

Ковалева Г.В., Григоренко К.С. Влияние биологических инвазий на фитопланктон Таганрогского залива (в условиях повышения солености) // Экология. Экономика. Информатика. Сер.: Системный анализ и моделирование экономических и экологических систем. Т. 1. № 3. 2018. С. 188–195.

Ковалева Г.В., Поважный В.В., Золотарева А.Е., Макаревич П.Р., Матишов Д.Г. Ледовое сообщество микроводорослей в Таганрогском заливе Азовского моря 2014 г. // Океанология. 2014. Т. 54. № 5. С. 659–664.

Косенко Ю.В., Баскакова Т.Е., Картамышева Т.Б. Роль стока реки Дон в формировании продуктивности Таганрогского залива // Водные биоресурсы и среда обитания. 2018. Т. 1. № 3–4. С. 32–39.

Крахмальный А.Ф. Динофитовые водоросли Украины. Киев: Альтерпрес, 2011. 444 с.

Макаревич П.Р. Планктонные альгоценозы эстуарных экосистем. Баренцево, Карское и Азовское моря. М.: Наука, 2007. 224 с.

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

Пицък Г.К. О фитопланктоне Азовского моря // Труды АзЧерНИРО. 1951. Вып. 15. С. 313–330.

Пицък Г.К. Фитопланктон Азовского моря в условиях зарегулирования стока р. Дона // Труды АзЧерНИРО. 1955. Вып. 16. С. 279–310.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л.: АН СССР, 1963. 190 с.

Студеникина Е.И., Алдакимова А.Я., Губина Г.С. Фитопланктон Азовского моря в условиях антропогенных воздействий. Ростов н/Д.: Эверест, 1999. 175 с.

Фуштей Т.В. К видовому составу фитопланктона лиманов Восточного Приазовья и Тамани // Экосистемные исследования Азовского моря и побережья. Т. IV. Апатиты: КНЦ РАН, 2002. С. 219–235.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.

Anderson M.J., Gorley A.M., Clarke K.R. PERMANOVA+ for PRIMER: guide to software and statistical methods. PRIMER-E: Plymouth, UK, 2008. 214 p.

Conover S.A. Phytoplankton // Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection. IV. Oceanography of Long Island Sound, 1952–1954. 1956. Vol. 15. P. 62–112.

Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication. Galway: National University of Ireland Press. 2019. URL: <http://www.algaebase.org> (дата обращения: 08.05.2019).

Hargraves P.E. The ebridian flagellates *Ebria* and *Hermesinum* // Plankton Biol. Ecol. 2002. Т. 49. Vol. 1. P. 9–16.

Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G. Other selected protests // Marine phytoplankton: selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Stuttgart: Schweizerbart, 2009. P. 215–217.

Hoppenrath M., Leander B.S. Ebridid Phylogeny and the expansion of the Cercozoa // Protist. Vol. 157. 2006. P. 279–290. URL: <http://www.elsevier.de/protis> (дата обращения: 20.02.2019).

Jafari F., Ramezanzpour Z., Sattari M. First record of *Ebria tripartita* (Schumann) Lemmermann, 1899 from south of the Caspian Sea // *Caspian J. Env. Sci.* 2015. Vol. 13. № 3. P. 283–288.

Komárek J. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Heterocytous Genera. Bd. 19. Vol. 3. Berlin; Heidelberg: Springer, 2013. 1132 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Chroococcales. Bd. 19. Vol. 1. Heidelberg; Berlin: Spektrum GmbH, 1998. 548 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Süßwasserflora von Mitteleuropa: Cyanoprokaryota: Oscillatoriales. Bd. 19. Vol. 2. München: Elsevier GmbH, 2005. 760 p.

Korhola A., Grönlund T. Observations of *Ebria tripartita* (Schumann) Lemmermann in Baltic sediments // *Journal of Paleolimnology.* 1999. Vol. 21. P. 1–8.

Korhola A., Smol J.P. Ebridians // *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments.* Vol. 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators. New York; Boston; Dordrecht; London; Moscow: Kluwer Academic Publishers, 2001. P. 225–234.

Phyto'pedia. The Phytoplankton Encyclopedia Project. 2018. URL: https://www.eoas.ubc.ca/research/phytoplankton/flagellates/ebria/e_tripartita.html (дата обращения: 15.03.2021).

Tomas C.R. Identifying Marine Phitoplankton. San Diego: Academic Press, 1997. 858 p.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ

Глущенко Галина Юрьевна – м.н.с. лаб. гидробиологии ЮНЦ РАН; gluschenko_gala@mail.ru

Сёмин Виталий Леонидович – к.б.н., с.н.с. Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН