

УДК 577.115.3 + 577.359

ИЗОТОПНЫЙ СОСТАВ АЗОТА И СТЕХИОМЕТРИЧЕСКИЕ СООТНОШЕНИЯ ЭЛЕМЕНТОВ В БИОМАССЕ *SPIROGYRA* В ОЗЕРЕ БАЙКАЛ

© 2020 г. Член-корреспондент РАН М. И. Гладышев^{1,2,*}, Л. А. Глущенко², Е. С. Кравчук¹,
О. В. Анищенко¹, А. А. Колмакова¹, М. Ю. Колобов³, В. А. Разгоняева³, Н. Н. Сушик^{1,2}

Поступило 16.12.2019 г.

После доработки 16.12.2019 г.

Принято к публикации 16.12.2019 г.

На основе анализа изотопного состава азота была впервые подтверждена гипотеза о разных источниках элементов минерального питания, потребляемых двумя группами водорослей литорали оз. Байкал. Сильно прикрепленные нитчатые водоросли рода *Ulothrix*, развивающиеся в прибойной зоне на глубине 0.5 м и слабо прикрепленные нитчатые водоросли рода *Spirogyra*, обитающие на большей глубине 3.0–5.0 м в зоне с пониженной турбулентностью, получают элементы минерального питания предположительно из поверхностного стока и грунтовых вод соответственно. Кроме того, стехиометрические соотношения C:N и N:P в биомассе водорослей свидетельствовали о том, что рост *Spirogyra* в оз. Байкал вероятнее всего был лимитирован азотом, тогда как рост *Ulothrix* был лимитирован фосфором.

Ключевые слова: “зеленые приливы”, нитчатые водоросли, элементы минерального питания, C:N:P стехиометрия

DOI: 10.31857/S2686738920020134

В последние десятилетия глобальный характер приобрело массовое развитие водорослей в прибрежье озер и морей, получившее название “зеленых приливов” [1]. “Зеленые приливы”, вызываемые водорослями рода *Spirogyra*, возникли даже в олиготрофном оз. Байкал, причиняя ему значительный экологический ущерб [2]. Очевидно, что основной причиной “зеленых приливов” является эвтрофирование, то есть, увеличение потоков элементов минерального питания в водоемы, способствующее росту биомассы водорослей [1]. Тем не менее, для массового развития водорослей, как планктонных, так и бентосных, важна не только величина, но и локализация потока элементов, поступающих либо непосредственно в пелагиаль (эстуарии крупных рек или внутренняя биогенная нагрузка из анаэробного гипolimниона), либо в прибойную зону (поверхностный сток

малых рек и ручьев), либо в приглубую часть литорали (разгрузка грунтовых вод) [3]. Например, для оз. Байкал были получены данные об усиливающемся антропогенном загрязнении (эвтрофировании) грунтовых вод в прибрежье и утверждалось, что именно эвтрофирование грунтовых вод и является причиной развития *Spirogyra* [2, 4]. Однако, в этих работах [2, 4] не объяснялось, почему именно *Spirogyra*, а не другие байкальские бентосные нитчатые водоросли (*Cladophora*, *Ulothrix* и др.) получили преимущества от этого эвтрофирования. Нами была выдвинута гипотеза о различных источниках элементов минерального питания для нитчатых водорослей прибойной зоны, способных сильно прикрепляться к твердому субстрату (*Cladophora*, *Ulothrix* и др.) и слабо прикрепленной *Spirogyra*, обитающей в основном на больших глубинах, в зоне с низкой турбулентностью ($0 < Re < 7500$) [3].

Для проверки гипотезы о различных источниках элементов минерального питания для сильно прикрепленных нитчатых водорослей прибойной зоны и слабо прикрепленной *Spirogyra*, в 2019 г. были проведены экспедиционные исследования на оз. Байкал. В период максимального развития *Spirogyra*, в августе–сентябре, пробы отбирались на о. Ольхон, рядом с поселком Хужир ($53^{\circ}11'37.73''$ С $107^{\circ}19'48.45''$ В и $53^{\circ}11'44.13''$ С

¹ Институт биофизики Сибирского отделения Российской академии наук, Федеральный исследовательский центр “Красноярский научный центр СО РАН”, Красноярск, Россия

² Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

³ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*e-mail: glad@ibp.ru

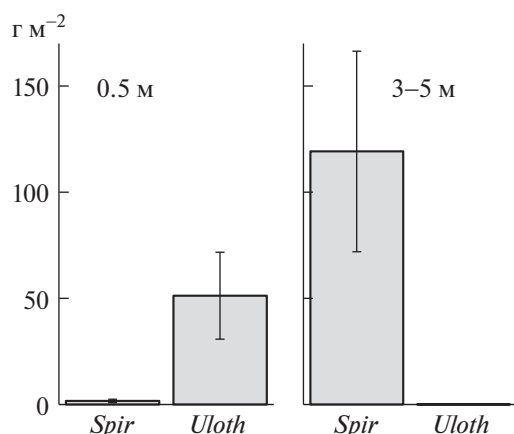


Рис. 1. Средняя биомасса *Spirogyra* и *Ulothrix* на глубинах 0.5 и 3.0–5.0 м в оз. Байкал в августе–сентябре 2019. Отрезками обозначены стандартные ошибки.

107°19'50.47" В; точка 3: 53°12'04.54" С 107°20'22.78" В) и заливе Загли (53°02'14.69" С 106°57'29.07" В и 53°02'06.41" С 106°57'01.54" В), а также рядом с поселками Листвянка (51°50'34.10" С 104°52'39.97" В), Большое Голоустное (52°01'34.03" С 105°23'49.80" В), Култук (51°43'23.93" С 103°43'00.95" В) и Слюдянка (51°39'47.85" С 103°43'25.41" В).

Пробы *Spirogyra* брались водолазами на глубине 3.0–5.0 м, в отличие от других исследований, в которых ограничивались глубинами 0.5–1.5 м [2]. Напротив глубинных точек отбора *Spirogyra*, в прибойной зоне на глубине менее 0.5 м также брались пробы эпилитных нитчатых водорослей, представленных в основном *Ulothrix*. Нити *Spirogyra* и *Ulothrix*, очищенные от детрита и песка под бинокулярным микроскопом, замораживались и хранились при температуре –18°C до последующих анализов в лаборатории. Для анализов по ранее описанным методикам использовался эле-

ментный анализатор, эмиссионный спектрометр с индуктивно-связанной плазмой и изотопный масс-спектрометр [5–7].

На глубинах 0.5 м доминировал *Ulothrix*, биомасса которого значительно превышала таковую *Spirogyra* и составляла в среднем $74.5 \pm 11.8\%$ от общей биомассы всех макро- и микроводорослей (рис. 1). В то же время на глубинах 3.0–5.0 м доминировала *Spirogyra*, биомасса которой составляла в среднем $93.6 \pm 2.2\%$ от общей биомассы всех водорослей (рис. 1).

Стехиометрическое соотношение углерода и азота (C:N) в биомассе *Spirogyra* в среднем было достоверно выше, чем таковое *Ulothrix* (критерий Стьюдента $t = 2.61$, $p < 0.05$, число степеней свободы $df = 17$; рис. 2).

Напротив, стехиометрическое соотношение азота и фосфора (N:P) в биомассе *Spirogyra* было в среднем ниже, чем таковое *Ulothrix*, хотя эта тенденция и не была статистически достоверной ($t = 0.76$, $p > 0.05$, $df = 17$; рис. 2).

Обнаруженные стехиометрические соотношения элементов в биомассе свидетельствуют о том, что рост *Spirogyra*, в отличие от *Ulothrix*, был лимитирован азотом, а не фосфором [8]. Полученные результаты согласуются с литературными данными о том, что рост *Spirogyra*, в отличие от других макроводорослей, лимитируется азотом, а не фосфором [3]. Однако, следует отметить, что стехиометрические соотношения C:N и N:P являются лишь косвенными признаками лимитирования. Для прямого определения лимитирующего элемента необходимы специальные эксперименты [9].

Соотношение стабильных изотопов азота $\delta^{15}\text{N}$ в биомассе *Spirogyra* в среднем было достоверно ниже, чем таковое для *Ulothrix* ($t = 3.16$, $p < 0.01$, $df = 19$; рис. 2). Данные различия свидетельствуют о том, что *Spirogyra* на глубине 3.0–5.0 м и *Ulothrix* на глубине 0.5 м получают элементы минерально-

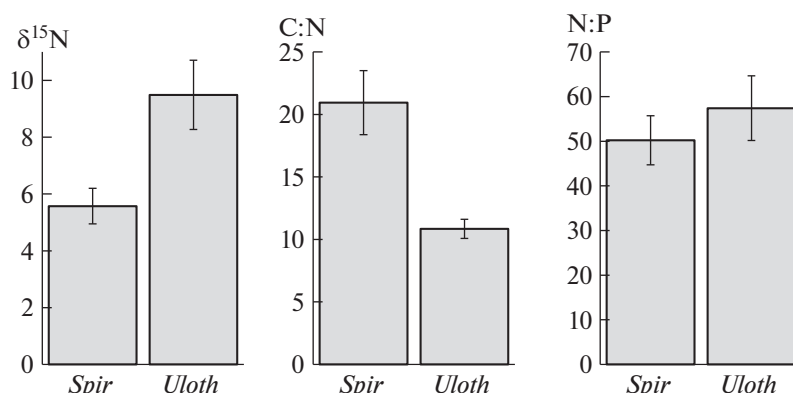


Рис. 2. Среднее соотношение стабильных изотопов азота ($\delta^{15}\text{N}$, ‰) и стехиометрические соотношения углерода и азота (C:N, моль : моль) и углерода и фосфора (N:P, моль : моль) в биомассе *Spirogyra* на глубине 3.0–5.0 м и в биомассе *Ulothrix* на глубине 0.5 м в оз. Байкал в августе–сентябре 2019. Отрезками обозначены стандартные ошибки.

го питания из разных источников. Вероятно, *Spirogyra* получала азот из просачивающихся грунтовых вод, тогда как *Ulothrix* получал этот и другие элементы из поверхностного стока.

Таким образом, получены свидетельства о том, что рост *Spirogyra* в оз. Байкал лимитируется азотом, а не фосфором. Получено подтверждение гипотезы о различных источниках элементов минерального питания для сильно прикрепленных нитчатых водорослей прибойной зоны (*Ulothrix*) и слабо прикрепленной *Spirogyra*, развивающейся на глубинах с пониженной турбулентностью. Для более точной идентификации источников элементов минерального питания, вызывающих «зеленые приливы» *Spirogyra* в оз. Байкал необходимо провести комплексные геологические (гидрогеологические) и географические исследования, а также биофизические эксперименты и модельные расчеты с целью выработки научно обоснованных рекомендаций по охране уникального водоема — озера Байкал.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Экспедиция была поддержана группой компаний En+ Group и Экологическим фондом Сибирского федерального университета. Работа поддержана Государственным заданием в рамках программы фундаментальных исследований РФ, тема № 51.1.1.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Smetacek V., Zingone A. // Nature 2013. V. 504. P. 84–88.
2. Timoshkin O.A., Moore M.V., Kulikova N.N., Tomberg I.V., Malnik V.V., et al. // J. Great Lakes Res. 2018. V. 44. P. 230–244.
3. Gladyshev M.I., Gubelit Y.I. // Contemp. Probl. Ecol. 2019. V. 12. P. 109–125.
4. Kravtsova L.S., Izboldina L.A., Khanaev I.V., Pomazkina G.V., Rodionova E.V., et al. // J. Great Lakes Res. 2014. V. 40. P. 441–448.
5. Gladyshev M.I., Kolmakova O.V., Tolomeev A.P., Anishchenko O.V., Makhutova O.N., et al. // Limnol. Oceanogr. 2015. V. 60. P. 1314–1331.
6. Иванова Е.А., Анищенко О.В., Зуев И.В., Аврамов А.П. // J. Sib. Fed. Univ. Biol. 2015. V. 3. P. 347–361.
7. Anishchenko O.V., Sushchik N.N., Makhutova O.N., Kalachova G.S., Gribovskaya I.V., et al. // Food Chem. Toxicol. 2017. V. 101. P. 8–14.
8. Gubelit Y.I., Makhutova O.N., Sushchik N.N., Kolmakova A.A., Kalachova G.S., Gladyshev M.I. // J. Appl. Phycol. 2015. V. 27. P. 375–386.
9. Дегерменджи А.Г., Печуркин Н.С., Шкидченко А.Н. Аутостабилизация факторов, контролирующих рост в биологических системах. Новосибирск: Наука, 1979. 141 с.

ISOTOPE COMPOSITION OF NITROGEN AND STOICHIOMETRIC RATIOS OF ELEMENTS IN BIOMASS OF *SPIROGYRA* IN LAKE BAIKAL

Corresponding Member of RAS M. I. Gladyshev^{a,b,#}, L. A. Glushchenko^b, E. S. Kravchuk^a, O. V. Anishchenko^a, A. A. Kolmakova^a, M. Y. Kolobov^c, V. A. Razgoniaeva^c, and N. N. Sushchik^{a,b}

^a Institute of Biophysics of Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences”, Krasnoyarsk, 660036 Russia

^b Siberian Federal University, Krasnoyarsk, 660041 Russia

^c Lomonosov Moscow State University, Moscow, 119992 Russia

[#]e-mail: glad@ibp.ru

Using stable isotope analysis of nitrogen, for the first time the hypothesis on different sources of inorganic nutrients for two groups of littoral algae in Lake Baikal was confirmed. Strongly attached filamentous algae of genus *Ulothrix*, which developed in the wave-braking zone at depth 0.5 m, and loosely attached filamentous algae of genus *Spirogyra*, which developed in deeper layers 3.0–5.0 m in a low-turbulence zone, get inorganic nutrients presumably from surface discharge and groundwater inputs, respectively. Besides, stoichiometric ratios C:N and N:P in biomass of the algae indicated that growth of *Spirogyra* in Lake Baikal was likely limited by nitrogen, while growth of *Ulothrix* was limited by phosphorus.

Keywords: “green tide”, green filamentous algae, inorganic nutrients, C:N:P stoichiometry