

УДК 574.52:57.033:57.044:556.114.7:556.114.6

## ЭФФЕКТ ГРАДИЕНТА КОНЦЕНТРАЦИИ ОРГАНИЧЕСКИХ И БИОГЕННЫХ СОЕДИНЕНИЙ НА ПРОСТРАНСТВЕННУЮ СТРУКТУРУ МИКСОТРОФНЫХ ФИТОФЛАГЕЛЛЯТ ПЛАНКТОНА КРУПНЫХ РЕК ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

© 2022 г. В. А. Габышев\*, @, О. И. Габышева\*

\*Институт биологических проблем криолитозоны СО РАН – обособленное подразделение ФГБУН Федеральный исследовательский центр “Якутский научный центр СО РАН”, пр. Ленина, 41, Якутск, 677980 Россия

@E-mail: v.a.gabyshv@yandex.ru

Поступила в редакцию 05.06.2020 г.

После доработки 24.11.2020 г.

Принята к публикации 24.11.2020 г.

С применением методов многомерной статистики определено, что наибольшее видовое богатство миксотрофного речного планктона исследованного региона характерно для низовьев арктических рек, а максимальной общей численности миксотрофы достигают в акватории Колымского водохранилища. Установлено, что среди биогенных элементов на развитие миксотрофов наибольшее влияние оказывают ионы аммония, железо общее и фосфор общий, а среди косвенных показателей органического вещества – химическое потребление кислорода. Показано, что концентрация биогенов теснее связана с общей численностью миксотрофов, а содержание органики – с общим числом видов. Выявленная зависимость размерных характеристик ряда видов миксотрофов от содержания растворенной органики и биогенов, обусловлена их стратегией питания.

*Ключевые слова:* миксотрофный планктон, речные воды, биогенные вещества, органические соединения, градиент концентрации, реки Восточной Сибири

DOI: 10.31857/S102634702202007X

Миксотрофный планктон широко распространен в пресноводных местообитаниях и составляет значительную долю общей биомассы планктонных сообществ (Dai *et al.*, 2005). Есть свидетельства того, что под действием процесса эвтрофирования, которое отмечается для многих пресноводных водоемов, значение миксотрофных видов в планктонных водорослевых сообществах еще более возрастает (Bondarenko, Logacheva, 2017). Конкурентное преимущество миксотрофных водорослей обусловлено особенностью их стратегии питания, которая заключается в способности, осуществляя процесс фотосинтеза, в качестве дополнительного питания использовать органические вещества (Olrík, 1998). Один из способов потребления органики миксотрофами – осмотрофия, т.е. прямое поглощение растворенных органических соединений (Schoonhoven, 2000). Представители миксотрофного планктона при этом могут поглощать растворенный органический углерод, использовать растворенные аминокислоты или другие органические источники азота (Vincent and Goldman, 1980; Stoecker, 1998).

Несмотря на то, что вопросы изучения экологии миксотрофов и факторов среды, влияющих

на распространение определенных видов этой группы микроводорослей, активно разрабатываются (Olrík, 1992, 1998; Rothhaupt, 1997; Gereá, 2016), существует недостаток публикаций, посвященных пространственной структуре сообществ миксотрофных водорослей в градиенте условий среды относительно концентрации органических и биогенных соединений.

Для рек Восточной Сибири нами отмечено повышенное содержание органики и ряда биогенных элементов (Габышев, Габышева 2018). Высокая концентрация органических соединений характерна для поверхностных вод арктического региона (Dittmar, Kattner, 2003) и обусловлена влиянием почв водосборных бассейнов криолитозоны, в которых накоплены обширные запасы органики (Smith *et al.*, 2004). Нами был установлен градиент, в пределах крупных рек Восточной Сибири, в отношении ряда косвенных показателей содержания органического вещества в воде, а также в отношении содержания некоторых биогенных элементов (Габышев, Габышева 2018). Целью настоящей работы является оценка эффекта градиента концентрации органики и биогенов в речных водах на пространственную структуру сообществ

**Таблица 1.** Значения групповых средних для показателей численности и видового богатства миксотрофных видов планктона и статистическая значимость различий между ними

Параметр	Кластеры			F	p
	1	2	3		
Доля численности миксотрофов от общей численности планктона, %	6.46	0.90	65.05	358.45	0.0000
Число миксотрофных видов	6.30	1.58	8.25	303.02	0.0000
Доля миксотрофов в общем числе видов планктона, %	10.67	3.16	16.04	243.28	0.0000
Численность миксотрофов, кл/л	2409.71	345.34	42993.07	116.25	0.0000

Примечание. F – F-критерий Фишера; p – уровень значимости.

миксотрофных фитофлагеллят планктона рек региона.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование основано на результатах гидро-биологических наблюдений на 12 крупных реках Восточной Сибири: Лена, Вилюй, Колыма, Алдан, Оленёк, Витим, Индигирка, Амга, Олёкма, Анабар, Яна и Чара. Пробы отбирали в 2007–2011 гг. в период летней межени, с глубины 0–0.3 м в прибрежье рек и по фарватеру.

**Альгологический материал.** Образцы для количественного анализа фитопланктона объемом 1.5 л концентрировались под избыточным давлением на мембранных фильтрах Sartorius (размер пор 1.2 мкм). Образцы для качественного анализа отбирались сетью Апштейна (ткань Sefar Nitex с ячейкой 30 мкм). Изучение альгологического материала выполнялось на микроскопе Olympus BH2. Подсчет клеток проводился на камере Нахотта объемом 0.01 см<sup>3</sup>.

**Материалы химико-аналитических работ.** Биохимическое потребление кислорода (БПК<sub>5</sub>) определялось на месте отбора проб. Оценка концентрации других анализируемых гидрохимических показателей выполнялась в лаборатории. Фотометрическим методом на приборе СФ-26 определялась цветность воды, а также содержание следующих компонентов: иона аммония – с реактивом Несслера; нитрит-иона – с реактивом Грисса; нитрат-иона – с салициловой кислотой; фосфат-ионов и кремния – с молибдатом аммония; фосфора общего – с персульфатом аммония; железа общего – с сульфациловой кислотой. Содержание трудноокисляемых органических веществ по химическому потреблению кислорода (ХПК) определялось фотометрическим методом на приборе “Флюорат-02”; легкоокисляемых органических веществ (по БПК<sub>5</sub>) титриметрическим методом, основанным на йодометрическом определении.

**Данные для статистического анализа.** Анализируемый массив данных включает 102 количественные переменные, которые разделены на 3 группы. Первая объединяет косвенные показатели органического вещества в воде (цветность, ХПК, БПК<sub>5</sub>). Вторая группа – биогенные элементы (NH<sub>4</sub>, NO<sub>2</sub>, NO<sub>3</sub>, PO<sub>4</sub>, P<sub>общий</sub>, Si, Fe<sub>общий</sub>). Третья группа – показатели развития миксотрофных фитофлагеллят, такие как общее число видов и общая численность планктонных миксотрофных водорослей, а также их доля в численности и видовом богатстве фитопланктона в целом. Эта группа переменных включает также данные об объеме клетки и численности 44 видов миксотрофов, найденных в планктоне исследованных рек. Следует отметить, что всего в планктоне исследованных рек было выявлено 88 видов миксотрофов (Габышев, Габышева, 2018). Однако в соответствии с требованиями, предъявляемыми к данным, используемым в статистическом анализе, в массив включены только сведения о видах, которые были обнаружены в трех и более пунктах отбора проб. Массив данных включает 303 наблюдений. Статистический анализ выполнен в программном пакете Statistica 10.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Кластеризация и однофакторный дисперсионный анализ.** Путем кластеризации наблюдений по переменным, характеризующим численность и видовое богатство миксотрофных видов планктона, была получена категориальная переменная Cl\_3M. Результаты сравнения средних значений для трех полученных кластеров с помощью однофакторного дисперсионного анализа свидетельствуют, что максимальное различие между кластерами достигнуто по показателям “доля численности миксотрофов от общей численности планктона, %” и “число миксотрофных видов” (табл. 1).

Сравнение средних стандартизованных значений признаков по трем кластерам показало, что

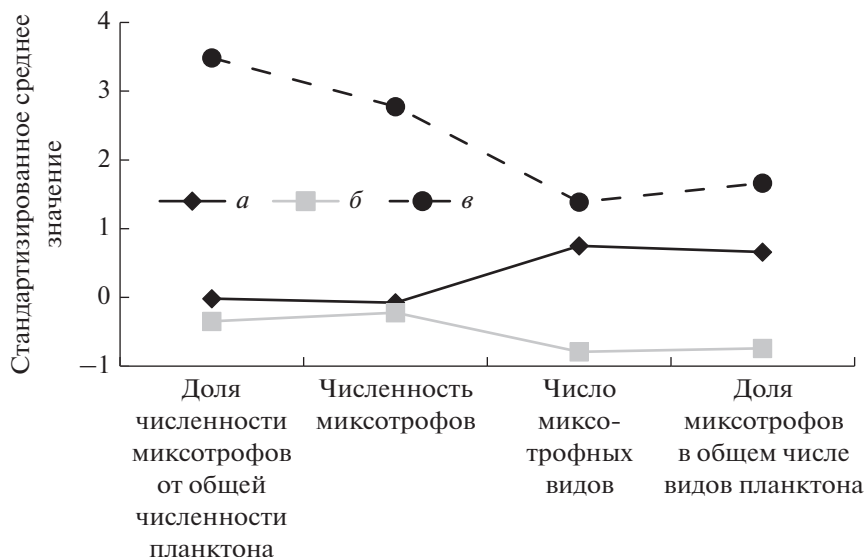


Рис. 1. Средние стандартизованные значения признаков градации CI\_3M (a – кластер 1, б – кластер 2, в – кластер 3).

наблюдения из третьего кластера переменной CI\_3M, отличаются наибольшими значениями по всем четырем признакам миксотрофов (рис. 1). Первый и второй кластеры схожи по численности миксотрофов и по ее доле в общей численности планктона, но по числу видов миксотрофов и доле миксотрофов в общем числе видов планктона, наблюдения первого кластера превышают наблюдения второго.

Третий кластер, самый богатый по видовому составу и наиболее обильный по численности миксотрофов, объединил только 16 из 303 наблюдений (рис. 2). Они локализованы, главным образом, в Колымском водохранилище и на участке р. Колымы ниже его плотины. Отдельные наблюдения этого кластера относятся к рр. Алдан, Чара, Олекма, Анабар, Оленек и Индигирка в устьях ряда притоков этих рек.

Первый и второй кластеры объединили остальную часть наблюдений, которые распределились между двумя градациями достаточно равномерно (рис. 2). Первый кластер, характеризующийся значительным видовым богатством миксотрофов, включил 133 наблюдений и локализован преимущественно в арктических реках, главным образом в их низовьях, а также на р. Вилюй. Второй кластер, отличающийся наименьшими значениями по всем признакам миксотрофов, локализован преимущественно в реках центральной и южной части региона, а также, главным образом, на верхних участках арктических рек.

**Канонический корреляционный анализ.** Методом канонических корреляций была оценена связь между показателями развития миксотрофных фитофлагеллят (92 показателя, далее набор переменных MIXOTR) и концентрацией органики и биоге-

нов (9 переменных, далее набор ORGNUTR). Для первого (наиболее информативного) из 9 рассчитанных канонических коэффициентов, корреляция между двумя наборами переменных, скорректированная на объем наблюдений, составила  $R = 0.78$  (при  $p < 0.0001$ ). Максимальный модуль стандартизованных коэффициентов связи между признаками набора ORGNUTR и первой, наибо-

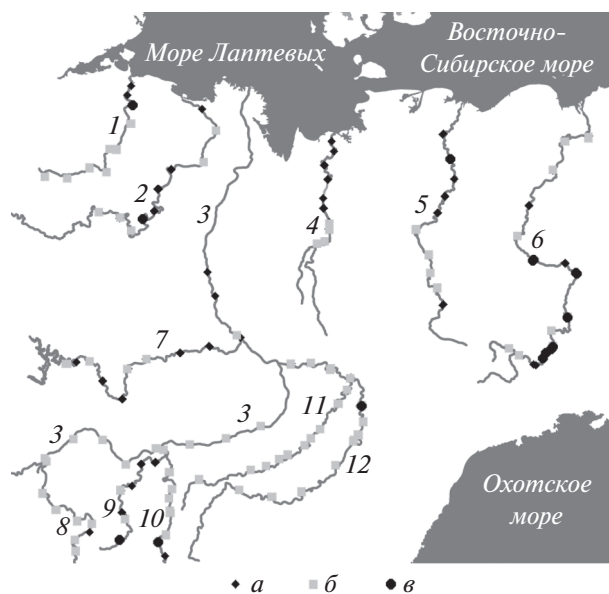


Рис. 2. Наблюдения, классифицированные по градации CI\_3M (a – кластер 1, б – кластер 2, в – кластер 3; номерами отмечены реки: 1 – Анабар, 2 – Оленёк, 3 – Лена, 4 – Яна, 5 – Индигирка, 6 – Колыма, 7 – Вилюй, 8 – Витим, 9 – Чара, 10 – Олёкма, 11 – Амга, 12 – Алдан).

**Таблица 2.** Нормализованные канонические коэффициенты для оси ORGNUTR1, рассчитанные при поиске связи между показателями развития миксотрофов и содержанием органических и биогенных веществ

Наименование признака	Вес признака в оси ORGNUTR1
NH <sub>4</sub> , мг/л	0.95
Fe <sub>общ</sub> , мг/л	-0.33
ХПК, мг/л	0.27
Si, мг/л	-0.26
PO <sub>4</sub> , мкг/л	-0.18
NO <sub>3</sub> , мг/л	-0.13
P <sub>общ</sub> , мкг/л	0.12
БПК <sub>5</sub> , мг/л	0.04
NO <sub>2</sub> , мкг/л	0.04

лее информативной канонической осью, принадлежит переменной “концентрация ионов аммония” (табл. 2).

Канонические веса в оси показателей развития миксотрофов (MIXOTR) распределены между большим количеством переменных, причем максимальный вес имеют параметры трех планктонных видов, представителей золотистых и эвгленовых водорослей (табл. 3).

Таким образом, показатели развития некоторых миксотрофных видов проявляют зависимость от концентрации ионов аммония в воде. При этом численность этих видов положительно связана с увеличением содержания аммонийного азота, а объем клеток – отрицательно.

Показатели содержания в воде органических веществ, выраженные в канонических коэффициентах, не имели значительных весов на преды-

дущей стадии канонического анализа. Для того чтобы определить их связь с показателями развития миксотрофов и отделить при этом воздействие на анализ более мощных факторов (показателей содержания биогенных веществ), на второй стадии канонического анализа был сформирован ограниченный набор признаков. В набор ORGMAT были включены косвенные показатели наличия в речных водах органических веществ, а в набор MIXOTR – параметры развития миксотрофных видов планктона. Для первого канонического корня корреляция между двумя наборами признаков, скорректированная на объем наблюдений, составила  $R = 0.67$  (при  $p < 0.0001$ ).

В канонической оси ORGMAT1 максимальный вес нормализованных коэффициентов приходится на переменную “ХПК” (табл. 4).

По оси миксотрофов канонические веса распределены между несколькими переменными, наибольшие приходятся на показатели развития четырех видов из отделов золотистых, эвгленовых и динофитовых водорослей (табл. 5). Причем численность имеет прямую связь с концентрацией органических веществ, а объем клетки – обратную. Таким образом, с ростом концентрации в речных водах органики, численность этих видов повышается, а размеры уменьшаются.

**Пошаговый дискриминантный анализ.** В качестве группирующих признаков были использованы кластеры категориальной переменной Cl\_3M. Ранжирование модуля стандартизованных коэффициентов для полученных нами дискриминантных осей показало, что у первой оси максимальный вес характерен для переменной “азот аммонийный”, “железо общее”, “фосфор общий”, а для второй оси – “ХПК” (табл. 6). Уровень значимости по всем предикторам подтверждает пригодность полученных результатов для анализа.

**Таблица 3.** Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси MIXOTR1, рассчитанные при поиске связи между показателями развития миксотрофов (набор переменных MIXOTR) и содержанием органических и биогенных веществ (набор ORGNUTR)

Наименование признака	Вес признака в оси MIXOTR1
Численность, кл/л ( <i>Epiyxis tabellariae</i> (Lemmermann) G.M.Smith)	2.08
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Epiyxis tabellariae</i> (Lemmermann) G.M.Smith)	-2.01
Численность, кл/л ( <i>Trachelomonas planctonica f. oblonga</i> (Drezepolski) T.G. Popova)	1.73
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Trachelomonas planctonica f. oblonga</i> (Drezepolski) T.G. Popova)	-1.72
Численность, кл/л ( <i>Euglena texta</i> (Dujardin) Hübner)	1.34
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Euglena texta</i> (Dujardin) Hübner)	-1.33
Численность, кл/л ( <i>Ceratium hirundinella f. piburgense</i> (Zederbauer) Bachmann)	0.87
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Ceratium hirundinella f. piburgense</i> (Zederbauer) Bachmann)	-0.74
Численность, кл/л ( <i>Mallomonas horrida</i> Schiller)	0.59

**Таблица 4.** Нормализованные канонические коэффициенты для оси ORGMAT1, рассчитанные при поиске связи между показателями развития миксотрофов и содержанием органических веществ

Наименование признака	Вес признака в оси ORGMAT1
ХПК, мг/л	1.00
БПК <sub>5</sub> , мг/л	-0.01

Распределение наблюдений массива по классам градации CI\_3M в полученных дискриминантных осях свидетельствует, что четкой их локализации нет ни по одной из осей (рис. 3). Следовательно, связь между признаками хоть и является статистически значимой, она не достаточно сильная. Однако видно, что наблюдения первого и третьего “миксотрофных” кластеров смещены вправо относительно вертикали, проведенной через отметку “0” на первой оси “биогенов”. А по второй оси “органики” в верхнюю часть графика смещены наблюдения третьего кластера.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Кластеры градации CI\_3M наиболее сильно отличаются друг от друга по доле фитофлагеллят в общей численности фитопланктона и по числу видов фитофлагеллят. Полученные кластеры хорошо взаимно локализованы географически. Самый богатый по видовому составу и численности миксотрофов кластер объединяет лишь 5% пунктов наблюдений, большая часть из которых приурочена к Колымскому водохранилищу. Кластер, характеризующийся значительным видовым богатством миксотрофов при невысокой их числен-

ности, локализован преимущественно в низовьях рек, впадающих в Северный Ледовитый океан. Результаты дискриминантного анализа свидетельствуют, что из биогенных веществ наиболее сильную связь с развитием миксотрофов проявили ионы аммония, железо общее и фосфор общий, а из косвенных показателей органического вещества – ХПК. Анализ показал, что наличие биогенных веществ больше влияет на численность миксотрофов, а число видов теснее связано с концентрацией органических веществ.

Результаты канонического корреляционно-го анализа показали, что повышение концентрации ионов аммония в воде проявляет сильную связь с увеличением численности ряда миксотрофных видов, представителей отделов золотистых, эвгленовых и динофитовых водорослей. При этом объем клеток большинства этих видов снижается. Показано также, что с ростом концентрации в речных водах органики (по показателю ХПК), численность ряда видов повышается, а объем их клеток уменьшается. Таким образом, на развитие планктонных миксотрофов исследованных рек оказывают влияние, как концентрация органических веществ, так и содержание некоторых биогенов, что связано с наличием у миксотрофов обоих типов обмена веществ – ауто- и гетеротрофного. Способность миксотрофов к переходу от одного типа обмена к другому связывают с действием дефицита одного из компонентов питания – неорганических питательных веществ, или растворенной органики (Olrik, 1998). Известно также, что при повышении концентрации органических веществ возможно повышение обилия миксотрофных фитофлагеллят и усиление их роли в сообществе (Sládečeková, Sládeček, 1993; Сафонова, 1987; Корнева, 1999, 2015; Горюнова, 2006; Rosowski, 2003). Нами установлено, что чис-

**Таблица 5.** Максимальные нормализованные канонические коэффициенты для оси MIXOTR1, рассчитанные при поиске связи между показателями развития миксотрофов (набор переменных MIXOTR) и содержанием органических веществ (набор ORGMAT)

Наименование признака	Вес признака в оси MIXOTR1
Численность, кл/л ( <i>Epiyxis tabellariae</i> (Lemmermann) G.M.Smith)	3.81
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Epiyxis tabellariae</i> (Lemmermann) G.M.Smith)	-3.64
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Trachelomonas planctonica f. oblonga</i> (Drezepolski) T.G.Popova)	-1.16
Численность, кл/л ( <i>Trachelomonas planctonica f. oblonga</i> (Drezepolski) T.G.Popova)	1.13
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Euglena texta</i> (Dujardin) Hübner)	-0.86
Численность, кл/л ( <i>Euglena texta</i> (Dujardin) Hübner)	0.76
Численность, кл/л ( <i>Ceratium hirundinella f. piburgense</i> (Zederbauer) Bachmann)	0.74
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Ceratium hirundinella f. piburgense</i> (Zederbauer) Bachmann)	-0.70
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Kephyrion limneticum</i> (D.K.Hilliard) Starmach)	-0.64
Объем клетки, мкм <sup>3</sup> ( <i>Lepocinclis ovum</i> (Ehrenberg) Lemmermann)	-0.42

**Таблица 6.** Предикторы, вошедшие в модель дискриминантной функции для градации Cl\_3M

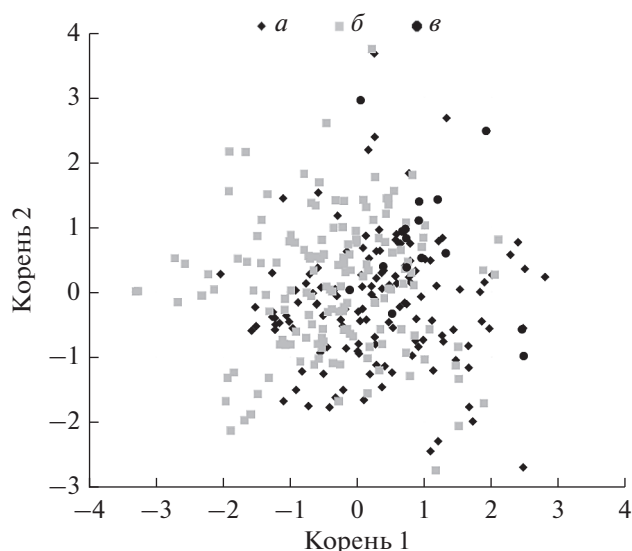
Предиктор	Стандартизованные коэффициенты канонических переменных		Уровень значимости (p)
	Корень 1	Корень 2	
Цветность, град.	-0.091	0.374	0.0000
NH <sub>4</sub> , мг/л	0.647	-0.604	0.0000
NO <sub>2</sub> , мкг/л	0.162	-0.662	0.0000
NO <sub>3</sub> , мг/л	0.154	-0.393	0.0000
PO <sub>4</sub> , мкг/л	0.216	-0.291	0.0000
P <sub>общ</sub> , мкг/л	0.585	-0.517	0.0047
Si, мг/л	0.389	0.002	0.0000
Fe <sub>общ</sub> , мг/л	0.594	0.396	0.0000
ХПК, мг/л	-0.505	1.064	0.0000
БПК <sub>5</sub> , мг/л	-0.123	0.079	0.0000

ленность ряда видов миксотрофов возрастает, не только с ростом концентрации органики, но и при увеличении содержания в воде биогенов. Это, очевидно, объясняется данными о том, что повышение содержания неорганических питательных веществ приводит к снижению роли гетеротрофного типа питания у ряда миксотрофов, но может и не оказывать влияния на их обилие, а иногда приводит и к увеличению их численности (Arenovski, 1994).

Выявленная нами закономерность в снижении объема клеток ряда миксотрофных видов, которая была отмечена как при увеличении концентрации в воде биогенов, так и с увеличением со-

держания органических веществ, вероятно, связана со стратегией питания этих представителей речного планктона. Рядом исследователей было отмечено, что микроорганизмы малого и среднего размера чаще являются фотоавтотрофными и миксотрофными (Jones, 2000; Flynn *et al.*, 2013; Andersen *et al.*, 2016; Chakraborty *et al.*, 2017). Эту закономерность объясняют влиянием размера планктона на эффективность использования клеткой света и на степень поглощения растворенных веществ (Andersen *et al.*, 2016). С увеличением размера клетки производство углерода при фотосинтезе уменьшается из-за самозатенения хлоропластов (Morel, Bricaud 1981; Falkowski *et al.*, 1985), а поглощение растворенной органики или биогенных веществ уменьшается из-за ограничения процесса диффузии (Marañón, 2015). Таким образом, как фототрофия, так и миксотрофия становятся менее эффективными с увеличением размера планктона.

Таксономическая и ценотическая структура сообществ миксотрофного планктона крупных рек Восточной Сибири связана с имеющимся градиентом концентрации растворенных органических и биогенных соединений. Построенная модель пространственного распределения миксотрофных фитофлагеллят позволила определить, что их наибольшее видовое богатство характерно для низовьев рек впадающих в Северный Ледовитый океан, а максимальной общей численности миксотрофы достигают преимущественно в акватории Колымского водохранилища. Размерные характеристики ряда миксотрофных видов также могут определяться их стратегией питания и отношением к концентрации органики и биогенов. Наиболее сильную связь с показателями развития миксотрофных фитофлагеллят проявили



**Рис. 3.** Диаграмма рассеяния наблюдений градации Cl\_3M в двух дискриминантных осях (a – кластер 1, б – кластер 2, в – кластер 3).

такие показатели, как концентрация ионов аммония, железа общего, фосфора общего и ХПК.

Важно отметить, что речной планктон представляет собой сложную динамическую систему, при ее моделировании крайне трудно учесть все факторы. Некоторые из построенных нами статистических моделей указывают на то, что хотя связи между развитием миксотрофов и концентрацией органических и биогенных соединений значимы, но не достаточно отчетливы. Поэтому очевиден вывод о том, что на развитие миксотрофов оказывают влияние также и некие другие факторы среды. Задача по определению этих факторов должна стать целью будущих исследований в этом направлении.

**Финансирование.** Работа выполнена в рамках Госзадания ИБПК СО РАН по теме “Растительный покров криолитозоны таежной Якутии: биоразнообразие, средообразующие функции, охрана и рациональное использование” (0297-2021-0023; регистрационный номер АААА-А21-121012190038-0).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Габышев В.А., Габышева О.И.* Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири. Новосибирск: Изд. АНС “СибАК”, 2018. 416 с.
- Горюнова С.В.* Закономерности процесса антропогенной деградации водных объектов: Автореф. дис. докт. биол. наук. М.: МГУ. 2006. 49 с.
- Корнева Л.Г.* Сукцессия фитопланктона // Экология фитопланктона Рыбинского водохранилища. Тольятти: Самарский науч. центр, 1999. С. 89–148.
- Корнева Л.Г.* Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги. Кострома: Костромской печатный дом, 2015. 284 с.
- Сафонова Т.А.* Эвгленовые водоросли Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1987. 192 с.
- Andersen K.H., Berge T., Goncalves R.J., Hartvig M., Heuschele J., Hylander S., Jacobsen N.S., Lindemann C., Martens E.A., Neuheimer A.B., Olsson K., Palacz A., Prowe A.E.F., Sainmont J., Traving S.J., Visser A.W., Wadhwa N., Kiorboe T.* Characteristic sizes of life in the oceans, from bacteria to whales // *Ann. Rev. Marine Sci.* 2016. V. 8. P. 217–241. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-034144>
- Arenovski A.L.* The distribution, abundance and ecology of mixotrophic algae in marine and freshwater plankton communities: Thesis. 1994. <https://doi.org/10.1575/1912/5582>
- Bondarenko N.A., Logacheva N.F.* Structural changes in phytoplankton of the littoral zone of lake Baikal // *Hydrobiol. J.* 2017. V. 53. P. 16–24. <https://doi.org/10.1615/HydrobJ.v53.i2.20>
- Chakraborty S., Nielsen L.T., Andersen K.H.* Trophic strategies of unicellular plankton // *Amer. Naturalist.* 2017. V. 189. P. 77–90. <https://doi.org/10.1086/690764>
- Dai C.-J., He J.-F., Wang G.-Z., Li S.-J.* A review of ecological research on mixotrophic plankton // *Acta Ecol. Sinica.* 2005. V. 25. P. 2399–2405.
- Dittmar T., Kattner G.* The biogeochemistry of the river and shelf ecosystem of the Arctic Ocean: a review // *Marine Chemistry.* 2003. V. 83. P. 103–120. [https://doi.org/10.1016/S0304-4203\(03\)00105-1](https://doi.org/10.1016/S0304-4203(03)00105-1)
- Falkowski P.G., Gan R., Wyman K.* Growth-irradiance relationships in phytoplankton // *Limnology and Oceanography.* 1985. V. 30. P. 311–321. <https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.2.0311>
- Flynn K.J., Stoecker D.K., Mitra A., Raven J.A., Glibert P.M., Hansen P.J., Granéli E., Burkholder J.M.* Misuse of the phytoplankton – zooplankton dichotomy: the need to assign organisms as mixotrophs within plankton functional types // *J. Plankton Res.* 2013. V. 35. P. 3–11. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs062>
- Gerea M., Saad J.F., Izaguirre I., Queimaliños C., Gasol J.M., Unrein F.* Presence, abundance and bacterivory of the mixotrophic algae *Pseudopedinella* (Dictyochophyceae) in freshwater environments // *Aquatic Microb. Ecol.* 2016. V. 76. P. 219–232. <https://doi.org/10.3354/ame01780>
- Jones R.I.* Mixotrophy in planktonic protists: an overview // *Freshwater Biology.* 2000. V. 45. I. 2. P. 219–226. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00672.x>
- Marañón E.* Cell size as a key determinant of phytoplankton metabolism and community structure // *Ann. Rev. Marine Sci.* 2015. V. 7. P. 241–264. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010814-015955>
- Morel A., Bricaud A.* Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton // *Deep. Sea Res. Part A, Oceanographic Res. Papers.* 1981. V. 28. P. 1375–1393. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0198-0149\(81\)90039-x](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0198-0149(81)90039-x)
- Olrik K.* Ecology of mixotrophic flagellates with special reference to Chrysophyceae in Danish lakes // *Hydrobiologia.* 1998. V. 369–370. P. 329–338. [https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9\\_28](https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-94-017-2668-9_28)
- Olrik K.* Ecology of *Peridinium willei* and *P. volzii* (Dinophyceae) in Danish lakes // *Nordic J. Botany.* 1992. V. 12. P. 557–568. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.1992.tb01834.x>
- Rosowski J.* Photosynthetic euglenoids / *Freshwater Algae of North America. Ecology and Classification.* Elsevier Sc.: Academic Press, 2003. P. 383–422.
- Rothhaupt K.O.* Nutrient turnover by freshwater bacterivorous flagellates: differences between a heterotrophic and a mixotrophic chrysophyte // *Aquatic Microb. Ecol.* 1997. V. 12. P. 65–70. <https://doi.org/10.3354/ame012065>

- Schoonhoven E.* // Ecophysiology of mixotrophs. 2000. P. 1–35.
- Sládečková A., Sládeček V.* Bioindication within the aquatic environment // *Acta Univ. Carolinae. Environ.* 1993. V. 7. P. 3–69.
- Smith L.C., MacDonald G.M., Velichko A.A., Beilman D.W., Borisova O.K., Frey K.E., Kremenetski K.V., Sheng Y.* Siberian peatlands a net carbon sink and global methane source since the early Holocene // *Science.* 2004. V. 303. P. 353–356.  
<https://doi.org/10.1126/science.1090553>
- Stoecker D.K.* Conceptual models of mixotrophy in planktonic protists and some ecological and evolutionary implications // *Eur. J. Protistology.* 1998. V. 34. P. 281–290. [https://doi.org/10.1016/s0932-4739\(98\)80055-2](https://doi.org/10.1016/s0932-4739(98)80055-2)
- Vincent W., Goldman C.* Evidence for algal heterotrophy in Lake Tahoe, California-Nevada // *Limnology and Oceanography.* 1980. V. 25. P. 89–99.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1980.25.1.0089>

## Effect of the Concentration Gradient of Organic Matter and Nutrients on the Spatial Structure of Mixotrophic Phytoplankton of Large East Siberian Rivers

V. A. Gabyshev<sup>1, #</sup> and O. I. Gabysheva<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Institute for Biological Problems of Cryolithozone Siberian Branch of RAS, Lenin av., 41, Yakutsk, 677980 Russia*

<sup>#</sup>*e-mail: v.a.gabyshev@yandex.ru*

Using the methods of multivariate statistics, it was determined that the greatest species richness of mixotrophic river plankton in the studied region is characterized the lower reaches of the Arctic rivers, and the maximum total density of mixotrophs is reached in the Kolyma reservoir. It was found that among complex of nutrients ammonium ions, total iron and total phosphorus had the strongest impact on the mixotrophs, and among the indices of organic matter – chemical oxygen consumption. It is shown that the concentration of nutrients is more closely related to the total density of mixotrophs, and the content of organic matter is more closely related to the total number of species. The revealed dependence of the cell size of a number of mixotrophic species on the content of dissolved organic matter and nutrients is due to their feeding strategy.

*Keywords:* mixotrophic plankton, river waters, nutrients, organic matter, concentration gradient, East Siberian Rivers