

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Неспецифическая адаптационная реакция байкальского фитопланктона в ответ на антропогенную нагрузку

А.А. Никонова , С.С. Воробьева

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия
 alenaxis@list.ru

Аннотация. Представлены первые результаты по изучению окислительного стресса фитопланктона из озера Байкал и его адаптивных свойств к изменению среды обитания в условиях повышенной антропогенной нагрузки. Анализ фитопланктона, отобранного в поверхностном слое воды (~0.3 м) на прибрежной (глубина 5 м, расстояние от берега 10 м) и пелагической станциях (глубина 543 м, расстояние от берега 1000 м), показал смену доминирующих видов с февраля по июнь 2021 г. В феврале доминировали динофитовые (~40 %), диатомовые (до 33 %) и зеленые (до 12 %) водоросли с низкой биомассой – 100 мг/м³. В марте преобладали золотистые (до 50 %), криптофитовые (до 40 %) и динофитовые (до 30 %) (биомасса 160–270 мг/м³). В апреле наблюдалось увеличение биомассы до 700–3100 мг/м³ с доминированием крупноклеточных динофитовых (до 99 %), золотистых (до 50 %) и криптофитовых (до 35 %) водорослей. К концу первой декады мая доля динофитовых снизилась и увеличилась доля золотистых. Уровень развития диатомовых повышался во второй декаде мая до ~26–38 % при минимальной биомассе фитопланктона (13–30 мг/м³). К июню доля диатомовых в пробах достигала 44–75 % при биомассе 60–550 мг/м³. Окислительный стресс фитопланктона как неспецифическую адаптационную реакцию на длительное, интенсивное либо повторяющееся воздействие стресс-фактора оценивали по содержанию в пробах веществ, вступающих в реакцию с тиобарбитуровой кислотой. Среднее содержание данных веществ – маркеров перекисного окисления липидов – было оценено спектрофотометрически. Окислительный стресс фитопланктона выявлен только в период доминирования в пробах диатомовых водорослей. Это может быть объяснено лучшей адаптацией водорослей других отделов к стресс-фактору. Содержание маркеров перекисного окисления липидов в прибрежном фитопланктоне, отобранном вблизи населенного пункта и крупного туристического центра пос. Листвянка, составило от 100 до 500 мкг/г сухой массы пробы. В 2016 и 2018 гг. в период массового развития диатомовых водорослей обнаружен окислительный стресс фитопланктона вблизи крупных населенных пунктов. В фитопланктоне глубоководных пелагических станций, максимально удаленных от населенных пунктов, стресс не найден. С помощью метода газовой хроматографии показано более низкое (до 15 %) содержание полиненасыщенных жирных кислот в планктоне, характеризующем наличием стресса. Это свидетельствует о повреждении мембран клеток. Повышенное содержание анионных синтетических поверхностно-активных веществ, а именно алкилбензолсульфонатов натрия, являющихся компонентами моющих средств и вызывающих окислительный стресс гидробионтов, обнаружено в поверхностной воде оз. Байкал (до 30 ± 4 мкг/дм³). Наличие данных соединений в водной экосистеме может приводить к истощению ресурсов фитопланктона, нарушению гомеостаза, стрессу, патологическим изменениям и перестройкам планктонного сообщества. Ключевые слова: Байкал; окислительный стресс фитопланктона; стресс диатомовых; алкилбензолсульфонаты; тиобарбитуровая кислота; адаптационная реакция фитопланктона.

Для цитирования: Никонова А.А., Воробьева С.С. Неспецифическая адаптационная реакция байкальского фитопланктона в ответ на антропогенную нагрузку. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(5):467-476. DOI 10.18699/VJGB-22-57

Nonspecific response of Lake Baikal phytoplankton to anthropogenic impact

A.A. Nikonova , S.S. Vorobyeva

Limnological Institute of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia
 alenaxis@list.ru

Abstract. In this study, we present the first results on oxidation stress in Lake Baikal phytoplankton and its adaptation to environmental changes under anthropogenic impact. As was shown, the changing of the dominant species of phytoplankton collected from the surface water layer (~0.3 m) took place from February to June 2021. Phytoplankton were collected at a nearshore station (a littoral station at a distance of ~0.01 km from the shoreline, depth to bottom is ~5 m) and an offshore station (a pelagic station at a distance of ~1 km from the shoreline, depth to bottom is ~543 m). In February, dinoflagellates were dominant (~40 %) as well as diatoms (≤33 %) and green algae (≤12 %). Their biomass was 100 mg·m⁻³. In March, chrysophytes were dominant (up to 50 %) as well as cryptophytes (≤43 %) and dinoflagellates (≤30 %). Their biomass was 160–270 mg·m⁻³. In April, biomass increased up to 700–3100 mg·m⁻³ with the dominance of

large cell dinoflagellates (up to 99 %), chrysophytes (up to 50 %), and cryptophytes (up to 35 %). By the end of the first decade of May, the percentage of dinoflagellates decreased and that of cryptophytes increased. In the second decade of May, the percentage of diatoms increased up to ~26–38 % but phytoplankton biomass was minimal (13–30 mg·m⁻³). By June, the percentage of diatoms in the samples reached 44–75 % at 60–550 mg·m⁻³. The oxidation stress of phytoplankton as a nonspecific adaptive response to a prolonged, intensive, or recurrent effect of a stress factor was estimated from the content of thiobarbituric acid reactive substances (TBARS). The mean content of these substances (markers of the lipid peroxidation) was determined spectrophotometrically. The oxidation stress of phytoplankton was revealed only when diatom algae dominated. It can be explained by adaptation of algae of other classes to the stress factor. The content of the lipid peroxidation markers in the coastal phytoplankton collected close to the settlement of Listvyanka known as a large touristic center was estimated from 100 to 500 µg·g⁻¹ of dry weight of sample. During the period of diatom blooming in 2016 and 2018, oxidation stress of phytoplankton collected near large settlements was found. In phytoplankton from deep-water pelagic stations most remote from settlements, stress was not revealed. Using the method of gas chromatography, we showed a lower (up to 15 %) content of polyunsaturated fatty acids in phytoplankton characterized by stress occurrence. This confirms cell membrane damages. In Lake Baikal surface water, we found a higher content of synthetic anionic surfactants (sodium alkylbenzene sulfonates), which are components of detergents and cause oxidation stress of hydrobionts (up to 30 ± 4 µg·L⁻¹). The presence of these substances in a water ecosystem can result in exhausting of phytoplankton cell resources, homeostasis imbalance, stress, pathological changes, and rearrangements in phytoplankton assemblage.

Key words: Baikal; phytoplankton oxidation stress; stress response in diatoms; alkylbenzene sulfonates; TBARS, adaption of phytoplankton.

For citation: Nikonova A.A., Vorobyeva S.S. Nonspecific response of Lake Baikal phytoplankton to anthropogenic impact. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(5):467-476. DOI 10.18699/VJGB-22-57

Введение

При действии внешних факторов на живую клетку и организм в целом развивается комплекс неспецифических и специфических адаптационных реакций. Неспецифические адаптационные реакции организма, или стресс, являются откликом системы на чрезвычайные непривычные раздражители и позволяют оценить масштаб воздействия тех или иных стрессовых факторов. Адаптивный механизм в данном случае подразумевает активацию систем организма, противодействующих стресс-фактору и поддерживающих гомеостаз и динамическое равновесие организма с внешней средой. Сила воздействия химических стресс-факторов на клетку определяется, с одной стороны, характеристиками этих факторов (концентрация и физико-химические свойства молекул), с другой – индивидуальной реакцией субъектов экосистемы, их адаптационными возможностями и ресурсами. При длительном, повторяющемся либо интенсивном воздействии может наступить срыв приспособительных реакций организма. Это ведет к исчерпанию ресурсов, нарушению гомеостаза, состоянию дистресса и патологическим изменениям (Порядин, 2009).

Поступление в водоемы ксенобиотиков, к воздействию которых не выработаны устойчивые адаптационные механизмы, стало острой проблемой нынешнего века. Одни из наиболее распространенных стойких микрополлютантов водных экосистем – полициклические ароматические углеводороды (ПАУ) (Vega-López et al., 2013) и тяжелые металлы (Srivastava et al., 2006). К макрополлютантам отнесены анионные синтетические поверхностно-активные вещества (АСПАВ), а именно алкилбензолсульфонаты (Lewis, 1991; Jorgensen, Christoffersen, 2000). Все эти соединения объединяет их способность вызывать окислительный стресс и гипоксию на уровне клетки и организма в целом.

Индикатором окислительного стресса как неспецифической адаптационной реакции организма служит актив-

ность ферментов-индикаторов супероксиддисмутазы, каталазы и глутатионпероксидазы, возрастающая при начальных или незначительных стрессовых состояниях. При длительном или интенсивном воздействии стресс-фактора ферментный механизм может блокироваться, вызывая заболевание организма и его гибель. Другими индикаторами окислительного стресса являются альдегиды, в том числе малоновый диальдегид, образование которых обусловлено повреждением липидов клеточных мембран активными формами кислорода (перекисное окисление липидов) (Marnett, 1999; Hampel et al., 2008; Goncalves et al., 2017; Zhou et al., 2018; Nikonova et al., 2022).

Микроорганизмы водных экосистем, например фитопланктон, снабжены возможностью активации защитных систем: гормональной, адениннуклеотидной, простагландиновой и антиоксидантной. Последняя наиболее изучена и позволяет противостоять влиянию природных физико-химических факторов, хотя не всегда справляется с воздействием ксенобиотиков (Karthikeyan et al., 2013). Фитопланктон крайне чувствителен к изменениям условий окружающей среды, от его благополучия зависит состояние всей экосистемы.

Особое внимание следует уделить диатомовым водорослям, которые являются прекрасными индикаторами качества вод и используются при биомониторинге тяжелых металлов и органических загрязнителей – нефтяных и полиароматических углеводородов, пестицидов, полихлорированных бифенилов (ПХБ) и АСПАВ (Datta et al., 2019). Это связано с тем, что диатомеи обитают во всех водных экосистемах. Несмотря на широкий спектр видов, многие из них встречаются в различных типах водоемов и распространены по всему земному шару, что позволяет проводить сравнительный анализ результатов. Диатомовые водоросли быстро отвечают как на краткосрочные, так и на продолжительные физико-химические изменения окружающей среды (Dixit et al., 1992). Разные

виды диатомей обладают различной чувствительностью к тем или иным изменениям (Datta et al., 2019), таким как эвтрофикация (*Eunotia* sp., *Diatoma vulgare*, *Gomphonopsis herculeana*, *Achnantheidium* sp., *Achnanthes subhudsonis* var. *kraeuselii*), колебания электропроводности (*Fragilaria ulna* var. *acus* (Kütz.) Lange-Bert.), загрязнение органическими соединениями (*Nitzschia palea*, *Nitzschia fonticola*) и тяжелыми металлами (*Fragilaria capucina*, *Achnantheidium minutissimum*), изменение pH среды (*Eunotia* sp., *Pinnularia* sp., *Eunotia exigua*, *Gomphonema angustum*, *Amphora veneta*, *Gomphonema rautenbachiae*), скорость течения (*Melosira* sp., *Cocconeis* sp.), поступление осадочного материала (*Navicula* sp., *Nitzschia* sp., *Surirella* sp.), концентрация нутриентов азота (*Gomphonema parvulum*, *Eolimna minima*, *Nitzschia palea*) и фосфора (*Gomphonopsis herculeana*, *Achnantheidium* sp., *Achnanthes subhudsonis* var. *kraeuselii*, *Luticola goeppertiana*, *Navicula recens*, *Nitzschia inconspicua*, *Nitzschia palea*, *Rhopalodia* sp., *Eunotia* sp.) и др.

Озеро Байкал – самое глубокое и самое древнее рифтовое озеро, содержащее 23 615.39 км³ ультрапресной воды с общей минерализацией 96–98 мг/л. Строение его котловины таково, что при площади поверхности 32822 км² на долю литорали приходится всего ~3.4 %. Литораль сосредоточивает максимальное биоразнообразие видов (>98 %) с биомассой ~100–620 кг/га на глубинах менее 4–70 м. Фитопланктон населяет литораль и пелагиаль озера вплоть до глубин ~750 м при его максимальной численности в фотической зоне с глубинами до 60–120 м и в зоне максимального ветрового перемешивания – до 200–300 м. Первичная продукция фитопланктона в весенний период достигает 160 т/га (Вотинцев и др., 1975; Nikonova et al., 2022). В водной толще озера зарегистрировано около 200 видов планктонных водорослей, из них свыше 50 – это диатомовые (Вотинцев и др., 1975; Байкаловедение, 2012), на долю которых приходится 50–90 % всей биомассы фитопланктона (Popovskaya et al., 2015). Литораль по сравнению с пелагиалью в большей степени подвергается неблагоприятному воздействию человека. Уже с 2000 г. отмечаются изменения в составе прибрежного фитопланктона (Bondarenko, Logacheva, 2017), в 2019 г. впервые обнаружен его окислительный стресс, причины которого пока однозначно не установлены (Nikonova et al., 2022).

Целью нашего исследования была оценка неспецифической адаптационной реакции фитопланктона оз. Байкал в ответ на антропогенную нагрузку и оценка возможности его использования в качестве биоиндикатора.

Материалы и методы

Отбор проб воды для оценки состава фитопланктона. Были выбраны три типа станций: прибрежные станции (глубина до дна не более 30 м); ближняя пелагиаль (расстояние от берега до 1–3 км); центральные станции (расстояние от берега до 10–30 км, одинаковое до восточного и западного берега).

Отбор осуществляли в подледный период (третья декада февраля – первая декада мая) и в открытый период (третья декада мая – первая декада июня) в 2021 г. Систематический отбор проб фитопланктона в поверхностной воде (до 0.5 м) проводили на прибрежной (глубина до дна

5 м, расстояние от берега 10 м) и ближней пелагической (глубина до дна 543 м, расстояние от берега 1000 м) станциях. Стационарные станции были расположены в заливе Лиственничный напротив р. Сенная в южной котловине озера. Кроме того, были взяты пробы фитопланктона в трех котловинах оз. Байкал в 2016 и 2018 гг. Пробы воды объемом 1 дм³ отбирали в бутылки вместимостью 1 дм³, фиксировали раствором Утермеля (Люголя), концентрировали классическим способом осаждения клеток (Nakashizuka, Stork, 2002) в течение 10 дней в темноте при комнатной температуре. Концентрированные растворы использовали для оценки видового состава, подсчета численности и биомассы.

Отбор сетевых проб фитопланктона. С целью последующего биохимического анализа параллельно с пробами, необходимыми для идентификации фитопланктона, отбирали сетевые пробы. Для этого использовали сеть Джеди (100 мкм). Пробы со стационарных станций доставляли в лабораторию в термосах живыми и фильтровали на фильтрах из микроцеллюлозы с диаметром пор 0.45 мкм (ЗАО «Владисарт», Россия) с использованием фильтр-аппарата Duran (Duran Group, Германия). Отбор навесок биомассы на анализ маркеров перекисного окисления липидов и их анализ делали незамедлительно. Оставшуюся биомассу сразу после фильтрования помещали в пластиковые микропробирки и замораживали при –70 °С. Пробы, которые невозможно было доставить в лабораторию живыми, фильтровали и замораживали при –20 °С, затем транспортировали в лабораторию и хранили при –70 °С до анализа.

Микроскопия и оценка количественных характеристик фитопланктона. В сконцентрированной пробе фитопланктон идентифицировали с использованием светового микроскопа Amplival (Carl Zeiss, Jena) при увеличении ×800. Диагностирование видов велось согласно определителям видов (Матвиенко, Литвиенко, 1977; Starmach, 1985; Царенко, 1990; Round et al., 1990; Глезер и др., 2011). Подсчет численности (*N*, тыс. клеток/см³) проводили в камере объемом 0.1 см³ по формуле

$$N = \frac{\bar{N} \cdot 10 \cdot V_2 \cdot 1000}{V_1 + V_2},$$

где \bar{N} – средняя численность в камере; V_1 – объем декантированной воды; V_2 – объем сконцентрированной пробы.

Численность клеток переводили в биомассу (*B*) с учетом индивидуальных формы, размера, объема клетки для каждого таксона (Макарова, Пичкилы, 1970; Белых и др., 2011).

Отбор проб воды для оценки концентраций АСПАВ.

Пробы поверхностной воды (до 0.5 м) из оз. Байкал объемом 0.1 дм³ с глубины ≤0.5 м отбирали с 30 мая по 18 июня 2021 г. в бутылки темного стекла вместимостью 0.1 дм³, фиксировали перегазированным этиловым спиртом (1 см³). Параллельно были взяты пробы воды для идентификации фитопланктона. Кроме того, исследовали образцы воды (30 марта–18 апреля 2021 г.) из устьев рек Сенная, Банная ручей, Крестовка, Малая Черемшанка и Большая Черемшанка, впадающих в зал. Лиственничный оз. Байкал. Воду пропускали через фильтры из микроцеллюлозы с диаметром пор 0.45 мкм (ЗАО «Владисарт») с использованием фильтр-аппарата, после чего фильтр со взвесью разрезали,

помещали в стеклянный пенициллиновый флакон (НС-3, ФО-10) вместимостью 10 см³ (далее – стеклянный флакон), добавляли 1 см³ перегнанного этилового спирта и экстрагировали в ультразвуковой ванне (УЗВ) 5 мин. Экстракт центрифугировали в пластиковых пробирках типа Eppendorf при 13 000 об/мин в течение 3 мин. Супернатант объединяли с профильтрованной пробой воды. Пробы хранили при +3 °С до анализа.

Идентификация алкилбензолсульфонатов натрия в пробах воды. Идентификацию гомологов алкилбензолсульфонатов в экстрактах проб воды, сконцентрированных на патронах с обращенно-фазовым сорбентом DSC-18 (0.5 г, Supelco, США), выполняли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) с УФ-детектированием. Как внешний стандарт был взят ГСО 8578-2004 состава алкилбензолсульфонат натрия (100 мг/см³, раствор в воде, ООО «Аналитик-Хим», Россия). Хроматографию проводили с использованием хроматографа «Милихром А-02» при 60 °С на колонке (2×75 мм) с сорбентом Nucleosil 100-5-С₁₈ (ООО «ЭкоНова», Россия). В качестве элюентов использовали 0.1 % раствор трифторуксусной кислоты (ТФУ) в дистиллированной воде (элюент А) и 0.1 % раствор ТФУ в ацетонитриле (элюент Б). Элюирование 40 % Б (300 мкл), затем градиент до 100 % Б (2000 мкл). Объем вводимой в колонку пробы 100 мкл. Детектирование вели при 224 и 230 нм.

Количественное определение АСПАВ в пробах воды из оз. Байкал и его притоков проводили спектрофотометрическим методом с метиленовым синим. Пробы объемом 50 см³ экстрагировали хлороформом согласно способу, описанному ранее (Nikonova et al., 2022), и анализировали на двухлучевом призмном спектрофотометре Cintra-20 (GBC Scientific Equipment Ltd., Австралия) с монохроматором Черни–Тернера и голографической дифракционной решеткой, что обеспечило высокую чувствительность и точность получаемых результатов. Длина оптического пути равна 1 см.

Качественный и количественный анализ жирных кислот. Для экстракции жирных кислот (ЖК) использовали смесь Фолча (хлороформ:метанол = 2:1 по объему) в УЗВ (1.2 мл × 3 × 5 мин) согласно работам, описанным ранее (Никонова и др., 2020; Nikonova et al., 2022). Добавляли воду до соотношения растворителей хлороформ:метанол:вода = 2:1:1, встряхивали, центрифугировали при 3000 об/мин. Супернатант переносили в стеклянные флаконы. Растворитель отгоняли в токе аргона досуха. Добавляли 4.5 мл 2 %-го раствора Н₂SO₄ в метаноле. Эстерификацию ЖК проводили при 55 °С в течение 1.5 ч. Метиловые эфиры ЖК (МЭЖК) из растворов экстрагировали *n*-гексаном (3 мл × 2 × 2 мин). Экстракты осушали безводным Na₂SO₄. В качестве внутреннего стандарта использовали раствор дидецилового эфира в *n*-гексане с концентрацией 1 мг/мл. Жирные кислоты (сумму свободных и эстерифицированных ЖК) анализировали методом газовой хроматографии с масс-спектрометрическим и пламенно-ионизационным детектированием на оборудовании 6890В GC System, 7000С GC/MS Triple Quad (Agilent, США) и GC-2010 Plus (Shimadzu, Япония) с колонками Optima-17MS (30 м × 0.25 мм, Macherey-Nagel, Германия).

Окислительный стресс фитопланктона оценивали по наличию в биомассе фитопланктона веществ, вступающих в реакцию с тиобарбитуровой кислотой (ТБК). Для подготовки проб массой 0.15–0.20 г использовали известный аналитический подход (Haraguchi et al., 1997; Al-Rashed et al., 2016) с модификациями (Nikonova et al., 2022). Анализ осуществляли на спектрофотометре Cintra-20.

Результаты

В фитопланктоне прибрежной (глубина 5 м, расстояние от берега 10 м) и пелагической (глубина 543 м, расстояние от берега 1000 м) стационарных станций за исследуемый период (с 23 февраля по 26 мая 2021 г.) идентифицировано 39 таксонов планктонных водорослей и 21 таксон бентосных из 20 родов. Среди планктонных выявлено: золотистых – 5 таксонов, синезеленых – 3, криптофитовых – 4, динофитовых – 7, диатомовых – 11, зеленых – 8, эвгленовых – 1 таксон. Всего отобрано 23 пробы.

За указанный период в прибрежной зоне отмечено заметное колебание биомассы планктонных водорослей – от 13.4 до 3111 мг/м³ и смена доминирующих видов. В феврале преобладали динофитовые (~40 %) *Gymnodinium baicalense* и *Peridinium baicalense*, диатомовые (до 33 %) *Synedra acus* subsp. *radians* и зеленые водоросли (до 12 %) *Monoraphidium arcuatum*. Общие показатели биомассы (102 мг/м³) и численности (100 тыс. кл/дм³) были низкими. В марте произошла смена доминант на золотистые водоросли *Dinobryon cylindricum* (25–50 %), криптофитовые *Rhodomonas pusilla* (15–36 %) и динофитовые (~30 %). Биомасса достигала 160–270 мг/м³, численность – 130–170 тыс. кл/дм³.

Максимальные значения общей биомассы (3110 мг/м³) и численности фитопланктона (1030 тыс. кл/дм³) отмечены в апреле. До третьей декады апреля доминировали динофитовые (92–99 %) *G. baicalense* и *P. baicalense*. Высокая биомасса сохранялась до конца первой декады мая (930 мг/м³) и определялась золотистыми (~63 %), криптофитовыми (~18 %), диатомовыми (~16 %).

К концу третьей декады мая биомасса снизилась до минимальных значений (13–30 мг/м³). Произошло снижение уровня развития фитопланктона и изменение структуры сообщества с преобладанием диатомовых (30–40 %) и криптофитовых водорослей (20–30 %), в отличие от золотистых (13–20 %), динофитовых (~15 %), зеленых (6–16 %).

В пелагической зоне в конце марта количественные показатели фитопланктона были невысокие: *N* = 35 тыс. кл/дм³, *B* = 93 мг/м³. Преобладали динофитовые (до 50 %), криптофитовые (до 30 %) и золотистые (до 20 %). К концу первой декады апреля доминировали динофитовые (до 90 %) *G. baicalense* и *P. baicalense* при общих значениях численности и биомассы 100 тыс. кл/дм³ и 900 мг/м³ соответственно. К середине апреля доминирующие виды сохранялись при увеличении *N* (200 тыс. кл/дм³) и *B* (1600 мг/м³).

В начале июня на стационарных станциях преобладали диатомовые водоросли (до 80 %). Подробный видовой состав байкальского фитопланктона, отобранного в зал. Лиственичный в период массового цветения диатомовых водорослей, приведен в табл. 1. Рост количественных характеристик (численности, биомассы и доли от

Таблица 1. Состав байкальского фитопланктона зал. Лиственничный (05.06.2021) и его количественные показатели – численность *N* (тыс. кл/дм³) и биомасса *B* (мг/м³)

Таксон	Станции отбора проб							
	1		2		3		4	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Отдел Chrysophyta								
<i>Dinobryon cylindricum</i>	8.3	16	23	44	0.8	1.52	7.2	14
<i>Chrysochromulina parva</i>	2.7	0.14	24	1.2	7.0	0.35	2.9	0.15
Cysts of Chrysophyta	2.4	1.2	12.2	6.1	11.2	5.6	1.5	0.75
<i>Chryso-sphaera melosira</i>	–	–	–	–	–	–	0.16	0.02
Сумма	13	17	60	51	19	7.5	12	15
Отдел Cryptophyta								
<i>Rhodomonas pusilla</i>	2.7	0.59	12	2.7	8.4	1.8	5.1	1.12
<i>Cryptomonas</i> sp. 1	5.1	14	14	40	1.7	4.8	0.96	2.7
<i>Cryptomonas</i> sp. 2	0.08	0.20	0.75	1.9	–	–	0.06	0.15
Сумма	7.9	15.1	27	45	10	6.6	6.1	4.0
Отдел Dinophyta								
<i>Gyrodinium helveticum</i>	0.53	11	0.6	12	0.56	11.2	0.40	8.0
<i>Peridinium baicalense</i>	–	–	–	–	0.16	5.6	–	–
<i>Glenodinium</i> sp. 1	0.75	1.13	0.6	0.9	1.12	1.68	1.04	1.6
<i>Glenodinium</i> sp. 2	–	–	0.3	1.1	–	–	0.40	1.4
Сумма	1.28	12	1.5	14	1.8	18.5	1.8	11
Отдел Bacillariophyta								
<i>Aulacoseira baikalensis</i>	–	–	–	–	–	–	0.04	0.6
<i>Aulacoseira islandica</i>	2.0	9.2	11	48	0.32	1.47	0.88	4.1
<i>A. islandica</i> , споры	0.15	0.6	0.45	1.8	–	–	0.28	1.12
<i>Synedra acus</i> subsp. <i>radians</i>	3.2	6.1	33	63	11.2	21	3.6	6.8
<i>Synedra ulna</i> var. <i>danica</i>	–	–	–	–	–	–	0.08	0.26
<i>Synedra ulna</i>	–	–	–	–	–	–	0.04	0.09
<i>Nitzschia graciliformis</i>	2.1	0.53	2.1	0.53	0.32	0.08	0.12	0.03
<i>Cyclotella minuta</i>	0.75	1.58	1.1	2.31	0.48	1.0	0.64	1.34
<i>Cyclotella baicalensis</i>	0.23	3.9	0.08	1.36	0.08	1.36	0.04	0.68
<i>Stephanodiscus meyeri</i>	29	15	397	199	3.1	1.56	155	78
<i>Stephanodiscus</i> sp.	0.08	0.04	–	–	–	–	0.40	0.20
<i>Asterionella formosa</i>	0.08	0.05	–	–	–	–	–	–
Сумма	38	37	444	316	16	27	161	93
Отдел Chlorophyta								
<i>Monoraphidium arcuatum</i>	0.75	0.21	12	3.4	2.8	0.78	2.2	0.62
<i>Monoraphidium contortum</i>	0.08	0.01	–	–	–	–	–	–
<i>Chlamydomonas</i> sp.	–	–	1.05	0.47	–	–	–	–
Сумма	0.8	0.2	13	3.9	2.8	0.8	2.2	0.6
Отдел Euglenophyta								
<i>Euglena</i> sp.	–	–	0.08	0.26	–	–	–	–
Сумма	–	–	0.08	0.26	–	–	–	–
Сумма всех отделов	61	81	546	429	49	60	183	123

Примечание. Станции отбора проб: 1–3 – прибрежные, 4 – пелагическая.

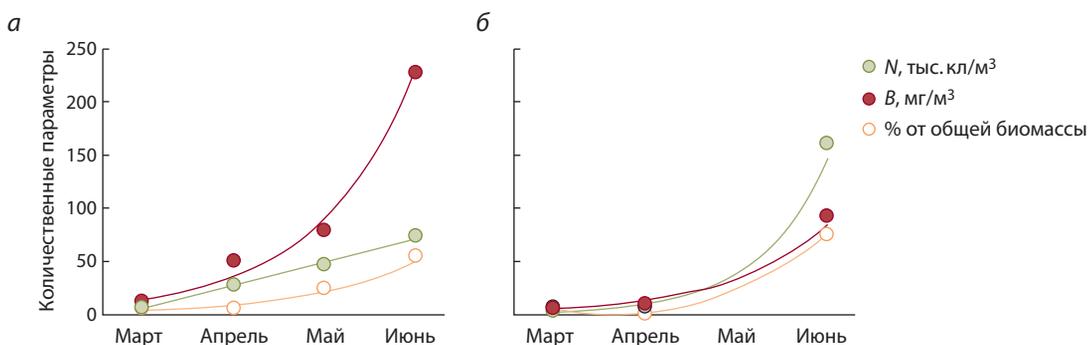


Рис. 1. Рост количественных характеристик (численности, биомассы и процентного содержания от общей биомассы) прибрежного (а) и пелагического (б) фитопланктона в 2021 г.

Таблица 2. Содержание продуктов перекисного окисления липидов (мкг/г сухой массы пробы) в пробах фитопланктона стационарных станций

Номера проб (число проб $m = 6$)	Число навесок (число членов в выборке, n)									Среднее
	1			2			3			
	x_1	x_2	x_3	x_1	x_2	x_3	x_1	x_2	x_3	
Пелагическая станция (1 км от берега, напротив р. Сенная)										
1	0	0	0	140	149	158	0	0	0	50 ± 6
2	28	39	49	0	0	0	0	0	0	12.9 ± 1.7
Прибрежная станция 1 (напротив р. Сенная, 1 км от пос. Листвянка)										
3	67	85	85	298	328	282	328	351	359	240 ± 30
4	122	142	136	60	41	60	185	163	177	121 ± 16
Прибрежная станция 2 (напротив р. Малая Черемшанка, пос. Листвянка)										
5	884	884	884	323	350	403	643	656	669	630 ± 80
6	379	379	379	139	165	148	1096	1106	1106	540 ± 70

общей биомассы) диатомовых водорослей байкальского фитопланктона, отобранного в зал. Лиственничный в весенний период 2021 г., показан на рис. 1.

В биомассе сетных проб фитопланктона, отобранных в марте и апреле, до начала массового развития диатомовых водорослей, не обнаружено продуктов перекисного окисления липидов (ППОЛ). С началом массового цветения диатомовых водорослей в биомассе пелагического фитопланктона ППОЛ в ряде проб не найдены (число проб $m = 4$), а в двух пробах их содержание было минимальным и составляло 13 и 50 мкг/г сухой массы. В биомассе прибрежного фитопланктона количество ППОЛ оценивалось средними значениями от 120 до 630 мкг/г сухой массы. Прибрежный фитопланктон был отобран на двух станциях: стационарной станции 1 напротив р. Сенная и станции 2 напротив пос. Листвянка. На каждой из двух прибрежных станций, как и на пелагической, было отобрано по две независимых сетных пробы фитопланктона. Из каждой пробы брали по три навески без предварительной гомогенизации образца с целью дальнейшей оценки

неоднородности содержания аналитов в материале пробы. На станции 1 отмечено повышение уровня окислительного стресса фитопланктона по содержанию маркеров в диапазоне значений от 120 до 240 мкг/г, на станции 2 – от 540 до 630 мкг/г (табл. 2).

В 2016 и 2018 гг. в первой декаде июня в трех котловинах оз. Байкал отобран фитопланктон ($m = 20$) с доминированием диатомовых *S. acus* subsp. *radians* (92–95 %) (рис. 2). Биомасса других диатомей и золотистых водорослей не превышала 5 %, что позволило провести сравнительный анализ проб с разных станций. Пелагические станции были расположены по центру разрезов озера ($m = 3$). Прибрежные станции разделены на фоновые ($m = 4$) и расположенные вблизи городов и крупных поселков ($m = 9$). Кроме того, проанализирована аксеничная лабораторная культура *S. acus* subsp. *radians* ($m = 3$) (табл. 3). Содержание маркеров окислительного стресса в прибрежном фитопланктоне варьировало от 14 до 340 мкг/г. В фитопланктоне центральных пелагических станций данные маркеры не найдены.

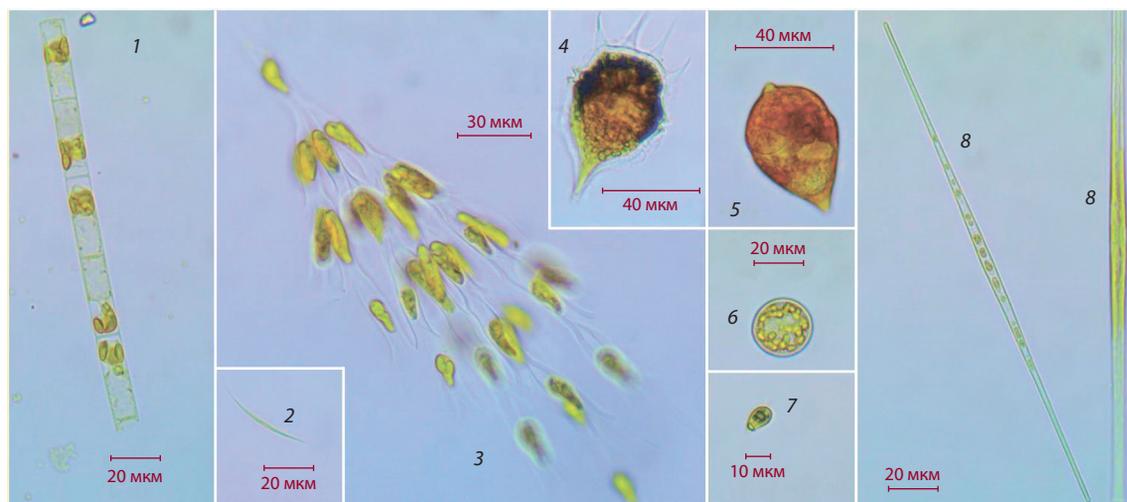


Рис. 2. Представители весеннего комплекса байкальского фитопланктона из зал. Лиственничный: 1 – *A. islandica*, 2 – *Koliella longista*, 3 – *D. cylindricum*, 4 – *Peridinium baicalense*, 5 – *G. helveticum*, 6 – *C. minuta*, 7 – *Rh. pusilla*, 8 – *S. acus* subsp. *radians*. Фотографии получены с использованием светового микроскопа ЛОМО Микромед-6 при увеличении $\times 400$.

Таблица 3. Содержание ненасыщенных жирных кислот и маркеры окислительного стресса в пробах фитопланктона с доминированием диатомей

Район отбора	Год отбора	Зона озера	Σ ЖК, мг/г	неНЖК, %	ППОЛ, мкг/г
Разрез р. Солзан–р. Маритуй	2016	Пелагиаль	16	72	0
Разрез мыс Лударь–р. Фролиха	2016		17	72	0
Разрез мыс Елохин–пос. Давша	2016		24	70	0
Среднее				71	0
Бухта Ая	2016	Прибрежная, на удалении от поселений	28	66	0
Мыс Лударь	2016		49	68	0
Бухта Шаманка	2016		29	60	14
Мыс Елохин	2016		18	55	14
Среднее				62	7
Пос. Култук	2016	Прибрежная, вблизи крупных поселений	24	56	80
	2018		21	56	100
Город Байкальск	2016		27	58	280
	2016		27	58	340
Город Байкальск, район Байкальского целлюлозно-бумажного комбината	2016		26	60	160
	2018		21	54	164
Напротив устья р. Тья, в которую поступают стоки Северобайкальска	2016		27	46	100
	2018		16	58	11
Бухта Сеногда, 8 км от устья р. Тья	2016		14	40	190
Среднее				54	158
Лабораторная культура <i>S. acus</i>			35	74	0

Примечание. Предел обнаружения 0.5 мкмоль/мл (Rakita et al., 2020); неНЖК – моно- и полиненасыщенные жирные кислоты.

Во всех пробах воды обнаружены АСПАВ, качественный состав которых представлен гомологами алкилбензолсульфоната натрия (рис. 3). Концентрация АСПАВ в прибрежной воде в районе крупных поселений достигала 21 ± 3 мкг/дм³, в воде фоновых прибрежных станций

не превышала 10 мкг/дм³, в воде центральных пелагических станций была не более 5 мкг/дм³. В воде притоков АСПАВ найдены в широком интервале значений: Бол. Черемшанка – 12.6 ± 1.5 мкг/дм³, Мал. Черемшанка – 8.1 ± 1.0 , Крестовка – 74.5 ± 9.0 , Банный ручей – 14.8 ± 1.8 ,

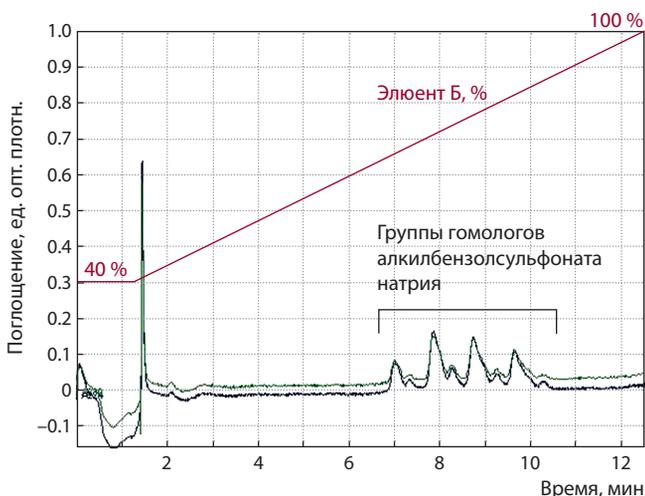


Рис. 3. ВЭЖХ-хроматограмма гомологов алкилбензолсульфоната натрия в воде из зал. Лиственничный (апрель 2022 г.).

Идентификация проведена в соответствии с аттестованной методикой ФР.1.38.2017.27043 измерений массовой концентрации алкилбензолсульфоната натрия (сульфонола) методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с ультрафиолетовым детектированием.

Сенная – 30.1 ± 3.7 мкг/дм³. Река Крестовка находится непосредственно в пос. Листвянка и характеризуется максимальным стоком и концентрациями АСПАВ в воде.

Обсуждение

На оз. Байкал, учитывая океаничность климатических условий и задержку сезонов по сравнению с прилегающей континентальной зоной, июнь относится к весенним месяцам (Ладейщиков, 1987). Анализ фитопланктона в весенний период (март–июнь) 2021 г. на стационарных станциях показал четкую смену доминирующих видов с увеличением доли диатомовых от 5 % в марте–апреле до 44–75 % в первой декаде июня, что характерно для оз. Байкал и отмечено ранее (Vorobyeva, 2018).

Для планктонного сообщества Байкала с доминированием *Synedra acus* subsp. *radians* характерно высокое содержание мононенасыщенных и полиненасыщенных ЖК. Превалируют С18:3- ω -3 (~7–9 %) и С20:5- ω -3 жирные кислоты (~10–23 %, в среднем 17 %). В небольших количествах представлены С20:4- ω -6 и С22:6- ω -3 (Никонова и др., 2020). Именно эти кислоты в первую очередь подвержены воздействию свободных радикалов. Полиненасыщенные ЖК большей частью находятся в составе липидного бислоя клеточных мембран. Клеточная мембрана *S. acus* на 30 % состоит из них и покрыта кремнистой оболочкой, что делает ее уязвимой к воздействию свободных радикалов.

Известны два пути деструкции липидов в клетке – ферментативное α -, β - и ω -окисление липидов с образованием жизненно необходимых соединений и перекисное окисление ЖК с образованием перекисных соединений и альдегидов, включая токсичный малоновый диальдегид (МДА). Перекисное окисление ненасыщенных ЖК происходит при атаке свободными радикалами реакционно-активных атомов водорода метиленовой группы в алкильной цепи, находящейся в сопряжении с двумя двойными связями. Образовавшийся пероксид-радикал жирной кислоты вовлекает в процесс новую молекулу жирной кислоты (рис. 4).

Неспецифические адаптационные реакции – это такие реакции клетки или организма в ответ на действие стресс-фактора с целью поддержания гомеостаза, которые являются общими для разных организмов. В частности, к ним относится окислительный стресс. Например, сообщается об окислительном стрессе зеленых водорослей при воздействии радиации (Al-Rashed et al., 2016) и стрессе высших водных растений в ответ на влияние тяжелых металлов (Srivastava et al., 2006). Согласно приведенному определению, найденный нами окислительный стресс байкальского фитопланктона в период массового развития диатомовых – это неспецифический адаптационный ответ на изменение условий окружающей среды. Однако анализ

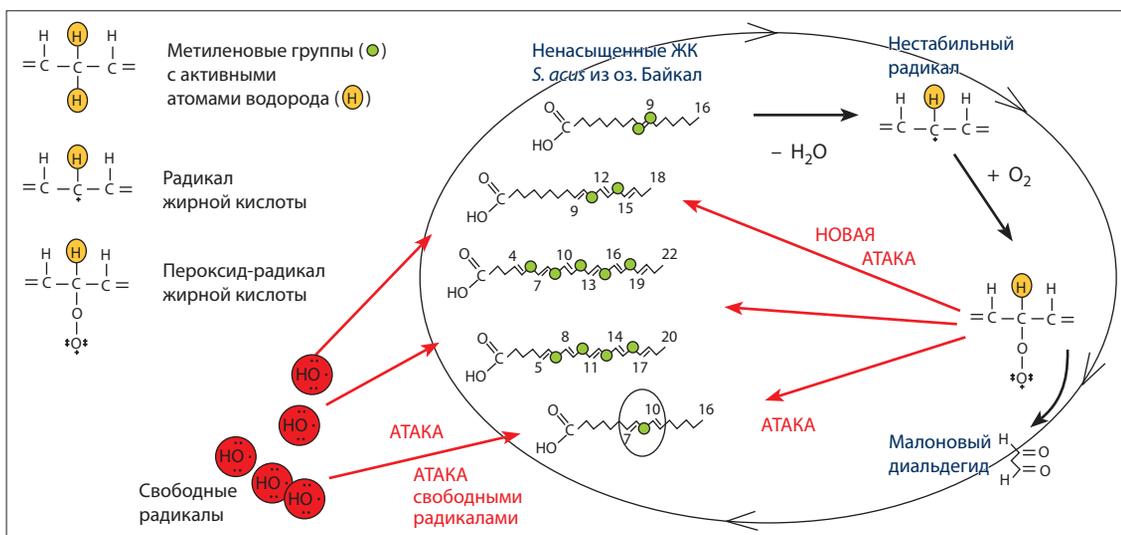


Рис. 4. Свободнорадикальный механизм перекисного окисления основных ненасыщенных кислот байкальского фитопланктона с доминированием *S. acus*.

фитопланктона с доминированием хризофитовых, криптофитовых, динофитовых водорослей показал отсутствие маркеров окислительного стресса. Это связано с тем, что состав их клеточных мембран определяется наличием в них целлюлозы и гемицеллюлозы. Вероятнее всего, благодаря этому мембрана становится более устойчивой и обуславливает лучшую адаптацию данных организмов к действию свободных радикалов.

Отмечена значимая неоднородность результатов определения ППОЛ при отборе проб с одной и той же станции дважды ($n = 2$, стандартное отклонение до 90 %). В силу высокой реакционной способности свободный МДА в биопробах присутствует, как правило, в более низких концентрациях и указывает на процесс перекисного окисления, который идет в клетке в настоящий момент (Zelzer et al., 2013). Неоднородность результатов, скорее всего, связана именно с высокой реакционной способностью МДА. Таким образом, результаты содержания ППОЛ, вероятно, не могут дать точную количественную характеристику стресса. Тем не менее наличие ППОЛ однозначно свидетельствует об исчерпании ресурсов клеточной мембраны диатомей, срыве приспособительных реакций, нарушении гомеостаза и выраженном окислительном стрессе в районах с повышенной антропогенной нагрузкой.

Отсутствие стресса фитопланктона центральных пелагических станций, более низкие количественные характеристики окислительного стресса в пробах фоновых станций и одновременное снижение доли ненасыщенных ЖК в пробах с выраженным окислительным стрессом (см. табл. 3) подтверждают связь стресса *S. acus* с действием чрезвычайных факторов, к которым не выработаны защитные механизмы.

Стресс-факторами, вызывающими перекисное окисление липидов байкальских диатомей, по мнению авторов, являются алкилбензолсульфонаты натрия. Нами показано, что их концентрация в поверхностной прибрежной воде озера достигает критических величин (30 ± 4 мкг/дм³) в районах городов и крупных поселков (по данным анализов 2019–2021 гг.) и в единичном случае оценена значением 54 ± 7 мкг/дм³, хотя для большинства проб не превышает 10.0 ± 1.2 мкг/дм³. Данные соединения среди прочих ПАВ обладают наибольшей токсичностью, оказывают острое и хроническое воздействие на водные организмы при концентрациях ≤ 10 –20 мкг/дм³, включая окислительный стресс (Lewis, 1991; Jorgensen, Christoffersen, 2000), отнесены к классу опасных веществ¹ согласно Программе ООН по окружающей среде и к классу особо опасных² веществ для уникальной экологической системы озера Байкал – объекта мирового природного наследия ЮНЕСКО.

Заключение

Выявлен окислительный стресс прибрежного байкальского фитопланктона с доминированием диатомовых во-

дорослей *Synedra acus* subsp. *radians*, отобранного в районах с повышенной антропогенной нагрузкой. Сделано предположение о том, что диатомовая водоросль *S. acus* является биоиндикатором присутствия в экосистеме ксенобиотиков, вызывающих окислительный стресс. В подледный период окислительный стресс фитопланктона не обнаружен в связи с доминированием водорослей других отделов и их лучшей адаптацией к действию активных форм кислорода. Стресс прибрежного планктона можно объяснить повышенными концентрациями АСПАВ в воде оз. Байкал.

Список литературы / References

- Байкаловедение: в 2 кн. Под ред. О.Т. Русинек. Новосибирск: Наука, 2012. Кн. 2.
[Русинек О.Т. (Ed.) Baikal Research: In 2 volumes. Volume 2. Novosibirsk: Nauka Publ., 2012. (in Russian)]
- Белых О.И., Бессудова А.Ю., Гладких А.С., Кузьмина А.Е., Помазкина Г.В., Поповская Г.И., Сороковикова Е.Г., Тихонова И.В., Усольцева М.В., Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. Руководство по определению биомассы фитопланктона пелагиали озера Байкал. Иркутск: Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2011.
[Belykh O.I., Bessudova A.Yu., Gladkikh A.S., Kuz'mina A.E., Pomazkina G.V., Popovskaya G.I., Sorokovikova E.G., Tikhonova I.V., Usol'tseva M.V., Firsova A.D., Likhoshvay E.V. Guideline for the measurement of phytoplankton biomass in the pelagic zone of Lake Baikal. Irkutsk, 2011. (in Russian)]
- Вотинцев К.К., Мещерякова А.И., Поповская Г.И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Наука: Новосибирск, 1975.
[Votintsev K.K., Meshcheryakova A.I., Popovskaya G.I. Organic matter cycle in Lake Baikal. Novosibirsk: Nauka Publ., 1975. (in Russian)]
- Глезер С.И., Бондаренко Н.А., Щур Л.А. Диатомовые водоросли озер юга и севера Восточной Сибири. Рыбинск: Рыбин. дом печати, 2011.
[Glezer S.I., Bondarenko N.A., Shchur L.A. Diatoms in lakes of southern and northern East Siberia. Rybinsk: Rybinskiy Dom Pechati Publ., 2011. (in Russian)]
- Ладейщиков Н.П. Изучение климата Байкала. В: Галазий Г.И., Вотинцев К.К. (ред.). Путь познания Байкала. Новосибирск: Наука, 1987;76-84.
[Ladeishchikov N.P. Study of Baikal climate. In: Galazii G.I., Votintsev K.K. (Eds.) The Way of Knowing Baikal. Novosibirsk: Nauka Publ., 1987;76-84. (in Russian)]
- Макарова И.В., Пичкилы Л.О. К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона. *Ботан. журн.* 1970; 55(10):1788-1794.
[Makarova I.V., Pichkily L.O. Some issues in the calculation of phytoplankton biomass. *Botanicheskiy Zhurnal = Botanical Journal.* 1970;55(10):1788-1794. (in Russian)]
- Матвиенко О.М., Литвиенко Р.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. III. Частина 2. Пирофієтці водорості – Pyrophyta. Київ: Наук. думка, 1977.
[Matvienko O.M., Litvienko R.M. Key to sweetwater algae of the Ukrainian Soviet Socialist Republic. III. Part 2. Pyrophyta. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1977. (in Ukrainian)]
- Никонова А.А., Шишлянникова С.М., Шишлянникова Т.А., Авезова Т.Н., Бабенко Т.А., Белых О.И., Глызина О.Ю., Оболкин В.А., Павлова О.Н., Смагунова А.Н., Суханова Е.В., Тихонова И.В., Ханаева Т.А., Хуторянский В.А. Определение свободных и этерифицированных жирных кислот в гидробионтах с различным содержанием полиненасыщенных кислот методом газожидкостной хроматографии. *Журн. аналит. химии.* 2020;75(10):907-920. DOI 10.31857/S0044450220100102.
[Nikonova A.A., Shishlyannikov S.M., Shishlyannikova T.A., Avezova T.N., Babenko T.A., Belykh O.I., Glyzina O.Y., Obolkin V.A.,

¹ Linear alkylbenzene sulfonates. SIDS Initial Assessment Report for 20th SIAM. UNEP Publications, Paris, France, 19–21 April, 2005.

² Приказ № 83 от 21.02.2020. Об утверждении нормативов предельно допустимых воздействий на уникальную экологическую систему озера Байкал и перечня вредных веществ, в том числе веществ, относящихся к категориям особо опасных, высокоопасных, опасных и умеренно опасных для уникальной экологической системы озера Байкал. Министерство природных ресурсов и экологии РФ.

- Pavlova O.N., Smagunova A.N., Sukhanova E.V., Tikhonova I.V., Khanaeva T.A., Khutoryansky V.A. Determination of free and esterified fatty acids in hydrocoles of different content of polyunsaturated fatty acids by gas-liquid chromatography. *J. Anal. Chem.* 2020;75:1310-1321. DOI 10.1134/S1061934820100093.]
- Порядин Г.В. Стресс и патология. М.: М-во здравоохранения РФ, 2009.
[Poryadin G.V. Stress and Pathology. Moscow, 2009. (in Russian)]
- Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990.
[Tsarenko P.M. Short key to Chlorococcales algae of the Ukrainian Soviet Socialist Republic. Kiev: Naukova Dumka Publ., 1990. (in Russian)]
- Al-Rashed S.A., Ibrahim M.M., El-Gaaly G.A., Al-Shehri S., Mostafa A. Evaluation of radical scavenging system in two microalgae in response to interactive stresses of UV-B radiation and nitrogen starvation. *Saudi J. Biol. Sci.* 2016;23(6):706-712. DOI 10.1016/j.sjbs.2016.06.010.
- Bondarenko N.A., Logacheva N.F. Structural changes in phytoplankton of the littoral zone of Lake Baikal. *Hydrobiol. J.* 2017;53(2):16-24. DOI 10.1615/HydrobJ.v53.i2.20.
- Datta A., Marella T.K., Tiwari A., Wani S.P. The Diatoms: from eutrophic indicators to mitigators. In: Gupta S.K., Bux F. (Eds.) Application of Microalgae in Wastewater Treatment. Springer, 2019;19-40. DOI 10.1007/978-3-030-13913-1_2.
- Dixit S.S., Smol J.P., Kingston J.C., Charles D.F. Diatoms: powerful indicators of environmental change. *Environ. Sci. Technol.* 1992; 26(1):22-33. DOI 10.1021/es00025a002.
- Goncalves A.M.M., Marques J.C., Goncalves F. Fatty acids' profiles of aquatic organisms: revealing the impacts of environmental and anthropogenic stressors. In: Catala A. (Ed.) Fatty Acids. London: Intech Open, 2017;89-117. DOI 10.5772/intechopen.68544.
- Hampel M., Ortiz-Delgado J.B., Sarasquete C., Blasco J. Effects of sediment sorbed linear alkylbenzene sulphonate on juveniles of the Senegal sole, *Solea senegalensis*: toxicity and histological indicators. *Histol. Histopathol.* 2008;23(1):87-100. DOI 10.14670/HH-23.87.
- Haraguchi H., Ishikawa H., Kubo I. Antioxidative action of diterpenoids from *Podocarpus nagi*. *Planta Med.* 1997;63(3):213-215. DOI 10.1055/s-2006-957655.
- Jorgensen E., Christoffersen K. Short-term effects of linear alkylbenzene sulfonate on freshwater plankton studied under field conditions. *Environ. Toxicol. Chem.* 2000;19(4):904-911. DOI 10.1002/etc.5620190417.
- Karthikeyan P., Manimaran K., Sampathkumar P., Jaikumar M., Robin R.S., Saravanakumar C., Sureshkumar C. In vitro antioxidant activity of marine diatoms. *IOSR J. Environ. Sci. Toxicol. Food Technol.* 2013;5(2):32-37. DOI 10.9790/2402-0523237.
- Lewis A.M. Chronic and sublethal toxicities of surfactants to aquatic animals: a review and risk assessment. *Water Resour.* 1991;25(1): 101-113. DOI 10.1016/0043-1354(91)90105-Y.
- Marnett L.J. Lipid peroxidation-DNA damage by malondialdehyde. *Mutat. Res.* 1999;424(1-2):83-95. DOI 10.1016/s0027-5107(99) 00010-x.
- Nakashizuka T., Stork N. (Eds.) Biodiversity Research Methods: YBOY (International Biodiversity Observation Year) in Western Pacific and Asia. Kyoto: Univ. Press; Trans Pacific Press, 2002.
- Nikonova A.A., Shishlyannikov S.M., Volokitina N.A., Galachyants Yu.P., Bukin Yu.S., Blinov V.V., Gnatovsky R.Yu., Vorobyeva S.S. Fatty acid changes in nearshore phytoplankton under anthropogenic impact as a biodiversity risk factor for the world's deepest Lake Baikal. *Diversity.* 2022;14(1):55. DOI 10.3390/d1401 0055.
- Popovskaya G.I., Usoltseva M.V., Domysheva V.M., Sakirko M.V., Blinov V.V., Khodzher T.V. The spring phytoplankton in the pelagic zone of Lake Baikal during 2007–2011. *Geogr. Nat. Resour.* 2015; 36:253-262. DOI 10.1134/S1875372815030051.
- Rakita S.M., Čolović D.S., Levart A.R., Banjac V.V., Čolović R.R., Dragojlović D.M., Duragić O.M. A rapid spectrophotometric method for determination of thiobarbituric acid reactive substances in rainbow trout feed. *Food Feed Res.* 2020;47(1):43-53. DOI 10.5937/ FFR2001043R.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1990.
- Srivastava S., Tripathi G., Mishra S., Gupta G. Copper-induced oxidative stress and responses of antioxidants and phytochelatins in *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle. *Aquat. Toxicol.* 2006;80(4):405-415. DOI 10.1016/j.aquatox.2006.10.006.
- Starmach K. Chrysophyceae und Haptophyceae. In: Pascher A. (Ed.) Subwasseflora von Mitteleuropa. Bd. 1. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1985.
- Vega-López A., Ayala-López G., Posadas-Espadas B.P., Olivares-Rubio H.F., Dzul-Caamal R. Relations of oxidative stress in freshwater phytoplankton with heavy metals and polycyclic aromatic hydrocarbon. *Comp. Biochem. Physiol. Part A. Mol. Integr. Physiol.* 2013;165(4):498-507. DOI 10.1016/j.cbpa.2013.01.026.
- Vorobyeva S.S. Phytoplankton assemblages of the Southern Baikal in 1990–1995 and 2016–2018. *Limnol. Freshw. Biol.* 2018;2:141-143. DOI 10.31951/2658-3518-2018-A-2-141.
- Zelzer S., Oberreither R., Bernecker C., Stelzer I., Truschnig-Wilders M., Fauler G. Measurement of total and free malondialdehyde by gas-chromatography mass spectrometry – comparison with high-performance liquid chromatography methodology. *Free Radic. Res.* 2013;47(8):651-656. DOI 10.3109/10715762.2013.812205.
- Zhou J., Wu Z., Yu D., Pang Y., Cai H., Liu Y. Toxicity of linear alkylbenzene sulfonate to aquatic plant *Potamogeton perfoliatus* L. *Environ. Sci. Pollut. Res. Int.* 2018;25(32):32303-32311. DOI 10.1007/s11356-018-3204-7.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность директору ЛИН СО РАН д.г.-м.н. А.П. Федотову, к.г.н. В.А. Оболкину, к.б.н. Л.А. Оболкиной, инж. К.С. Дубровой, д.б.н. проф. Е.В. Лихошвай, к.х.н. доц. А.Г. Горшкову, д.б.н. проф. В.В. Дрюккеру и сотрудникам флота ЛИН СО РАН. Исследование выполнено в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования РФ № 0279-2021-0005 «Исследование трансформации водоемов и водотоков Восточной Сибири в сезонных и долговременных аспектах в контексте изменений климата, геологической среды и антропогенных нагрузок».

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 13.04.2022. После доработки 30.05.2022. Принята к публикации 30.05.2022.