

*Владимир Алексеевич ЗОЛОТАРЕВ,
Наталья Геннадьевна КОСОЛАПОВА —
Институт биологии внутренних вод РАН,
Борок, Ярославская обл., Россия*

УДК 574.633:586(593.1)

ФАУНА И БИОЛОГИЯ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ ПРЕСНОВОДНОГО ПЕРИФИТОНА*

АННОТАЦИЯ. Сообщества микроперифитона исследовали в разнотипных водных экосистемах. На ранних стадиях колонизации субстратов доминируют прикрепленные бактериотрофные жгутиконосцы. Предложен новый индекс перифитонных флагеллат как индикатор трофического статуса водоемов.

Studies of microperiphyton were conducted in different aquatic ecosystems. Colonizing communities at the early stages were dominated by attached bacterivorous flagellate species. A new index of periphyton flagellates (IPF) as indicator of the trophic status of a waterbody was developed.

Введение

Бесцветные жгутиконосцы (или гетеротрофные нанофлагеллаты) до настоящего времени оставались одной из наименее изученных групп организмов. Появление концепции «микробной пищевой петли» [7, 10], одним из главных компонентов которой являются гетеротрофные нанофлагеллаты, в значительной степени усилило интерес к изучению этих мельчайших консументов. По современным данным, сообщества микробной трофической сети (микробной «петли»), трансформируя в некоторых водоемах до 90% первичной продукции, являются неотъемлемой ступенью в потоке вещества и энергии в экосистемах водоемов [1]. Гетеротрофные нанофлагеллаты исследованы главным образом в планктоне, где они являются наиболее активными бактериотрофами [9]. Структура сообществ перифитонных микроорганизмов (СПМ), представленных бактериями, водорослями и простейшими, изучена главным образом в морских экосистемах [2]. В известных работах по пресноводному перифитону [3, 8, 11, 13] списки видов бесцветных жгутиконосцев довольно фрагментарны, не выяснены их количественные закономерности развития на субстрате.

Нами была поставлена цель исследовать качественные и количественные характеристики сообществ перифитонных нанофлагеллат в связи с гидрохимическими условиями разнотипных водоемов.

Материал и методы исследования

Сбор материала производили в 80-е и 90-е гг. на Рыбинском водохранилище и озерах Верхней Волги, а также на озерах Карелии и на Байкале.

Мы использовали в качестве субстрата стеклянные пластины стандартного размера (76 x 26 мм), обычно некоррозионные предметные стекла для микроскопов. Выбор субстрата обусловлен необходимостью прижизненных наблюдений за мелкими (обычно до 10 мм) организмами, легко повреждаемыми при каком-либо концентрировании проб.

Пластмассовые штативы с закрепленными в них стеклянными пластинами для изучения перифитонных сообществ погружают на заданные глубины на шнурах, связанных с поплавком и якорем.

* Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 02-04-48265).

Пластины обрастания вынимают из кассет и помещают в баночки (100–250 мл) под поверхность воды, затем доставляют в лабораторию. При извлечении пластины из баночки на обросшую поверхность сразу наносят пипеткой несколько капель воды, нижнюю поверхность пластины осушают фильтровальной бумагой. На среднюю часть пластины, стараясь не допустить образования пузырьков воздуха, осторожно опускают покровное стекло (24x24 мм), снабженное пластилиновыми «ножками» (около 1 мм). На верхнюю поверхность пластины периодически добавляют воду пипеткой, не допуская высыхания. Количественный учет жгутиконосцев производят под микроскопом с фазовоконтрастным устройством, в полосе длиной 24 мм (по покровному стеклу, поперек пластин обрастания) и шириной, равной диаметру поля зрения микроскопа. При высокой плотности организмов площадь количественного учета сокращают до 10–20 полей зрения.

Количественный учет организмов производили при увеличении 300х (объектив 20х), микроскоп МБИ-3.

Результаты и их обсуждение

Разнообразие и обилие бесцветных жгутиконосцев в перифитоне обследованных водоемов велико: в процессе работ нами было обнаружено более 100 видов жгутиконосцев, относящихся к 14 отрядам.

Список видов гетеротрофных жгутиконосцев пресноводного перифитона

Класс Zoomastigophorea Calkins, 1909

Отряд Choanoflagellida Kent, 1880

1. *Codonosiga botrytis* (Ehr.) Kent, 1880
2. *Diploeca angulosa* De Saedeleer, 1927
3. *D. flava* (Korsch.) Bourrelly, 1968
4. *Diplosiga socialis* Frenzel, 1892
5. *Diplosigopsis siderotheca* Skuja, 1948
6. *Monosiga ovata* Kent, 1880
7. *Monosiga fusiformis* Kent, 1880
8. *Lagenoeca ruttneri* Bourrelly, 1952
9. *Salpingoeca amphora* Kent, 1880
10. *S. amphoridium* James-Clark, 1867. Clark, 1868
11. *S. balatonis* Lemmermann, 1910
12. *S. globulosa* Zhukov, 1978
13. *S. gracilis* Clark, 1868
14. *S. minuta* Kent, 1880
15. *S. minor* Dangeard, 1910
16. *S. oblonga* Stein, 1878
17. *S. pixidium* Kent, 1880
18. *S. schilleri* (Schiller) Starmach, 1968
19. *S. urnula* Skuja, 1948
20. *S. urceolata* Kent, 1880
21. *S. vaginicola* Stein, 1878

Отряд Bicosoecida Grasse et Deflandre, 1952

22. *Bicosoeca conica* Lemmermann, 1914
23. *B. exilis* Penard, 1921
24. *B. fotti* Bourrelly, 1951
25. *B. lacustris* (Clark, 1868) Skuja, 1948
26. *B. ovata* Lemmermann, 1914
27. *B. petiolata* Bourrelly, 1951
28. *B. socialis* Skuja, 1956

Отряд Chrysomonadida Engler, 1898

29. *Actinomonas mirabilis* Kent, 1880

30. *Anthophysa vegetans* (O.F.M.) Stein, 1878
 31. *Cladomonas fruticulosa* Stein, 1878
 32. *Dendromonas cryptostylis* Skuja, 1948
 33. *D. laxa* (Kent) Blochmann, 1871
 34. *Histiona aroides* Pascher, 1943
 35. *Paraphysononas imperforata* Lucas, 1967
 36. *P. vestita* (Stokes) De Saedeleer, 1929
 37. *Spumella dinodryonis* Skuja, 1948
 38. *S. mediovacualata* Skuja, 1956
 39. *S. maior* Skuja, 1956
 40. *S. pudica* Pringsheim, 1948
 41. *S. cylindrica* Skuja, 1956
 42. *S. vivipara* (Ehrenb.) Pascher, 1912
 43. *Stokesiella acuminata* (Stokes) Lemmermann, 1910
- Отряд Ciliophryida Febre-Chevalier, 1985*
44. *Ciliophrys infusionum* Cienkowski, 1876
 45. *Pteridomonas pulex* Penard, 1890
- Отряд Spongomonadida (Hibberd) Karpov, 1990*
46. *Spongomonas uvella* Stein, 1878
- Отряд Euglenida Butschli, 1885*
47. *Anisonema* sp.
 48. *Entosiphon sulcatum* (Duj.) Stein, 1878
 49. *Notosolenus* aff. *apocamptus* Stokes, 1884
 50. *Petalomonas minuta* Hollande, 1942
 51. *P. steinii* Klebs, 1893
 52. *P. pusilla* Skuja, 1948
 53. *Peranema fusiforme* (Larsen) Larsen et Patterson, 1990
 54. *Ploeotia discoides* Larsen and Patterson, 1990
 55. *Scytomonas pusilla* Stein, 1878
- Отряд Kinetoplastida Honigberg, 1963*
56. *Bodo angustatus* (Duj.) Bütschli, 1883
 57. *B. curvifilus* Griessmann, 1913
 58. *B. caudatus* (Duj.) Stein, 1878
 59. *B. carnivorus* Mylnikov, 1987
 60. *B. designis* Skuja, 1948
 61. *Bodo globosus* Stein, 1878
 62. *B. minimus* Klebs, 1893
 63. *Bodo repens* Klebs, 1893
 64. *B. saltans* Ehrenberg, 1832
 65. *B. saliens* Larsen et Patterson, 1990
 66. *B. spora* Skuja, 1956
 67. *Rhynchomonas nasuta* (Stokes, 1888) Klebs, 1892
 68. *Rhynchobodo simius* Patterson et Simpson, 1996
 69. *Parabodo nitrophilus* Skuja, 1948
 70. *P. sacculiferus* Skuja, 1939
 71. *Phyllomitus apiculatus* Skuja, 1948
 72. *Pleuromonas jaculans* Perty, 1852
- Отряд Cryptomonadida Senn, 1900*
73. *Goniomonas truncata* (Fresenius) Stein, 1887
- Отряд Colpodellida Cavalier-Smith, 1993*
74. *Colpodella angusta* (Duj.) Simpson et Patterson, 1996
- Отряд Apusomonadida Karpov et Mylnikov, 1989*
75. *Amastigomonas caudata* Zhukov, 1975

76. *A. debruynei* De Saedeleer, 1931
 77. *Apusomonas proboscidea* Alexeieff, 1924
Отряд Cercomonadida Mylnikov, 1986
 78. *Allantion tachyploon* Sandon, 1924
 79. *Cercomonas amoebinus* Mylnikov, 1985
 80. *C. angustus* Skuja, 1948
 81. *C. crassicauda* Dujardin, 1841
 82. *C. aff. dactylopterus* Skuja, 1939
 83. *C. granulifera* Hollande, 1942
 84. *C. lagoenaris* Hamar, 1979
 85. *C. longicauda* Dujardin, 1841
 86. *C. levis* Skujam, 1939
 87. *C. metaboliticus* Mylnikov, 1992
 88. *C. minimus* Mylnikov, 1992
 89. *C. pyriformis* Skuja, 1956
 90. *C. racodytes* Klug, 1936
 91. *C. varians* Skuja, 1948
 92. *Helkesimastix faecicola* Woodcock et Lapage, 1914
 93. *Heteromita minima* (Hollande, 1942) Mylnikov, 2000
 94. *H. reniformis* (Zhukov, 1978) Mylnikov, 2000

Отряд Thaumatomonadida Schirkina, 1987

95. *Gyromitus disomatus* Skuja, 1939
 96. *Protaspis gemmifera* Larsen and Patterson, 1990
 97. *P. simplex* Vors, 1992
 98. *Thaumatomastix setifera* Lauterborn, 1899
 99. *Thaumatomonas lauterborni* De Saedeleer, 1931
 100. *T. seravini* Mylnikov et Karpov, 1993

Отряд Multiflagellata Mikrjukov et Mylnikov, 1998

101. *Multicilia palustris* Penard, 1903

Отряд Pelobiontida Page, 1976

102. *Mastigella commutans* Goldschmidt, 1907
 103. *Mastigamoeba invertens* Klebs, 1893
 104. *M. limax* Morff, 1904

Protista incertae sedis (жгутиконосцы неопределенного систематического положения)

105. *Ancyromonas contorta* (Klebs) Lemmermann, 1910
 106. *A. sigmoides* Kent, 1880
 107. *Aulacomonas hyalina* Skuja, 1956
 108. *Colponema loxodes* Stein, 1878
 109. *Katablepharis* sp.

По числу видов в водоемах преобладают представители отрядов Choanoflagellida (доминируют *Codonosiga botrytis*, *Monosiga ovata*, *Salpingoeca minor*), Kinetoplastida (доминируют *Bodo designis*, *B. saltans*, *Rhynchomonas nasuta*) и Chrysomonadida (*Antophysa vegetans*, род *Spumella* и *Paraphysomonas*) (рис. 1, 2).

Некоторые из обнаруженных флагеллат (*Ancyromonas sigmoides*, *Dendromonas cryptostilus*, *Parabodo nitrophilus*, *Bicosoeca petiolata*, *Amastigomonas debruynei*, *Colpodella angusta*) ранее редко отмечались в фаунистических сводках.

Другие найденные виды (*Protaspis simplex*, *Amastigomonas debruynei*, *Goniomonas truncata*) встречаются также в морских водоемах, что говорит об эвригалинности этих гетеротрофных жгутиконосцев.

Впервые для водоемов бассейна Верхней Волги нами зарегистрированы следующие виды: *Ancyromonas sigmoides*, *Aulacomonas hyalina*, *Paraphysomonas vestita*, *Protaspis gemmiferum*, *P. simplex*.

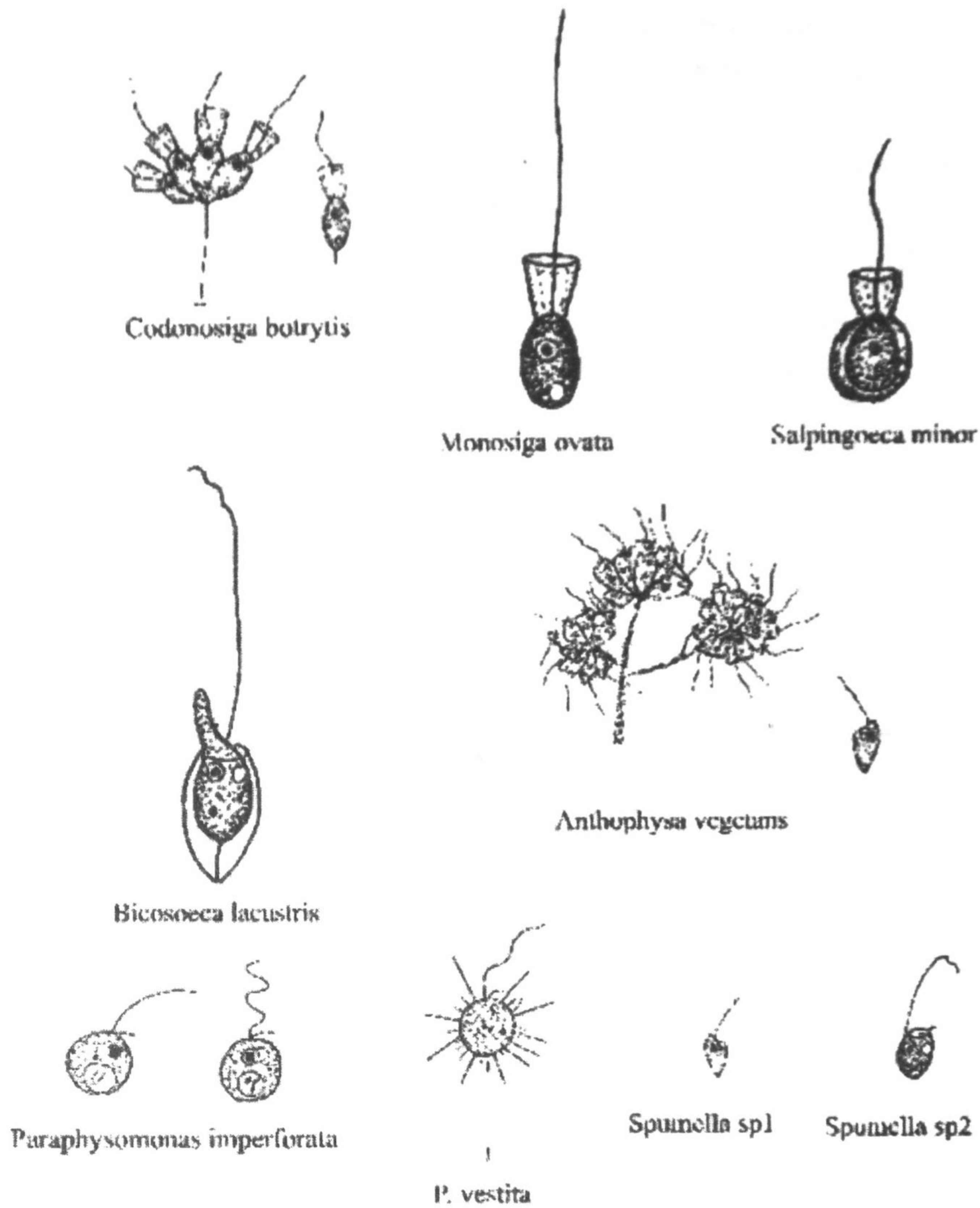


Рис. 1. Основные представители прикрепленных зоофлагеллат перифитона

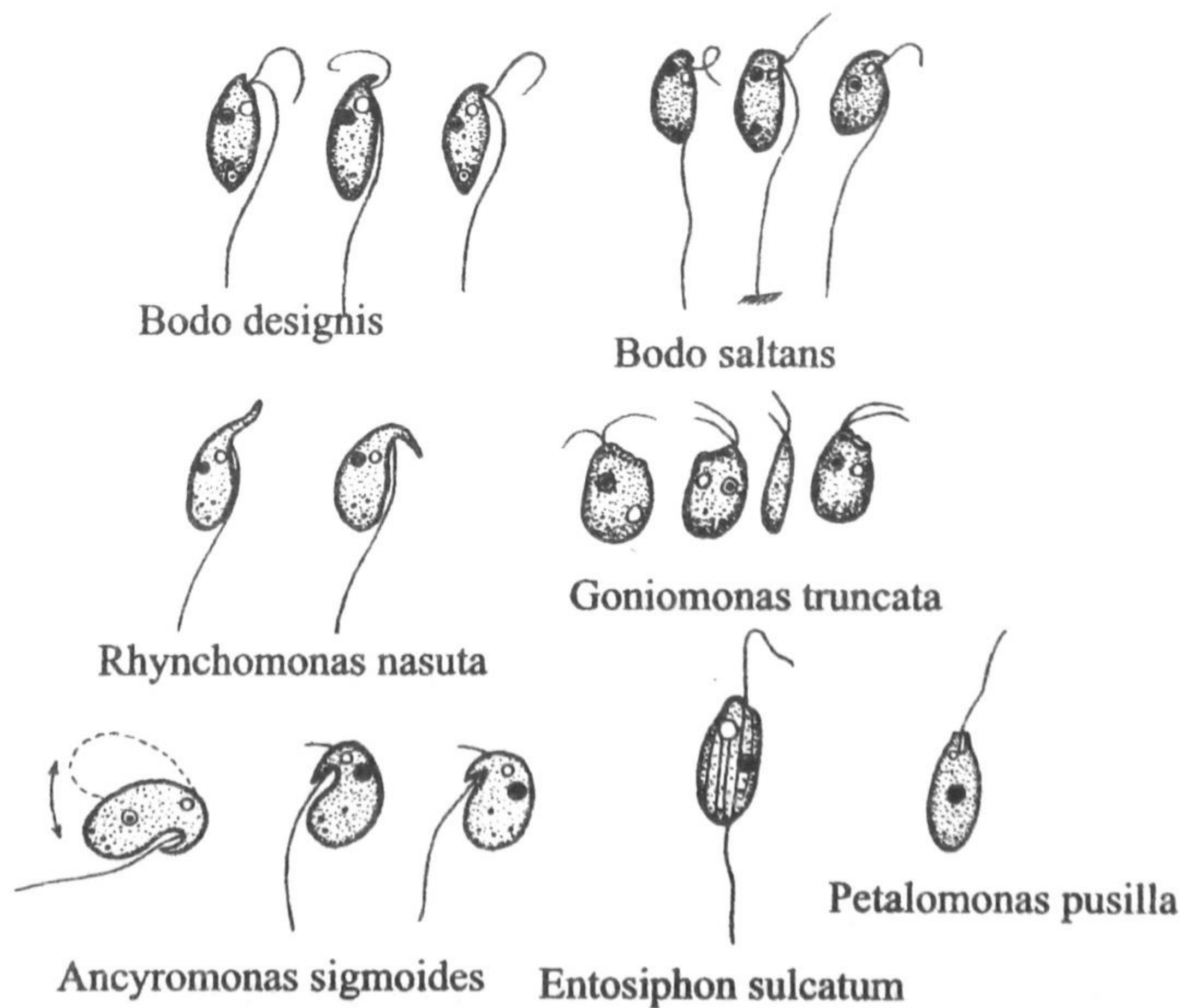


Рис. 2. Основные представители неприкрепленных зоофлагеллат перифитона

Процессы первичной сукцессии на искусственных субстратах довольно подробно изучены [2, 4]. К сожалению, литературные сведения о роли гетеротрофных флагеллат в этих процессах довольно фрагментарны. Согласно имеющимся данным [6, 12], для сукцессии микроперифитона можно выделить бактериальную, автотрофную

и гетеротрофную стадии. Наши исследования показали важную роль гетеротрофных флагеллат, в частности прикрепленных форм, в первичной сукцессии, до начала автотрофной стадии (рис. 3).

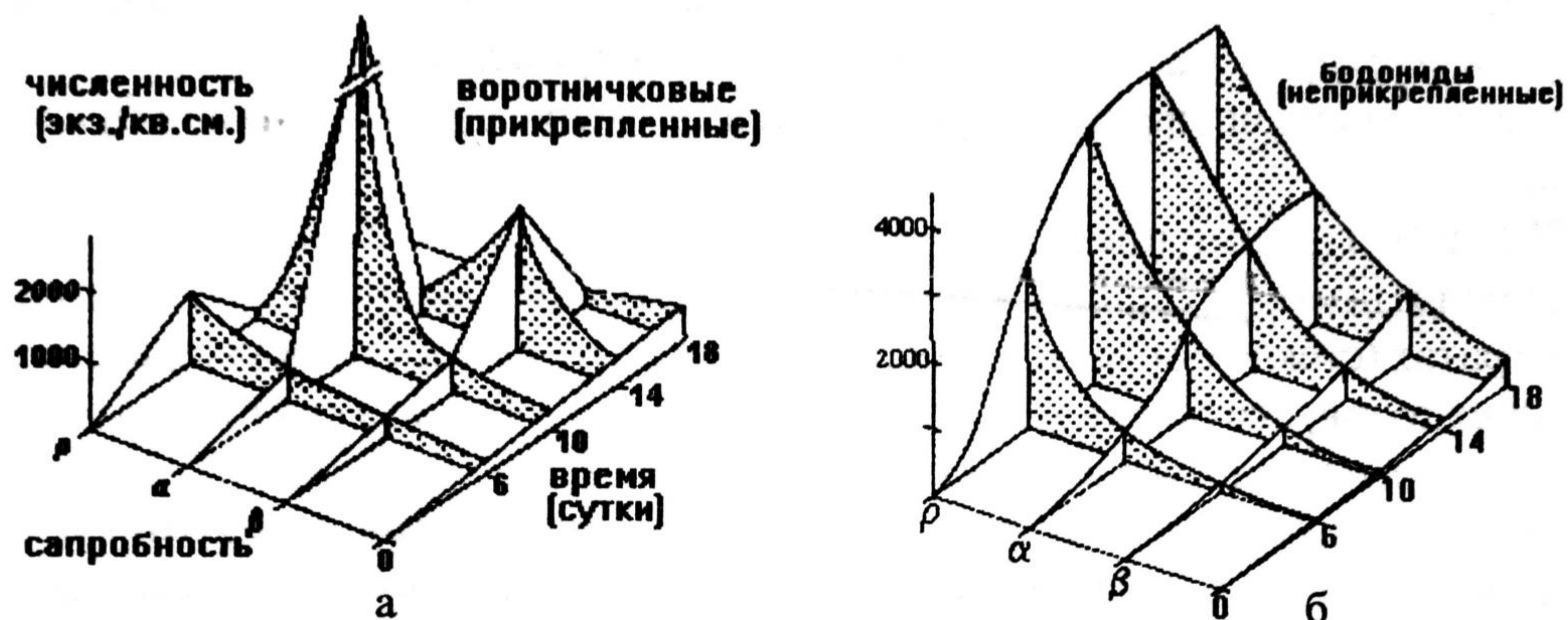


Рис. 3. Графическая модель сукцессии микроперифитона на пластинах обрастания в зависимости от сапробности водоема:

а) прикрепленные воротничковые жгутиконосцы, б) неприкрепленные жгутиконосцы.

В зарубежных исследованиях перифитона [6, 13] часто используют полиуретановые субстраты, доля прикрепленных форм на которых существенно снижается.

На рисунке (3а) изображена обобщающая схема, графическая модель сукцессии прикрепленных зоофлагеллат в различных сапробных зонах (по [14]). Временным показателем сапробности служит период достижения максимальной численности прикрепленных форм, отражающий скорость сукцессии сообщества на пластинах обрастания. Аналогичная графическая модель сукцессии неприкрепленных форм в зависимости от сапробности показана на рисунке (3б).

В олигосапробных водоемах доминируют прикрепленные одноклеточные формы — фильтраторы или седиментаторы (из родов *Salpingoeca* и *Bicosoecida*). Мезосапробные зоны характеризуются массовым развитием неприкрепленных жгутиконосцев, питающихся путем активной охоты (бодониды, бесцветные эвгленовые), однако максимальной плотности здесь достигают прикрепленные колониальные представители рода *Codonosiga*.

В полисапробных зонах водоемов доминируют неприкрепленные формы.

Необходимо подчеркнуть еще раз, что особая роль в первичной сукцессии перифитона принадлежит прикрепленному колониальному воротничковому жгутиконосцу *Codonosiga botrytis*. Это космополитный эврибионт, встречается круглогодично в разнотипных водоемах, его развитие на твердом субстрате носит пикообразный характер (в эвтрофных водоемах свыше 50 тыс. клеток на 1 см²). Период достижения максимальной численности *Codonosiga botrytis* — это показатель скорости сукцессии, который зависит главным образом от трофности водоема и температуры воды. Поэтому данный организм можно использовать в качестве модельного вида.

Необходимо отметить, что с увеличением глубины погружения субстратов максимальная численность прикрепленных жгутиконосцев возрастает, что можно объяснить снижением количества перифитонных водорослей. Ниже эвфотической зоны развитие обрастания приобретает гетеротрофный характер, флагеллат сменяют более крупные инфузории, гидры и другие организмы.

Таким образом, массовое развитие зоофлагеллат на субстрате предшествует развитию инфузورий и водорослей. Первичная сукцессия сообщества перифитонных жгутиконосцев на твердом субстрате проходит две стадии:

- 1) период доминирования прикрепленных зоофлагеллат, главным образом *Codonosiga botrytis*;
- 2) период массового развития неприкрепленных форм, главным образом бодонид.

В эвфотической зоне сукцессия микроперифитона имеет гетеротрофную и автотрофную фазы, в глубинных слоях развитие обрастаний носит преимущественно гетеротрофный характер, с повышенной ролью зоофлагеллат-бактериотрофов.

Освещенность и интенсивность перемешивания водных масс занимают особое место среди факторов, определяющих развитие микроперифитона.

В ходе сукцессии перифитона наблюдается снижение видового разнообразия зоофлагеллат.

В 1991–1995 гг. нами проводилось изучение микроперифитона в озерах с повышенной кислотностью (Дарвинский заповедник, Вологодская обл.). На искусственных субстратах (стекла обрастаний) были выяснены особенности формирования протозойных ценозов, структура микроперифитонных сообществ как показателей специфичности того или иного водоема.

Исследования гетеротрофных жгутиконосцев в перифитоне разнотипных озер с различными значениями рН показали, что характер первичной сукцессии соответствует отмеченным тенденциям, а именно: неприкрепленные зоофлагеллаты начинают доминировать на субстрате после снижения численности прикрепленных.

Таблица 2

Характеристика озер Дарвинского заповедника по индексу РФ, количеству растворенного органического вещества и гумификации

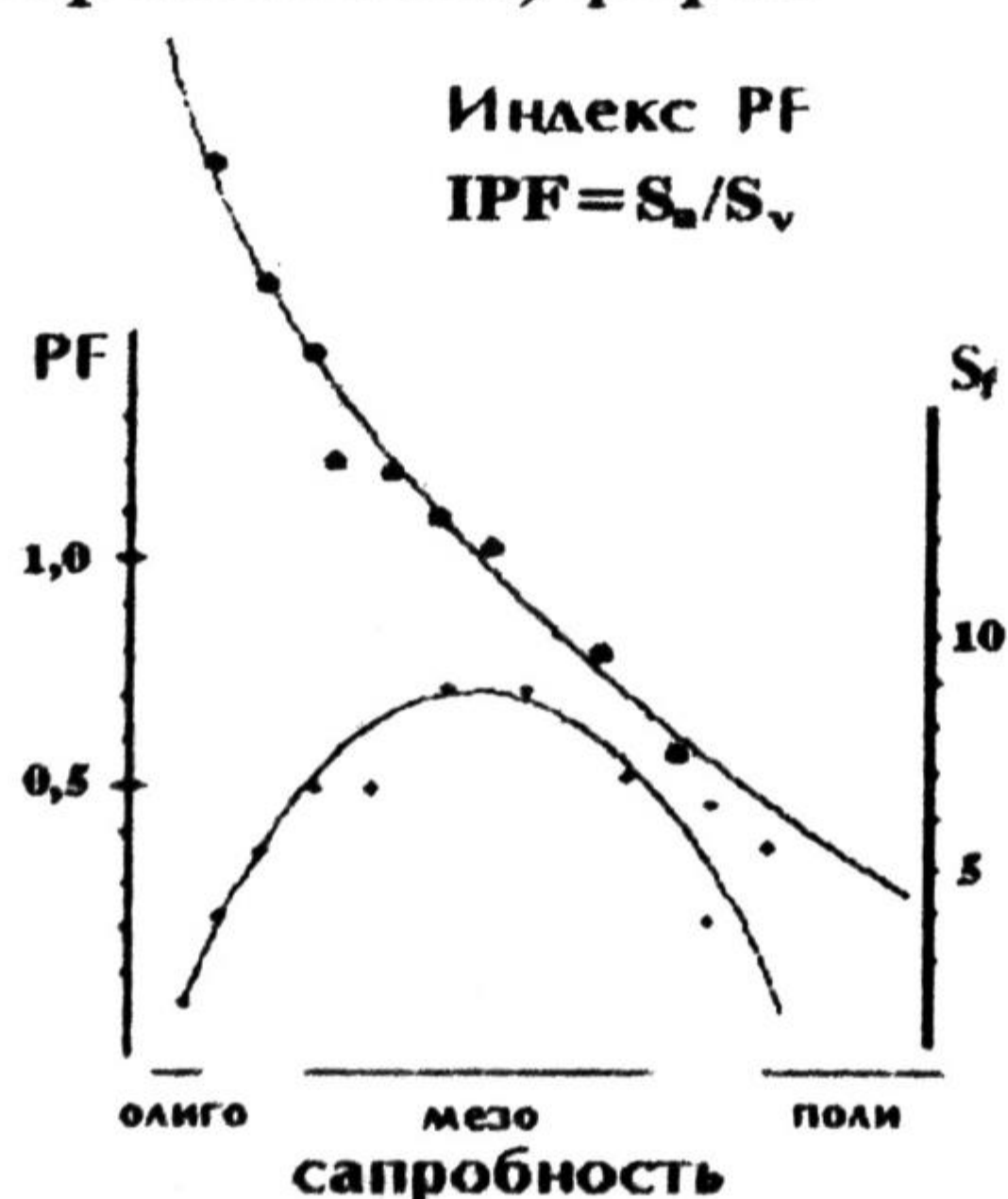
| Озеро | РФ | РОВ (мг С/л) | Цветность | Трофность |
|------------|------|--------------|-----------|--------------|
| Хотавец | 0,50 | 20–30 | 150 | эвтрофное |
| Кривое | 0,43 | 32–61 | 480 | эвтрофное |
| Змеиное | 1,00 | 13–33 | 125 | мезотрофное |
| Мотыкино | 1,38 | 4–10 | 20 | олиготрофное |
| Дубровское | 0,55 | 18–34 | 260 | дистрофное |

Таблица 3

Корреляционная матрица для пяти озер Дарвинского заповедника по пяти показателям

| РФ | Число видов | РОВ | Цветность | рН |
|-------|-------------|--------|-----------|--------|
| 1,000 | -0,224 | -0,852 | -0,667 | -0,613 |
| | 1,000 | 0,013 | 0,183 | 0,771 |
| | | 1,000 | 0,954 | 0,510 |
| | | | 1,000 | 0,353 |
| | | | | 1,000 |

На основании проведенных исследований нами предложен упрощенный показатель органического загрязнения — индекс перифитонных жгутиконосцев (рис. 4), выражаемый соотношением числа видов сессильных (прикрепленных) и мобильных (неприкрепленных) форм.



$$PF = S_s/S_v$$

Рис. 4. Индекс перифитонных жгутиконосцев РР (левая шкала, обозначен кружками) и число видов зоофлагеллат перифитона (правая шкала, обозначено ромбиками) в зависимости от сапробности водоема

Коэффициент вариации этого показателя составляет 9%. Индекс принимает наивысшие значения в олигосапробных зонах: от 3,0 до 1,0; в мезосапробных с увеличением загрязнения равномерно снижается до 0,5; в полисапробных зонах убывает до 0. Это макроскопический показатель, отражающий трофические связи в сообществе.

Индекс PF может служить удобным показателем трофического статуса водоемов, о чем свидетельствует высокая степень корреляции с количеством растворенного органического вещества и показателем гумификации водоемов. При выборе объективных показателей экологического состояния водоемов необходимо учитывать, что «судьба органического вещества в водоеме есть и всегда будет стержнем гидробиологической науки, фундаментом ее парадигмы» [5].

Выводы

1. Зоофлагеллаты являются одним из важнейших элементов в детритных пищевых цепях, их разнообразие и обилие в перифитоне велико: в разнотипных озерах и водохранилищах нами обнаружено более 100 видов жгутиконосцев, относящихся к 14 отрядам.

2. В процессе исследований установлено, что бесцветным жгутиконосцам принадлежит важная роль в начальной стадии обрастания, массовое развитие этих организмов предшествует заселению субстратов инфузориями, водорослями и многоклеточными животными.

Таким образом, между уже известными бактериальной и автотрофной стадиями обрастания можно выделить короткую гетеротрофно-флагеллатную стадию, которая увеличивается при снижении освещенности субстратов (зимой и на глубине).

3. Гетеротрофно-флагеллатную стадию первичной сукцессии микроперифитона на твердом субстрате можно разделить на два периода:

- 1) период доминирования прикрепленных жгутиконосцев;
- 2) период массового развития неприкрепленных жгутиконосцев.

Особая роль в первичной сукцессии перифитона принадлежит прикрепленному колониальному воротничковому жгутиконосцу *Codonosiga botrytis*, который достигает максимальной плотности (свыше 50 тыс. клеток на см²) в эвтрофных водоемах. Этот организм можно рекомендовать в качестве модельного вида.

4. Сообщество зоофлагеллат перифитона служит чувствительным индикатором сапробности водоемов: одиночные прикрепленные виды доминируют в олигосапробных зонах, колониальные прикрепленные (*C. botrytis*) — в мезосапробных, а неприкрепленные формы в массовых количествах развиваются в полисапробных зонах. Момент достижения максимальной плотности *C. botrytis* может служить показателем скорости сукцессии микроперифитона, последняя возрастает с увеличением сапробности.

5. Предложен новый показатель органического загрязнения воды — индекс перифитонных флагеллат, значения которого равномерно убывают от чистых к загрязненным зонам водоемов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бульон В. В. // Биология внутренних вод. 2002. № 2. С. 5–14.
2. Горбенко Ю. А. Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев: Наук. думка, 1977. С. 252.
3. Дуплаков С. Н. // Тр. Лимнол. ст. в Косине. 1933. Т. 16. С. 136.
4. Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. думка, 1994. С. 307.
5. Федоров В. Д. // Биол. науки. 1987. № 8. Р. 6–26.
6. Artificial Substrates / Ed. J. Cairns, Jr. Ann Arbor, Michigan: Ann Arbor Science Publishers, Inc., 1982. P. 279.
7. Azam F., Fenchel T., Field J.G., et al. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1983. № 10. P. 257–263.
8. Ertl M. // Biol. Prace. 1970. Bd. XVI/3. P. 127.
9. Fenchel T. // Adv. Microb. Ecol. 1986. № 9. P. 57–97.

10. Pomeroy L. R. // Bio Science. 1974. № 24. P. 499–504.
11. Sladeckova A., Sladeczek V. // Arch. Protistenk. 1966. № 109(4). P. 223–225.
12. Wahl M. // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1989. № 58(1–2). P. 175–189.
13. Yongue W. H. Jr., Cairns J. Jr. // Polskie Archiwum Hydrobiologii. 1978. № 25. P. 787–801.
14. Zolotarev V. A. // University of Joensuu Publications of Karelian Institute. 1995. № 112. P. 271–275.

**Юрате КАСПЕРОВИЧЕНЕ,
Юрате КАРОСЕНЕ —
Институт ботаники,
Вильнюс, Литва**

УДК 581:574.526.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЭПИФИТОНА И ФИТОПЛАНКТОНА ЛИТОРАЛЬНОЙ ЗОНЫ оз. СПЕРА (ЛИТВА)*

АННОТАЦИЯ. Исследованы летний комплекс фитопланктона и водорослей эпифитона в сообществах тростника и кубышки, содержание хлорофилла *a* и уровень фотосинтетической активности в литорали мелководного оз. Спера (Литва). Оценено влияние некоторых абиотических и биотических факторов среды на развитие сообществ фотоавтотрофов.

*Data on species composition of phytoplankton and epiphyton as well as their abundance, chlorophyll *a* content, photosynthetic activity in the littoral zone of the shallow Lake Spera (Lithuania) in summer 2001 are presented. Some important biotic and abiotic factors determining the development of phytoplankton and epiphyton algae are discussed.*

Введение

В гидроэкологии фитопланктону, как одному из продуцентов органического вещества в пресных водоемах, традиционно уделяется основное внимание. В последние десятилетия исследованиям взаимоотношений сообществ водорослей планктона и бентоса в мелководных водоемах уделяется все больше внимания [1–3]. Отдельные группы фотоавтотрофных организмов занимают определенные ниши в водоемах, и их роль в различных водных экосистемах неодинакова. Более полное понятие процессов, протекающих в пресноводных водоемах, особенно мелководных, возможно лишь при исследовании всего комплекса фотоавтотрофов-фитопланктона, перифитона и макрофитов.

В прибрежной зоне водоемов формируются специфические абиотические условия для функционирования литоральной альгофлоры. В ней ярко выражены гидродинамические, физико-химические процессы, а энергетическая ценность увеличивается из-за высоких продукционных возможностей первичных продуцентов [4]. Доля первичной продукции перифитона и планктона (литоральной альгофлоры) в общей

* Выражаем благодарность руководителю лаб. Гидрботаники Р. Пашкаускасу за всестороннюю помощь, ценные советы при оформлении работы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Государственного Фонда Науки и Образования Литвы. Проект К-083.